



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

REVISIÓN TAXONÓMICA DEL COMPLEJO *Stenopelmatus talpa*
(ORTHOPTERA: STENOPELMATIDAE: STENOPELMATINI)

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

TAXONOMIC REVISION OF THE *Stenopelmatus talpa* SPECIES-GROUP
(ORTHOPTERA: STENOPELMATIDAE: STENOPELMATINI)

PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MIGUEL ANGEL SUASTES JIMÉNEZ

TUTOR PRINCIPAL: DR. ALEJANDRO ZALDÍVAR RIVERÓN
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. IVONNE JANETH GARZÓN ORDUÑA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. CARLOS PEDRAZA LARA
FACULTAD DE MEDICINA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

REVISIÓN TAXONÓMICA DEL COMPLEJO *Stenopelmatus talpa*
(ORTHOPTERA: STENOPELMATIDAE: STENOPELMATINI)

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

TAXONOMIC REVISION OF THE *Stenopelmatus talpa* SPECIES-GROUP
(ORTHOPTERA: STENOPELMATIDAE: STENOPELMATINI)

PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MIGUEL ANGEL SUASTES JIMÉNEZ

TUTOR PRINCIPAL: DR. ALEJANDRO ZALDÍVAR RIVERÓN
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. IVONNE JANETH GARZÓN ORDUÑA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. CARLOS PEDRAZA LARA
FACULTAD DE MEDICINA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2023

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/264/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el 23 de enero del 2023, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** del alumno **SUASTES JIMÉNEZ MIGUEL ANGEL** con número de cuenta **308303854** por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico** titulado: **“Taxonomic revision of the *Stenopelmatus talpa* species-group (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatini)”**, que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: **“Revisión taxonómica del complejo *Stenopelmatus talpa* (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatini)”**, ambos realizados bajo la dirección del **DR. ALEJANDRO ZALDÍVAR RIVERÓN**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidenta: **DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES**
Vocal: **DRA. LETICIA RÍOS CASANOVA**
Vocal: **DRA. MARYSOL TRUJANO ORTEGA**
Vocal: **DR. ISMAEL ALEJANDRO HINOJOSA DÍAZ**
Secretario: **DRA. IVONNE JANETH GARZÓN ORDUÑA**

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 15 de marzo de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas (PCB) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca con número de referencia del programa: 000289 en apoyo a mis estudios de Posgrado.

Al Programa de Apoyo de Estudios de Posgrado (PAEP).

Este proyecto fue financiado con recursos otorgados por la DGAPA-UNAM (proyectos PAPIIT números IN201119, IN201622), y por el CONACyT (Proyecto Ciencia de Frontera 2019 No. 58548).

Al Dr. Alejandro Zaldívar Riverón por su apoyo, sus consejos y su guía en la elaboración de esta tesis.

A los otros miembros del comité tutor, Dra. Ivonne Garzón Orduña y Dr. Carlos Pedraza Lara, por sus consejos y observaciones durante la elaboración de este trabajo.

Agradecimientos personales

Al Dr. Jorge Gutiérrez Rodríguez por toda su ayuda, por toda la bibliografía compartida y la colecta de varios de los ejemplares utilizados en este trabajo.

A la Dra. Ludivina Barrientos Lozano por compartirme su conocimiento de los ortópteros, de los genitales internos, y por todas las observaciones que proporcionó para la elaboración de este trabajo.

A la Dra. Jovana Magdalena Jasso Martínez por su ayuda y asesoría en la extracción de ADN mitocondrial y el análisis de datos utilizando los programas Geneious y PAUP.

A todas las personas que trabajan con el Dr. Alejandro Zaldívar Riverón por su solidaridad.

A todos los académicos que colectaron los ejemplares utilizados en este estudio.

A todas las personas que me ayudaron en la toma y/o edición de las fotografías utilizadas en este trabajo.

A todos los profesores que tuve durante mis clases de Maestría, los cuales me enseñaron bastante.

A todos los demás compañeros de clase e investigadores, que me brindaron algún apoyo durante el desarrollo de este trabajo.

A todos mis amigos por darme apoyo moral durante la realización de este trabajo.

Al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM).

A la Colección Nacional de Insectos (CNIN) del IBUNAM.

Al Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria (ITCV).

Dedicatoria

A mi familia. A mis padres Sara Isabel Jiménez Castillo y Miguel Angel Suastes Aguilar por su incondicional apoyo e infinita paciencia durante el tiempo en que elabore esta tesis. A mi hermano Daniel Suastes Jiménez por sus consejos y sus porras. A todos los compañeros y amigos que me apoyaron y/o animaron de alguna manera.

Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
<i>Concepto de especie</i>	3
<i>Clase Insecta</i>	4
<i>El orden Orthoptera</i>	5
<i>Familia Stenopelmatidae Burmeister, 1838</i>	8
<i>El género Stenopelmatus Burmeister, 1838</i>	12
<i>Complejo de especies de Stenopelmatus talpa Burmeister, 1838</i>	16
Capítulo único: Taxonomic revision of the <i>Stenopelmatus talpa</i> species-group (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatini)	21
Abstract	22
Introduction	23
Methods	24
<i>Examined material</i>	24
<i>DNA barcoding</i>	25
Results	26
Taxonomic part	27
<i>Stenopelmatus talpa</i> species group.....	27
<i>Stenopelmatus talpa</i> Burmeister, 1838.....	28
<i>Stenopelmatus typhlops</i> Rehn, 1903	32
<i>Stenopelmatus</i> sp. 4 Suastes-Jiménez, Barrientos-Lozano & Zaldívar-Riverón sp. nov....	35
<i>Stenopelmatus</i> sp. 5 Suastes-Jiménez, Barrientos-Lozano, Gutiérrez-Rodríguez & Zaldívar-Riverón sp. nov.....	39
<i>Stenopelmatus</i> sp. 6 Suastes-Jiménez, Barrientos-Lozano, Gutiérrez-Rodríguez & Zaldívar-Riverón sp. nov.....	43
<i>Stenopelmatus</i> sp. 7 Suastes-Jiménez, Barrientos-Lozano & Zaldívar-Riverón sp. nov....	45
Other examined material.....	47
Discussion	49
Acknowledgements	50
References	51
Discusión general	68
Conclusiones	71

Referencias bibliográficas	72
---	-----------

Resumen

El género *Stenopelmatus* (Ensifera: Stenopelmatidae: Stenopelmatini), conocidos comúnmente en México como “caras de niño o niños de la tierra”, es un grupo de ortópteros que actualmente cuenta con 19 especies descritas distribuidas principalmente en regiones elevadas de Mesoamérica desde el norte de México hasta Panamá, y con una especie descrita al norte de Sudamérica en Ecuador. Las especies de este género son de tamaño relativamente grande, presentan hábitos subterráneos y rara vez están en grupos. A pesar de estudios taxonómicos recientes realizados para la familia Stenopelmatidae, muy pocos son los trabajos taxonómicos que se han enfocado para el género *Stenopelmatus*. En el presente trabajo de tesis se realizó una revisión taxonómica del grupo de especies *S. talpa*. Las especies de este grupo tienen una amplia distribución geográfica a lo largo del centro de México en el Eje Neovolcánico Transversal y áreas adyacentes de la Sierra Madre Oriental y Sierra Madre del Sur. Actualmente, solo dos especies han sido descritas para el grupo a pesar de que se tiene evidencia de que hay varias especies más por describir. En el presente trabajo de tesis se realizó una revisión taxonómica para el grupo de especies *S. talpa* con base en información molecular (658 pb del gen mitocondrial citocromo oxidasa I) y caracteres de morfología externa y de genitales internos masculinos. Los datos moleculares permitieron delimitar un total de nueve especies, de las cuales dos ya están descritas, *S. talpa* Burmeister, 1838 y *S. typhlops* Rehn, 1903. Con base en la información morfológica y molecular obtenida, se describieron cuatro especies nuevas para las cuales se contaba con machos adultos, *S. sp. 4 sp. nov.*, *S. sp. 5 sp. nov.*, *S. sp. 6 sp. nov.* y *S. sp. 7 sp. nov.* Además, se redescibió a *S. talpa* y *S. typhlops* y se describieron sus genitales internos de los machos por primera vez. El presente trabajo resalta la importancia de emplear caracteres de genitales internos masculinos para la delimitación de especies dentro del género *Stenopelmatus*.

Abstract

The genus *Stenopelmatus* (Ensifera: Stenopelmatidae: Stenopelmatini), commonly known in Mexico as baby faces or children of the earth, is an orthopteran group currently with 19 described species distributed mainly in elevated regions of Mesoamerica from northern Mexico to Panama, and with one species described from northern South America in Ecuador. Species in this genus are relatively large in size, have subterranean habits, and are rarely in groups. Despite the recent taxonomic studies carried out for the Stenopelmatidae family, very few taxonomic works have focused on *Stenopelmatus*. In this thesis work, a taxonomic review of the *S. talpa* species-group was carried out. Species in this group have a wide geographic distribution throughout central Mexico in the Trans-Mexican Volcanic Belt and adjacent areas of the Sierra Madre Oriental and Sierra Madre del Sur. Currently, only two species have been described for the group despite that there is evidence that there are several species that remain to be described. In the present thesis work, a taxonomic review was carried out for the group of species *S. talpa* based on molecular information (658 bp of the mitochondrial gene cytochrome oxidase I), external morphology and internal genitalia characters of males. The molecular data allowed to delimit a total of nine species, of which two have already been described, *S. talpa* Burmeister, 1838 and *S. typhlops* Rehn, 1903. Based on the morphological and molecular information obtained, four species were described for which there were adult males, *S. sp. 4 sp. nov.*, *S. sp. 5 sp. nov.*, *S. sp. 6 sp. nov.* and *S. sp. 7 sp. nov.* In addition, *S. talpa* and *S. typhlops* were redescribed and their internal genitalia in males were described for the first time. The present work highlights the importance of using internal genitalia characters of males for the delimitation of species within the genus *Stenopelmatus*.

Introducción

En biología, la sistemática se encarga de la descripción y clasificación de la diversidad biológica a partir de su filogenia (Morrone, 2000). La clasificación de los organismos se lleva a cabo mediante la organización en un sistema jerárquico compuesto por grupos monofiléticos, en el cual se identifican y agrupan las especies (Morrone, 2000).

Los estudios en sistemática dan información que permite una buena estimación de la riqueza de especies en distintas categorías taxonómicas, qué zonas geográficas específicas ocupan dichos taxa, y permiten conocer las relaciones evolutivas entre las distintas especies (Morrone, 2000; Frankham *et al.*, 2012; Pante *et al.*, 2015; Vandergast *et al.*, 2017; Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2022). Estos estudios también son fundamentales para el conocimiento de la biodiversidad, ya que nos permiten identificar y delimitar especies (Frankham *et al.*, 2012; Rannala, 2015) y conocer su número en un área geográfica o ecosistema dado (Ronquist y Sanmartín, 2011; Sanabria-Urban *et al.*, 2017; Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2022) y, por lo tanto, nos permite comprender mejor la composición de los ecosistemas, sus redes tróficas, u otras relaciones interespecíficas (Ronquist y Sanmartín, 2011; Rannala, 2015;). Los estudios en sistemática proporcionan información que puede servir de base o incorporarse directamente en otro tipo de estudios (Pante *et al.*, 2015); por ejemplo, estudios evolutivos (Engel, 2015), biogeográficos (Ronquist y Sanmartín, 2011), ecológicos (Barluenga *et al.*, 2006), de conservación (Frankham *et al.*, 2012) y/o en revisiones taxonómicas (de Queiroz, 2007; Sanabria-Urban *et al.*, 2017). Al permitirnos comprender la composición de los ecosistemas, los estudios en sistemática aportan conocimiento que tiene utilidades prácticas para planear estrategias efectivas de conservación, del comportamiento y combate de distintos tipos de plagas, o de especies invasoras, y el aprovechamiento de organismos importantes para la investigación biotecnológica o de importancia comercial (Bush, 1969; Yesson *et al.*, 2011; Frankham *et al.*, 2012; Rannala, 2015).

Concepto de especie

El concepto de especie, clave y básico en biología, ha sido fuente de discusión y controversia durante muchos años, habiéndose propuesto alrededor de 20 conceptos diferentes (de

Queiroz, 1998; 2007). Casi todos los conceptos de especie surgieron asociados a la problemática de la delimitación de las especies en la práctica y se basan en el uso de distintos tipos de datos y criterios operacionales y, en ocasiones, pueden ser parcialmente incompatibles entre ellos (de Queiroz, 1998, 2007; Barberousse y Samadi, 2010; Frankham *et al.*, 2012). No obstante, el concepto de especie es la definición de la entidad que se considera una especie, mientras que el criterio operacional son los caracteres que permiten establecer los límites de especie en la biodiversidad observada (Sites y Marshall, 2003; Wiens, 2007).

La mayoría de los conceptos de especies están de acuerdo en que las especies son linajes de meta-poblaciones que evolucionan por separado o independientemente de otras meta-poblaciones, hay presencia de caracteres que distinguen las distintas meta-poblaciones (de Queiroz, 1998, 2007). Las distintas propiedades definitorias secundarias (criterios operacionales) surgen en momentos diferentes durante el proceso de especiación. Los procesos evolutivos afectan diversos aspectos de la biología del organismo (genética, fisiología, ecología, morfología, etc.), y dichos cambios en los diferentes caracteres se dan en diferentes tiempos y sin un orden específico, quedando incluso algunos aspectos biológicos sin ningún cambio aparente, pese a que otros aspectos de la biología del organismo lo hacen (de Queiroz, 2007). La investigación de los límites entre las especies ha cobrado total importancia que ahora es uno de los campos principales en la sistemática moderna (Sites y Marshall, 2003; Wiens, 2007; Pante *et al.*, 2015). Para describir y clasificar a las especies se pueden incluir distintos tipos de caracteres, entre ellos, morfológicos (Wiens y Penkrot, 2002; Wiens, 2007), moleculares (Wiens y Penkrot, 2002; Yang y Rannala, 2014; Weissman *et al.*, 2021), ecológicos (Lee, 2003; de Queiroz, 2007), y etológicos (de Queiroz, 2007), entre otro tipo de caracteres (de Queiroz, 2007; Wiens, 2007).

Clase Insecta

La clase Insecta pertenece al Phylum Arthropoda y representan los animales más diversos de dicho Phylum, con más del 80% de las especies descritas (Stork, 2018). Actualmente se cree que hay alrededor de un millón de especies de insectos descritas y se estima que hay aproximadamente de seis a ocho millones de especies por conocer (Zhang, 2011). Dentro de la superclase Hexapoda los insectos constituyen casi todas las especies descritas; y se

distinguen por la presencia de tres pares de patas articuladas, el cuerpo dividido en tres partes: cabeza, tórax y abdomen, túbulos de Malpighi bien desarrollados, piezas bucales no retraídas dentro de la capsula cefálica, patas con seis segmentos (Grimaldi y Engel, 2005). Los insectos conocidos se han agrupado en 38 órdenes, 31 de ellos con representantes vivos y siete con representantes fósiles (Zhang, 2011; Jordán-Montés, 2013; Beutel y Friedrich, 2019). Las características que permiten separar a las distintas especies de insectos no siempre se encuentran presentes en todo su ciclo de vida, esto es porque pueden tener crecimiento directo, metamorfosis incompleta (hemimetábolos) o metamorfosis completa (holometábolos) (McGavin, 2002).

La diversidad dentro de los órdenes de insectos es bastante desigual, teniendo algunos órdenes de insectos algunas cuantas decenas de especies, mientras otros cuentan con cientos de miles de especies. Existen cinco órdenes de insectos que tienen más del 85% de las especies de insectos; Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera y Hemiptera (McGavin, 2002; Zhang, 2011). Desde su origen durante el Devónico, los insectos han estado presentes en casi cualquier ecosistema terrestre (Glennier *et al.*, 2006). Debido a la cantidad de nichos que ocupan en los ecosistemas son parte esencial de los ecosistemas por su composición y para su funcionamiento (McGavin, 2002).

El orden Orthoptera

Los ortópteros son insectos hemimetábolos con una distribución amplia, sobre todo en zonas tropicales (Fontana *et al.*, 2008). Por lo general tienen un tamaño que varía de medio centímetro a poco más de 3.5 cm de largo (McGavin, 2002; Grimaldi y Engel, 2005; Ingrisch y Rentz, 2009). La cabeza forma generalmente un ángulo recto con el eje del cuerpo (cabeza hipognata), con ojos compuestos grandes, y la presencia de ocelos es común (McGavin, 2002; Grimaldi y Engel, 2005; Ingrisch y Rentz, 2009). Se caracterizan también por tener un aparato bucal de tipo masticador, un cuerpo subcilíndrico elongado, cercos bien desarrollados, tibias posteriores con dos filas de dientes o espinas sobre su superficie dorsal, patas posteriores con los fémures y tibias alargadas, normalmente especializadas para el salto, y dos pares de alas, ocasionalmente reducidas en mayor o menor grado según las especies, llegando incluso a estar ausentes en algunos grupos (McGavin, 2002; Grimaldi y Engel, 2005; Ingrisch y Rentz, 2009; Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015). El primer par de alas suele ser de consistencia coriácea (tegminas), el segundo par se encuentra plegado

bajo el primer par y tiene una consistencia membranosa con mucha venación (McGavin, 2002; Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015). Orthoptera se considera un grupo monofilético (Yoshizawa, 2011).

Los ortópteros presentan de 4 a 10 mudas dependiendo de la especie y de las condiciones ambientales (McGavin, 2002; Fontana *et al.*, 2008). Además del incremento de talla, las principales diferencias entre una muda a otra son el incremento en el número de artejos en las antenas, el desarrollo de las alas y la maduración de las estructuras genitales externas (Fontana *et al.*, 2008; Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015).

Los ortópteros tienden a ser insectos estenotermos, esto significa que su distribución geográfica se ve condicionada por la temperatura (Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015). Presentan una distribución cosmopolita, con excepción de la Antártida y zonas extremadamente frías durante todo el año (Grimaldi y Engel, 2005; Ingrisch y Rentz, 2009; Cigliano *et al.*, 2021). Se encuentran en una gran cantidad de ecosistemas terrestres, siendo mejor representados y abundantes en regiones tropicales y templadas de alta humedad (Ingrisch y Rentz, 2009; Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015).

La mayoría de las especies conocidas de ortópteros son fitófagos, pero hay especies que pueden presentar una dieta omnívora o casi exclusivamente carnívora (McGavin, 2002; Ingrisch y Rentz, 2009). En la mayor parte de las especies se observa el fenómeno de la estridulación o producción de sonidos con distintas partes del cuerpo con objeto de favorecer el encuentro de los sexos con fines reproductivos (Fontana *et al.*, 2008; Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015). Las hembras de los ortópteros, excepto Gryllotalpidae Leach, 1815, disponen de un órgano especializado para realizar la puesta de los huevos llamado oviscapto u ovipositor (Fontana *et al.*, 2008; Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015).

El orden Orthoptera se divide en dos subórdenes, Caelifera y Ensifera (McGavin, 2002; Fontana *et al.*, 2008; Ingrisch y Rentz, 2009; Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015; Fontana *et al.*, 2017). Las especies de Caelifera tienen en la mayoría de los casos antenas filiformes formadas por una pequeña cantidad de artejos, suelen ser más pequeñas que la mitad del largo del organismo y tienen un órgano auditivo en el primer segmento abdominal (Fontana *et al.*, 2008; 2017). Las especies de Ensifera se distinguen por tener antenas filiformes formadas por una gran cantidad de artejos y suelen ser tan o más largas que el cuerpo del organismo (McGavin, 2002; Fontana *et al.*, 2008; Ingrisch y Rentz,

2009; Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015; Fontana *et al.*, 2017). Los ensíferos presentan un órgano auditivo en las tibiae del primer par de patas, aunque en ocasiones no se puede ver o no existe (Fontana *et al.*, 2008; 2017).

Las hembras de Ensifera presentan ocho esternitos, teniendo en algunos casos una gran relevancia para la identificación de especies la conformación de los esternitos sexto y séptimo, conjuntamente con la placa subgenital situada en la base del ovipositor (Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015). El ovipositor está formado por tres pares de valvas (uno de los pares es poco visible), aunque en Gryllotalpidae el ovipositor no está presente (Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015). El complejo fálico en los Ensifera está en posición dorsal, consiste de dos piezas (ocasionalmente tres) de forma muy variable (Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015). La forma en que los miembros de Ensifera producen estridulación es frotando las tegminas entre ellas (estridulación alar; Fontana *et al.*, 2017), o frotando los fémures posteriores contra el abdomen (fémoro-abdominal; Gorochoy, 2001). Varias de las características morfológicas que presentan los ejemplares de Ensifera se pueden observar en la figura 1.

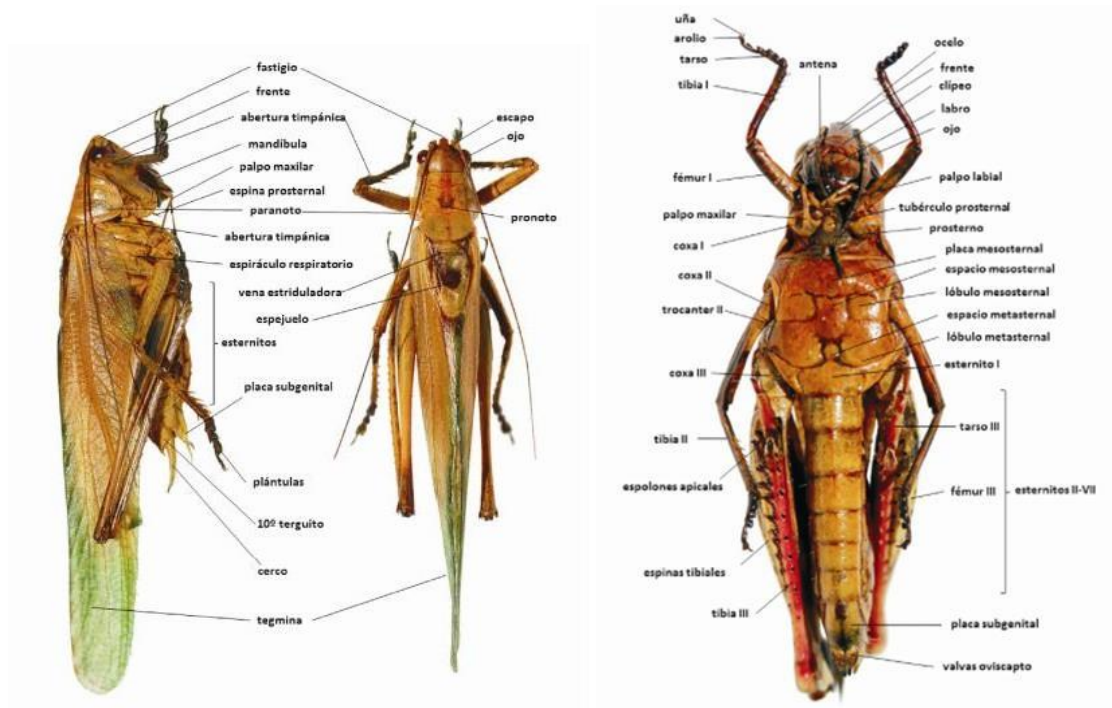


Figura 1. Vista dorsal, lateral y ventral de un ejemplar de un Orthoptera con varias de las estructuras de identificación taxonómica más importantes (Imágenes de Aguirre-Segura y Barranco-Vega, 2015).

Familia Stenopelmatidae Burmeister, 1838

Stenopelmatidae es una familia de ortópteros del suborden Ensifera (Gorochov, 2001), y su monofilia está poco apoyada (Vandergast *et al.*, 2017). Las relaciones y estabilidad de las categorías taxonómicas internas de Stenopelmatidae, así como los caracteres que las definen, se han modificado mucho en los últimos años (Gorochov, 2001; Vandergast *et al.*, 2017; Gorochov, 2020; Cigliano *et al.*, 2021; Weissman *et al.*, 2021). Según Gorochov (2020), Stenopelmatidae está compuesto por tres subfamilias: Stenopelmatinae Burmeister, 1838, Schizodactylinae Blanchard, 1845 y Gryllacridinae Blanchard, 1845. Cigliano *et al.*, (2021) por otra parte divide Steopelmatidae en dos subfamilias, una extinta y otra actual, Zeuneropterinae Kevan & Wighton, 1983 y Stenopelmatinae, respectivamente. A Stenopelmatinae lo componen cinco tribus: Stenopelmatini Burmeister, 1838, Siini Gorochov, 1988, Maxentiini Gorochov, 2020, Oryctopterini Gorochov, 1988 y Oryctopini Kevan, 1986 (Cigliano *et al.*, 2021; Gorochov, 2020). Actualmente Stenopelmatidae contiene nueve géneros y 53 especies que se distribuyen en el norte y centro de América, en zonas restringidas del centro-sur de Europa, centro y sur de África, la India y zonas aledañas, y los archipiélagos e islas que se encuentran en el sur de Asia y Oceanía (Cigliano *et al.*, 2021).

Las especies de Stenopelmatidae se distinguen con frecuencia por una combinación de caracteres morfológicos sutiles presentes solo en adultos, número de cromosomas del cariotipo, distribución geográfica, patrones de tambor de llamada y perfiles de ADN mitocondrial (Weissman *et al.*, 2008; Gorochov, 2020; Weissman *et al.*, 2021). Debido a la escasa variación morfológica, y a que en el último siglo ha habido pocos estudios de la superfamilia Stenopelmatoidea Burmeister, 1838, es posible que se haya subestimado la riqueza de especies de las familias que contiene, incluida Stenopelmatidae. Los trabajos de Weissman y Bazelet (2013), Hiremath y Prathapan (2021), Weissman *et al.* (2021), y el trabajo de Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, (2022) no solo reportan descripciones nuevas o la existencia de especies con base en distintas evidencias e información biológica, si no también sugieren por medio de ciertas observaciones personales, que puede haber más especies en los distintos géneros de Stenopelmatoidea, indicando que faltan más estudios de sistemática y taxonomía.

Gorochov (2020) propuso los siguientes caracteres para definir la subfamilia

Stenopelmatinae: ojos situados aproximadamente en la parte media (no superior) del epicráneo (Figura 2a); espacio amplio entre cavidades antenales y casi sin tribuna o fastigio frontal (proyección dirigida hacia adelante y hacia arriba) (Figuras 2a y 2b); meso y metanoto reducidos en varios grados, más cortos y más estrechos que el pronoto (Figura 2c); pleuritos meso y metatorácicos acortados; espiráculo torácico anterior con hendidura oblicuamente horizontal en convexidad vertical sin proyección posterior; tarsos estrechos, sin procesos laterales lobiformes distintos, pero con 4 pares de pulvilli de lengüado pequeño (Figura 2d); nervadura longitudinal de la tegmina (si se desarrolla) casi completamente paralelizada (típica de la superfamilia Stenopelmatoidea); si el aparato estridulador femoro-abdominal está bien desarrollado, partes inferiores de los tergitos abdominales anteriores con pequeñas sedas espiniformes dispersas al azar y con una fila oblicuamente vertical de dientes estriduladores densos en el tergito II o en los tergitos II y III (presente en ninfas adultas y en estadios tardíos); genitales masculinos membranosos, con pliegues dorsal y ventral generalmente divididos en 3 y 2 lóbulos respectivamente (lóbulo medio del primer pliegue ligeramente insertado en la cavidad genital, pero ocasionalmente transformados en 2 estructuras laterales tubulares (Figura 3); ovipositor considerablemente acortado o reducido a varios pequeños lóbulos digitados que se proyectan más allá de la placa genital (Figuras 2g y 2h).



Figura 2. Vista frontal de la cabeza (imagen superior izquierda), vista dorsal del pronoto (imagen superior derecha), vista dorsal (imagen central izquierda) y lateral (imagen central derecha) de la parte posterior del abdomen de un ejemplar macho adulto, y dorsal (imagen inferior izquierda) y lateral (imagen inferior derecha) de la parte posterior del abdomen de un ejemplar hembra adulta. *a*: altura de la cabeza que muestra la posición de los ojos, las cavidades antenales y el fastigio frontal, *b*: se aprecia la ausencia del fastigio del vertex y la incapacidad de apreciar el fastigio frontal desde una vista frontal de la cabeza, *c*: señalamiento del pronoto y mesonoto, *d*: tarsos posteriores estrechos, *e*: región del décimo tergito abdominal donde se pueden encontrar los ganchos copuladores, *f*: Parte del ovipositor que se puede ver en vista dorsal, *g*: ovipositor en vista lateral. Fotografías tomadas por (S. Guzmán Gómez).

Según Weissman *et al.* (2008), el estado adulto en hembras se define por la presencia de un ovipositor esclerotizado oscurecido (al menos en las puntas y en las superficies ventrales), cuyos cuatro componentes se desarrollan progresivamente con cada muda. Mientras el estado adulto en machos viene definido por la presencia de ganchos curvos,

negros, esclerotizados y completamente desarrollados, ubicados medialmente a cada cerco, estos anzuelos se desarrollan gradualmente con cada muda a partir de pequeñas crestas apenas visibles en los primeros estadios y tiene una importante función durante el apareamiento (Weissman *et al.*, 2008).

El estudio filogenético de la superfamilia Stenopelmatoidea realizado por Vandergast *et al.*, (2017) empleando genes nucleares de ARN ribosómico 28S y 18S, y el citocromo oxidasa mitocondrial (COI), reveló que las relaciones filogenéticas reconstruidas muestran falta de apoyo de la monofilia y la presencia de dos clados principales dentro del grupo Stenopelmatidae, siendo uno de ellos un clado con los taxones pertenecientes al continente americano. En el mismo estudio filogenético, los miembros de la subfamilia Stenopelmatinae, grupo al que pertenece el género *Stenopelmatus* Burmeister, 1838, se recuperaron en un clado monofilético con tres subclados con una estructura geográfica evidente, uno exclusivamente norteamericano, y los otros dos integrados por taxones distribuidos en Mesoamérica (Vandergast *et al.*, 2017). En el análisis de MrBayes se recuperaron probabilidades posteriores mayores a 0.86 para cada uno de los subclados de Stenopelmatidae del continente americano (Vandergast *et al.*, 2017).

La tribu Stenopelmatini se encuentra distribuida en el norte y centro de América, es parte de Stenopelmatinae y se integra por los géneros *Stenopelmatus* y *Ammopelmatus* Tinkham, 1965 (Gorochoy, 2020; Weissman *et al.*, 2021). Los siguientes son caracteres morfológicos que distinguen a los miembros de esta tribu: la tibia anterior moderada o débilmente engrosada, apicalmente no delgada; esternito abdominal I de estructura variable; tergito X abdominal masculino con un par de ganchos copuladores (Figura 2e); placa genital masculina sin palpadores; genitales masculinos cortos, completamente membranosos y no retráctiles (su parte proximal no es tubular alargada y su parte más distal no puede insertarse parcialmente en la parte tubular) (Figura 3); pliegue dorsal de los genitales dividido en tres lóbulos, y el ventral en dos lóbulos (Figura 3); ovipositor relativamente acortado (Figuras 2f y 2g); esternito abdominal I bastante ancho, muy próximo al esternito metatorácico; y el aparato estridulatorio femoro-abdominal ausente (Gorochoy, 2020).

Se ha discutido y demostrado que los genitales internos puede ser una evidencia importante para identificar y delimitar especies de ortópteros (Song y Bucheli, 2010; Chamorro-Rengifo y Lopes-Andrade, 2014; Rocha-Sánchez *et al.*, 2016; Rocha-Sánchez *et*

al., 2018; Gorochov, 2020). En algunos casos son los únicos caracteres que permiten una correcta delimitación de las especies (Song y Bucheli, 2010), incluyendo aquellos que pertenecen a la familia Stenopelmatidae, o familias cercanas dentro de Stenopelmatoidea (Gorochov, 2020; Hiremath y Prathapan, 2021). Hay trabajos de genitales internos femeninos (Hiremath y Prathapan, 2021), pero son más abundantes los trabajos con genitales internos masculinos (Chamorro-Rengifo y Lopes-Andrade, 2014; Rocha-Sánchez *et al.*, 2018).

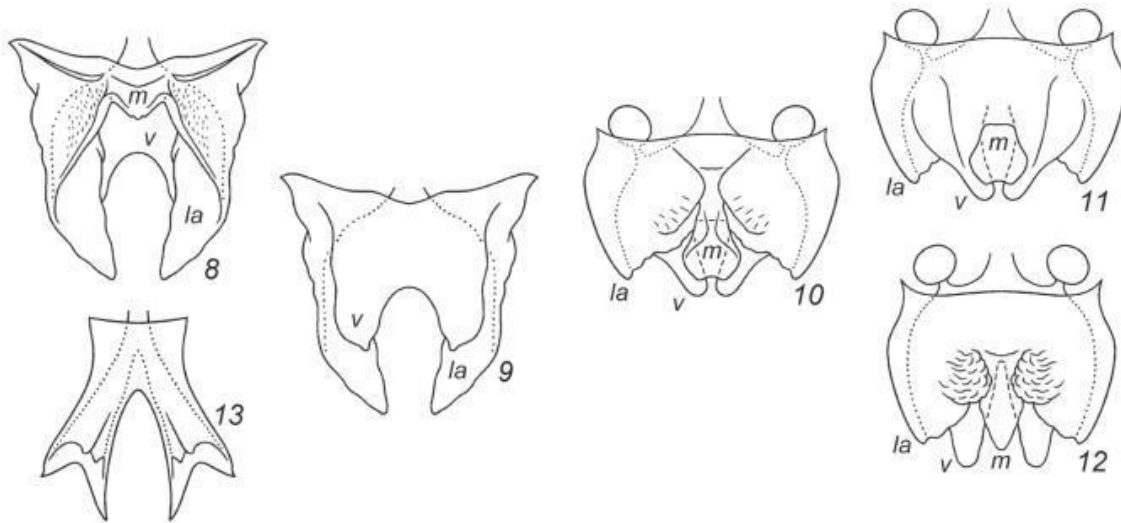


Figura 3. Genitales internos de varios géneros actuales de Stenopelmatidae. El número 8 y 9 son genitales internos del género *Stenopelmatus* Burmeister, 1838 (anteriormente *Stenopelmatopterus*), la 10 y 11 de la especie *Maxentius pinguis* (Walker, 1869), la número 12 *M. pallidus* (Walker, 1869) y el número 13 género *Sia* Giebel, 1861. Simbología de las letras que señalan las partes de los genitales internos; (m) lóbulo medio y (la) lóbulo lateral del pliegue dorsal, y pliegue ventral, o sus lóbulos (v). Modificada de Gorochov (2020).

El género Stenopelmatus Burmeister, 1838

La sistemática del género *Stenopelmatus* sigue siendo complicada e incompleta. En un trabajo reciente Weissman *et al.* (2021) realizaron un reordenamiento de la sistemática y de los caracteres taxonómicos que definen al género *Stenopelmatus* con base en nuevos estudios y nueva evidencia genética, etológica y citológica. El género *Stenopelmatus*, que incluye organismos conocidos en México como “cara de niño” o “niño grillo”, contiene poco menos de la mitad de las especies descritas de Stenopelmatidae, hay 19 especies válidas y 13 especies *nomen dubium* (Cigliano *et al.*, 2021; Weissman *et al.*, 2021). Entre los cambios recientemente realizados por Weissman *et al.* (2021) están: sinonimizaron los géneros *Stenopelmatus* y *Stenopelmatopterus*, siendo este último sinónimo menor del primero, sugerir que cualquier autor que busque proponer y validar nuevas especies utilice datos

genéticos, etológicos (tamborileo), cromosomas (citología) y algunas características morfológicas; y por último, los autores transfirieron 16 taxones de *Stenopelmatus* al género *Ammopelmatus* Tinkham, 1965.

Weissman *et al.* (2021) proponen los siguientes caracteres morfológicos que diferencian *Stenopelmatus* de *Ammopelmatus*: las espinas tibiales de las patas traseras son generalmente más largas en *Stenopelmatus*; casi todas las especies de *Stenopelmatus* tienen abdómenes sólidos y de colores brillantes que incluyen negro brillante, rojo, naranjas y brillos metalizados; solo en el género *Stenopelmatus* hay especies con presencia de alas; ovipositor de la mayoría de las especies de *Stenopelmatus* parece más largo y con una punta recurvada; los calcares en la tibia de la pata trasera de todos los taxones de *Stenopelmatus* generalmente no están especializados para cavar ni tienen nunca forma de cuchara; los *Stenopelmatus* no tienen megacefalismo; los ganchos presentes en los márgenes dorsolaterales de la placa supra-anal de los machos de *Stenopelmatus* son relativamente pequeños, oscuros, ocultos detrás de los cercos y apresados contra el abdomen.

Tanto el trabajo de Weissman *et al.* (2021), como el trabajo de Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, (2022) utilizaron distintos genes mitocondriales (COI y 12S en el primero, y CO1 en el segundo trabajo) y genes nucleares que informan de la presencia de varios complejos de especies crípticas con base en ciertas observaciones morfológicas, datos biogeográficos y/o evidencia molecular. Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, (2022) proponen que existen cuatro grupos o complejos de especies de *Stenopelmatus*: *faulkneri*, *talpa*, *centroamerica* y *piceiventris* (Figura 4). Esta información aporta mayor evidencia de la subestimación del número de especies de este género. Las especies de *Stenopelmatus* se encuentran distribuidas desde el norte del territorio mexicano hasta Panamá y Costa Rica en Centroamérica (Weissman, 2001; Vandergast *et al.*, 2017; Cigliano *et al.*, 2021; Weissman *et al.*, 2021).



Figura 4. Ilustración de representantes de tres de los cuatro grupos o complejos de especies propuesto en Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, (2022). Complejo de especies de *Stenopelmatus talpa* (a, b), *Stenopelmatus piceiventris* (c, d) y *Stenopelmatus centroamerica* (e, f). *a*: *S. sp. aff. talpa*, México, CDMX, Coyoacán; *b*: *S. talpa*, México, Hidalgo, Jacala; *c*: *S. sp. aff. piceiventris*, Mexico, Oaxaca, San Juan Atepec; *d*: *S. sp. aff. piceiventris* México, Oaxaca, San Sebastián Río Hondo; *e*: *S. sp.*, Guatemala, Chimaltenango, San José Calderas; *f*: *S. sp.*, Guatemala, El Progreso, San Agustín de Acasaguastlán. La información y las imágenes de estas figuras fueron extraídas de Gutiérrez-Rodríguez *et al.* (2022).

Los individuos de *Stenopelmatus* pueden encontrarse en una gran variedad de ecosistemas: dunas de arena cerca de cuerpos de agua dulce, bosques tropicales caducifolios

y perennifolios, matorral xerófilo con suelos pedregosos volcánicos, matorral xerófilo con suelos arenosos, pastizales y bosques de coníferas (Weissman, 2001; Gorochoy y Cadena-Castañeda, 2016; Weissman *et al.*, 2021). Los miembros de este género construyen madrigueras debajo de tierra, rocas u otros objetos presionados en el suelo, como troncos, tablas, cajas y basura, buscando un ambiente fresco y húmedo (Davis y Smith, 1926; Weissman, 2001; Weissman *et al.*, 2021). Algunas especies de *Stenopelmatus* son capaces de adaptarse a ambientes cerca o dentro de áreas urbanas, siempre y cuando haya vegetación y tierra suelta, encontrándose dentro de sus madrigueras en jardines, parques, microrreservas o cultivos (Davis y Smith, 1926; Sánchez-Xolalpa *et al.*, 2017). La distribución y abundancia de las distintas especies de *Stenopelmatus* depende de la textura del suelo, así como de gradientes de la temperatura y humedad (Prentince *et al.*, 2011). La fragmentación de su hábitat en áreas muy pequeñas puede ser muy perjudicial para las especies de los géneros de *Stenopelmatus* y *Ammopelmatus* a mediano o largo plazo, especialmente si la conectividad genética de las poblaciones se ve severamente afectada (Vandergast *et al.*, 2007; 2009).

Las especies de *Stenopelmatus* tienden a ser nocturnas y tienen una dieta predominantemente carnívora (Weissman *et al.*, 2021), alimentándose principalmente de invertebrados blandos, y complementando su dieta con materia vegetal (Weissman, 2001). Los huevos se ponen bajo tierra, aparentemente, después del apareamiento (Weissman *et al.*, 2008). La mayoría de las especies requieren alrededor de un año y nueve meses para llegar a la etapa adulta, aunque en ecosistemas con gran altitud pueden requerir más tiempo para alcanzar la madurez sexual (Weissman *et al.*, 2008). El número de mudas que requieren para alcanzar la adultez es de entre 9 y 12, es difícil determinar cuántas mudas tienen debido a que las consumen casi inmediatamente después de mudar (Weissman *et al.*, 2008). Generalmente los machos maduran sexualmente antes que las hembras, y también suelen ser los primeros en morir debido a una esperanza de vida más corta y al canibalismo sexual (Weissman *et al.*, 2008).

Se ha reportado que los miembros de *Stenopelmatus* producen estridulación frotando el fémur contra el abdomen (Davis y Smith, 1926), o producen otros sonidos al azotar su abdomen contra el sustrato (Weissman, 2001). Los sonidos son producidos aparentemente con el fin de atraer una pareja y reproducirse (Weissman, 2001; Weissman *et al.*, 2008), o advertir a otros individuos de su misma especie de su presencia (Weissman *et al.*, 2008). Los

sonidos producidos al azotar el abdomen contra el sustrato pueden variar entre especies, o incluso entre machos y hembras de la misma especie (Weissman *et al.*, 2008; Vandergast *et al.*, 2009).

Complejo de especies de Stenopelmatus talpa Burmeister, 1838

En el caso del complejo de especies *S. talpa*, la evidencia morfológica externa actualmente disponible son los caracteres morfológicos que caracterizan a *S. talpa*. La procedencia geográfica de los especímenes examinados para este grupo se encuentra a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana y áreas adyacentes de la provincia Sierra Madre Oriental (Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2022). La especie *S. talpa* es endémica de México y originalmente se asumió que tenía una amplia distribución geográfica a lo largo del centro de México, aunque actualmente su distribución geográfica real requiere más investigación (Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2022). Weissman *et al.* (2021) limitan la distribución de *S. talpa* a Zimapán y sus alrededores, en el estado de Hidalgo. Weissman *et al.* (2021) proponen que la distribución real de la especie *S. talpa* es desconocida debido a la crisis morfológica en el género *Stenopelmatus*, así como por la falta de estudios que incluyan caracteres genéticos (ADN y cariotipo), morfológicos, y etológicos (tamborileo), lo que impide discriminar esta especie de otras morfológicamente parecidas. Weissman *et al.* (2021) además reconocen la presencia de especímenes en las colecciones de la Academia de Ciencias Naturales de la Universidad de Drexel, Philadelphia, Pennsylvania, USA (ANSP) y Museo de Zoología de la Universidad de Michigan, Ann Arbor, Michigan, USA (UMMZ) que fueron recolectadas en los alrededores del estado de Hidalgo y tienen un gran parecido con el neotipo.

Pocos estudios de cualquier índole se han realizado para la especie *S. talpa*. Los ejemplares de este complejo de especies presentan los siguientes caracteres morfológicos: tibia posterior con 4-5 espinas externas y 6-7 internas, cortas y muy cortas; rostrum casi ausente, cabeza sin crestas similares a quillas (fastigio del vértex); ojos, cavidades antenales y escapos pequeños, ausencia de alas, generalmente los tergitos presenta colores rojizos, marrón-rojizo claro, marrones o negruzcos color marrón rojizo; abdomen ovalado, tibias posteriores similares a los fémures; longitud del cuerpo aproximadamente de 25.4-37 mm (Burmeister, 1838; Wattenwyl, 1888; Gorochoy y Cadena-Castañeda, 2016).

Los primeros ejemplares de la especie *S. talpa* fueron recolectados en el municipio de Zimapán, Hidalgo, México por H. Burmeister en 1838. La descripción original de esta especie considera el número de espinas presentes en las patas traseras, la coloración de los individuos, la ausencia de alas, el tamaño de los ojos y las antenas y la ausencia de una quilla (fastigio del vértex), entre otros caracteres en el que se dan detalles vagos de la forma y estructura de los fémures, la cabeza, las mandíbulas y otras partes bucales (Burmeister, 1838). En la figura 5 se ilustra el estado de Hidalgo, y se puede identificar la localidad tipo, la zona donde se recolectaron estos primeros ejemplares de *S. talpa*. En el trabajo de Weissman *et al.* (2021) se establece un neotipo de *S. talpa* que fue recolectado recientemente a 23 km en línea recta en dirección al norte, localizado en un desvío desde la carretera 85, hacia Zimapán, en la misma zona en donde se colectó el holotipo. El neotipo se estableció debido al maltrato o pérdida de los ejemplares de la serie tipo original (Weissman *et al.*, 2021).

Los caracteres que estableció Weissman *et al.* (2021) que permiten identificar a la especie *S. talpa* del resto de especies de *Stenopelmatus* son: ejemplares con capacidad de brinco, adultos de tamaño mediano a grande, cabeza, pronoto y patas rojizas cuando están vivos, características del tamborileo (solo conocido en el macho): serie suave, corta e irregular de dos tambores, >0.48-0.56s, hasta seis tambores, >1.6s (3.8 d / s). Weissman *et al.* (2021) mencionan que solo la especie *S. cusuco* es la más parecida morfológicamente a *S. talpa*, pero difiere principalmente por el ADN, y la localidad tipo de esta especie está en Honduras, lejos de la ubicación del complejo de especies de *S. talpa*, localizado en el Altiplano mexicano.

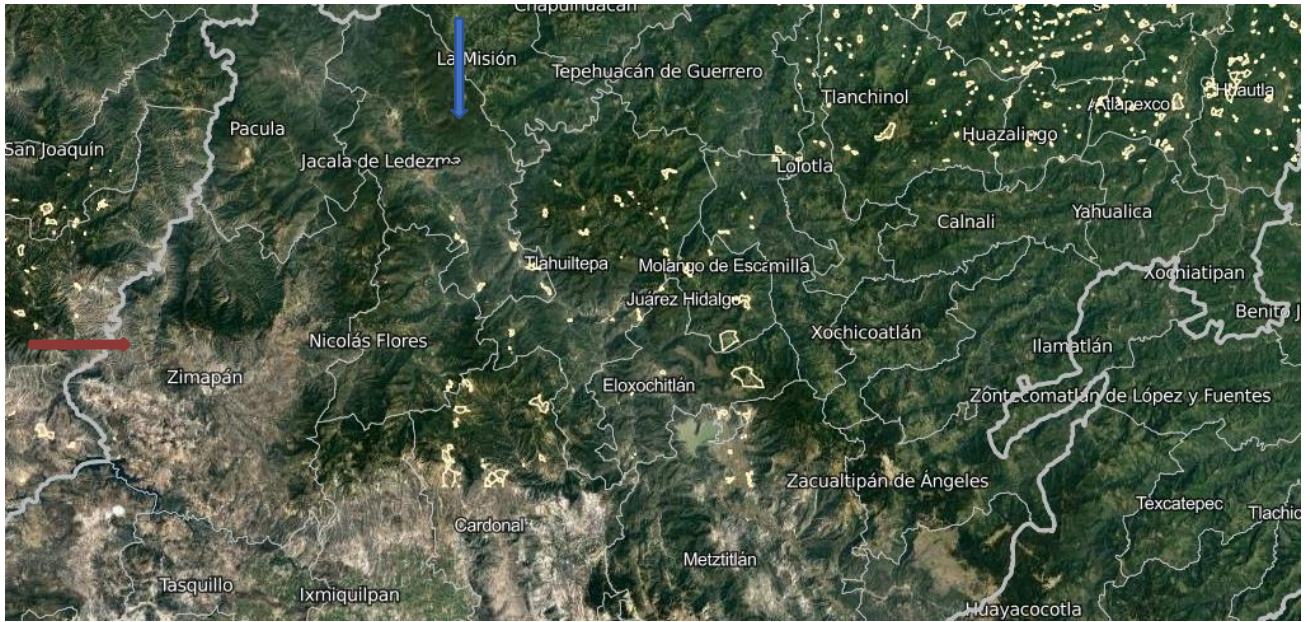


Figura 5. Mapa de los municipios de Hidalgo. El municipio de Zimapán es señalado por la flecha roja, la localidad tipo en donde se registró por primera vez la especie *S. talpa*. Zimapán colinda con el estado de Querétaro, y los municipios de Pacula, Jacala de Ledezma (flecha azul), Nicolás Flores, Ixmiquilpan, Tasquillo y Tecozautla. Fuente INEGI, (2023).

El complejo de especies *S. talpa* tiene un rango geográfico que se cree abarca principalmente el centro y sur de México. Entre los estados en los que se tiene registro de su presencia (ejemplares reportados que tienen caracteres morfológicos descritos en el trabajo de Burmeister (1838)) se encuentran Oaxaca, Veracruz (Córdova) (Saussure, 1859; Saussure y Pictet, 1897), Chiapas (Tuxtla) (Hebard, 1932), Puebla (Sánchez-Xolalpa *et al.*, 2017), Hidalgo (Burmeister, 1838) y la CDMX (Ciudad de México), antiguamente conocido como Distrito Federal (Hebard, 1932; Gorochoy y Cadena-Castañeda, 2016). En el trabajo de Gutiérrez-Rodríguez *et al.* (2022) se menciona que el complejo *S. talpa* tiene siete especies en el centro del país, dos de las cuales están descritas, *S. talpa* Burmeister, 1838 y *S. typhlops* Rehn, 1903, y cinco especies que carecen de descripción.

Sánchez-Xolalpa *et al.* (2017), realizaron un estudio etológico utilizando ejemplares de dos municipios del estado de Puebla en el que se aborda el violento comportamiento caníbal de esta especie, así como la falta de un dimorfismo sexual marcado. Las únicas diferencias entre sexos, aparte de los caracteres de la terminalia, fueron el tamaño del fémur posterior, que tiende a ser significativamente más grande en los machos que en las hembras,

y las hembras tienden a ser más grandes que los machos, aunque de esto último no hay una diferencia significativa (Sánchez-Xolalpa *et al.*, 2017).

Los caracteres morfológicos que actualmente se utilizan para identificar al complejo *S. talpa* permiten una rápida identificación de los organismos pertenecientes a este complejo, pero la falta de revisiones taxonómicas resulta en la dificultad para discriminar las especies que componen el complejo *S. talpa*. A través de estudios de distintos caracteres genéticos (Weissman *et al.*, 2021; Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2022) y etológicos (Weissman *et al.*, 2021) se ha hecho evidente que los organismos que antes se agrupaban en una sola especie son en realidad varias especies. Este estudio tiene por finalidad analizar a fondo caracteres morfológicos que son de importancia taxonómica en Orthoptera con el fin de poder aportar nuevas evidencias morfológicas y estados de carácter que ayuden a discriminar las especies del complejo *talpa*.

OBJETIVO GENERAL

- Realizar una revisión taxonómica del grupo de especies *S. talpa* (Orthoptera: Stenopelmatidae) con base en evidencia morfológica y molecular (secuencias de ADN de un fragmento del gen mitocondrial Citocromo oxidasa I).

OBJETIVOS PARTICULARES

- Delimitar las especies del grupo de especies *S. talpa* con base en secuencias de ADN de un fragmento del gen mitocondrial Citocromo oxidasa I.
- Describir morfológicamente a las especies nuevas para la ciencia y redescubrir a las especies ya descritas.

Alejandro Zaldívar-Riverón
Colección Nacional de Insectos,
Instituto de Biología, UNAM

Cd. Universitaria a 30 de noviembre de 2022.

Estimado Alejandro Zaldívar:

Le comunico que hemos recibido su manuscrito "Taxonomic revision of the *Stenopelmatus talpa* species-group (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatini)", en coautoría con Miguel Ángel Suastes-Jiménez, Ludivina Barrientos-Lozano, Jorge Gutiérrez-Rodríguez y Jovana M. Jasso-Martínez. Le ha sido asignada la clave: 5184, por favor utilice ésta para referirse a su trabajo en consultas futuras.

Su trabajo será turnado a un editor asociado, en caso de aprobar una primera evaluación de pertinencia de arbitraje, para continuar con el proceso editorial regular (arbitraje).

Saludos cordiales,



M. en C. Ma. Antonieta
Arizmendi Editora Técnica

**Capítulo único: Taxonomic revision of the *Stenopelmatus talpa* species-group
(Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatini)**

Revisión taxonómica del grupo de especies *Stenopelmatus talpa* (Orthoptera:
Stenopelmatidae: Stenopelmatini)

Miguel Ángel Suastes-Jiménez¹, Ludivina Barrientos-Lozano², Jorge Gutiérrez-Rodríguez^{1,3}, Jovana
M. Jasso-Martínez^{1,4} and Alejandro Zaldívar-Riverón^{1,*}

¹ Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de
México, 3er Circuito Exterior s/n, Cd. Universitaria, Copilco, Coyoacán, Ciudad de
México, México.

² Tecnológico Nacional de México- Instituto Tecnológico de Cd. Victoria, Blvd. Emilio
Portes Gil No. 1301, Ciudad Victoria, Tamaulipas, México, 87010.

³ Departamento de Ecología y Evolución, Estación Biológica de Doñana, EBD-CSIC,
Sevilla, España.

⁴ Department of Entomology, Smithsonian Institution, National Museum of Natural
History, Washington, DC, U.S.A.

*Corresponding author: AZR. E-mail: azaldivar@ib.unam.mx

Abstract

We carried out a taxonomic revision of the *Stenopelmatus talpa* species-group (Stenopelmatidae: Stenopelmatini), a poorly studied group of orthopterans whose species are distributed along the Trans-Mexican Volcanic Belt and adjacent areas of the Sierra Madre Oriental and Sierra Madre del Sur in Central Mexico. We examined both external morphological and male internal genitalia features, and also carried out a molecular species delimitation based on DNA barcoding. An integrative approach based on congruence of morphological and molecular evidence helped to delimit nine species for the *S. talpa* species-group, seven of which are new to science whereas the remaining two are already described, *S. talpa* and *S. typhlops*. We described four out of the above seven new species: *S. sp. 4 sp. nov.*, *S. sp. 5 sp. nov.*, *S. sp. 6 sp. nov.* and *S. sp. 7 sp. nov.* A key to the describes species belonging to the *S. talpa* species-group is provided. Our study highlights the relevance of the male internal genitalia as a valuable character system to delimit species in *Stenopelmatus*.

Key words: *Stenopelmatus*, male internal genitalia, diagnosis, description.

Introduction

The tribe Stenopelmatini comprises a group of cricket-like ensiferous orthopterans that belong to the family Stenopelmatidae (Gorochoy, 2021). Members of this tribe are commonly known as Jerusalem crickets in the U.S. (Weissman *et al.*, 2008), and as ‘cara de niño’ or ‘niños de la tierra’ in Mexico (Weissman, 2005; Sánchez-Xolalpa *et al.*, 2017). The supraspecific classification of this family was recently updated by Gorochoy (2021), who changed the Stenopelmatini from subfamily to tribe level. Currently, the tribe Stenopelmatini contains two valid genera, *Ammopelmatus* Tinkham, 1965 and *Stenopelmatus* Burmeister, 1938. The first one is distributed from southwestern Canada across the western part of the U.S. to Baja California in northern Mexico, and the second mainly occurs in high altitude regions along Mesoamerica from northern Mexico to Panama and in Ecuador in northern South America (Weissman *et al.*, 2021).

Weissman *et al.* (2021) recently revised the systematics of *Stenopelmatus* employing nuclear genome-wide (anchor hybrid enrichment) and mitochondrial (mt) DNA sequence data, external morphological, ethological and cytological information. Based on the phylogenetic relationships recovered with the molecular data and on the observed variation of the remaining examined character systems, the authors proposed that *Viscainopelmatus* Tinkham, 1970 and *Stenopelmatopterus* Gorochoy, 1988 were junior synonyms of *Ammopelmatus* and *Stenopelmatus*, respectively. They also described 14 new species of *Stenopelmatus*, classified 13 species of this genus as *nomen dubium*, and transferred 16 *Stenopelmatus* species to *Ammopelmatus*. As a result of this revision, *Stenopelmatus* was considered to include 19 described species, although its actual species diversity is considerably higher (Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2022; Weissman *et al.*, 2021). More recently, Gutiérrez-Rodríguez *et al.* (2022) conducted a species delimitation and phylogenetic study for *Stenopelmatus* using nuclear-genome wide (3RAD) and mtDNA sequence data. These authors proposed the existence of four species-groups within the genus, the *faulkneri*, *talpa*, Central America and *piceiventris* groups.

The *S. talpa* species-group is represented by species with a relatively large size and usually with a reddish-orange and black color pattern except by *S. typhlops* Rehn, 1903, which is completely black (Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2022; Ruiz-Mendoza *et al.*, 2023). This group receives its name after *S. talpa* Burmeister, 1838 a species that originally was assumed to have a wide geographical distribution throughout central México, though it appears to be restricted to pine and pine-oak forests in its type locality and its surroundings in the municipalities of Jacala and Zimapán, in north-northwest Hidalgo

(Weissman *et al.*, 2021; Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2022; Ruiz-Mendoza *et al.*, 2023). Besides the two aforementioned species, the *S. talpa* species-group also appeared to contain at least five undescribed species that were delimited based on nuclear genome-wide and mitogenome DNA sequence data (Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2022; Ruiz-Mendoza *et al.*, 2023). Members of this species-group occur in central Mexico across the Trans-Mexican Volcanic Belt province and adjacent areas of the Sierra Madre Oriental and Sierra Madre del Sur provinces (Gutiérrez-Rodríguez *et al.*, 2022; Ruiz-Mendoza *et al.*, 2023).

Members of *Stenopelmatus* are characterized by their highly conserved external morphology (Weissman, 2001; Weissman *et al.*, 2008, 2021). For this reason, Weissman *et al.* (2021) proposed that the newly described species of the genus need to be diagnosed based on a combination of alternative features, including karyotype chromosome number, geographic distribution, call drum pattern, and mt and/or nuclear DNA profiles. However, a character system that requires more attention is the male genitalia, which has never been thoroughly assessed within the entire family Stenopelmatidae (Gorochoy, 2021).

Here we carried out a taxonomic revision for the *S. talpa* species-group based on examination of external morphological and male genitalia features of specimens collected along central Mexico. We also molecularly assessed the species diversity within the group based on the DNA barcoding locus (Hebert *et al.*, 2003). Based on the gathered information, we redescribed the two previously described species, *S. talpa* and *S. typhlops*, and described four new species mainly based on male genitalia features, a character system that was found to be informative for species delimitation within the genus.

Methods

Examined material

We examined a total of 112 specimens assigned to the *S. talpa* species-group that were collected from a number of localities situated along central Mexico (Fig. 1). All specimens are deposited in the Colección Nacional de Insectos (CNIN) of the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM). We also examined the external morphological features of the neotype of *S.*

talpa, which is deposited in the California Academy of Sciences, San Francisco, California, USA (CAS).

Observation and description of external morphological features were made using a stereo microscope ZEISS Discovery V8 with a lens ZEISS Achromat S 1.5x FWD 28 mm lens. We examined the following characters: shape of frontal fastigium, shape of pronotum (dorsal and lateral view), shape of cerci, shape of subgenital and supra-anal plates, and shape of internal genitalia in males and of ovipositor in females. Measurements were taken for the body total length (from vertex to tip of abdomen), and for the following morphological features: length and width of pronotum (dorsal view), femora (anterior, middle and posterior), length of cerci, length and width of supra-anal and subgenital plates, and length of ovipositor. Measurements of morphological characters greater than 0.5 cm were taken with a millimetric ruler and a Vernier. For smaller features, we used the ZEN 3.1 (blue edition) program to measure structures from photographs taken by a ZEISS AxioCam ERc5s fixed camera and a 60N-C 2/3" (0.63x) adapter.

The internal male genitalia of 15 adult specimens belonging to most of the DNA barcode species that were delimited were obtained following the extraction protocol described by Rocha-Sánchez *et al.* (2018). We followed the terminology of the internal male genitalia structures proposed by Gorochoy (2021) for the families Stenopelmatidae and Anostostomatidae. Males were confirmed to reach adult stage by the presence of a pair of black, evident hooks near the cerci. The terminalia of each male specimen was placed in a petri dish with hot water for 45 minutes and it was subsequently removed with entomological needles and forceps. The terminalia was then placed in a petri dish with 10% potassium hydroxide until the muscle tissue was dissolved. The remaining genitalia was subsequently washed and examined with a ZEISS DiscoveryV8 stereoscopic microscope and a ZEISS Achromat S 1.5x FWD 28 mm lens. Digital photographs of both external morphological and male genitalia features were taken with a ZEISS AxioCam ERc 5s camera, and edited using the ZEN 3.1 (blue edition) imaging system. The male genitalia were preserved in Eppendorf tubes with glycerin and deposited in the CNIN IBUNAM.

DNA barcoding

We assessed the species limits within the *S. talpa* species-group with the DNA barcoding locus including representative specimens of all the localities where we collected fresh tissue samples. We

sequenced a ~658 bp fragment of the cytochrome oxidase I (COI) mtDNA gene for 10 specimens assigned to the *S. talpa* species-group. We also generated COI sequences of two species belonging to two other *Stenopelmatus* species-groups as outgroups, *S. sp.* CNIN3922 (GenBank accession no. OP778773; *S. faulkneri* species-group) and *S. sp.* CNIN4267 (GenBank accession no. OP778776; Central America species-group), using the second species to root the tree. Moreover, we included in our analysis 19 previously published COI sequences of specimens belonging to the *S. talpa* species-group (Gutiérrez-Rodríguez et al., 2022; Ruiz-Mendoza et al., 2023), of which 14 specimens were obtained from assembled mitogenomes. For the sequenced specimens, we first removed muscle tissue from a hind femur of each specimen, and genomic DNA was then extracted with the EZ-10 Spin Kit minipreps DNA Genomic Column Kit (BIOBasic, Toronto, Ontario, Canada) following the manufacturer's instructions. Amplification was performed using the following primers especially designed for species of *Stenopelmatus*: COX1-F: 5'CTCRACRAATCATAAAGATATYGG and COX1-R2: 5'GTRTCWACATCTATWCCTACAG. We also included in our analysis nine previously published COI sequences of specimens of the above species-group (Gutiérrez-Rodríguez et al., 2022).

The examined COI sequences were manually aligned and verified based on their reading frame with the program Geneious version 10.2.6 (Kearse et al., 2012). We used the 2% COI divergence criterion for molecular species delimitation (Hebert et al., 2003), calculating uncorrected COI genetic distances with the program PAUP version 4.0a (Swofford, 2002) and further visualizing them reconstructing a Neighbor Joining (NJ) distance tree with the program PAUP version 4.0 (Swofford, 2004). The DNA voucher and GenBank accession numbers of the sequenced specimens is included in the taxonomic part.

Results

The 2% COI divergence criterion yielded a total of nine barcoding species for the specimens assigned to the *S. talpa* species-group, of which two belong to specimens assigned to *S. talpa* and *S. typhlops* (Table 1; Fig. 2). We only found three cases of values < 2% between the barcoding species, of which two of them were marginally lower and involved the species from Morelia described below as *S. sp.* 5 **sp. nov.** with those of *S. sp.* 4 **sp. nov.** (1.9–3.9%) and *S. sp.* 7 **sp. nov.**(1.9–2.8%). The third case of a value < 2% was between a specimen of *S. sp.* 7 **sp. nov.** and one of *S. sp.* 4 **sp. nov.** (1.3%). Based on an integrative taxonomic approach by congruence (Padial et al., 2010) using the above molecular evidence and a detailed morphological revision of the available specimens, here we describe four

species for which we had adult males and redescribe the two previously described species of the group, *S. talpa* and *S. typhlops*. All these species are mainly distinguished by features of male internal genitalia.

Taxonomic part

***Stenopelmatus talpa* species group**

Diagnosis. Members of this group can be distinguished from those of the remaining three species-groups (Central America, *piceiventris* and *faulkneri* species-groups) by having the following morphological features: 1) apterous (generally brachypterous to macropterous in species of the Central America and *piceiventris* species-groups; apterous in species of the *faulkneri* species-group); 2) head, legs and thorax with a variety of red to orange coloration, abdominal tergites with a dark color, except in *S. typhlops* which is mostly black (mostly black in species of the *faulkneri* species-group; variable but mainly reddish to orange in species of the remaining two species-groups). Species of the *S. talpa* species-group appear to be restricted to high elevated areas along the Trans-Mexican Volcanic Belt and adjacent areas of the Sierra Madre Oriental and Sierra Madre del Sur morphotectonic provinces in central Mexico.

Description. Adults. Usually with large size (females 20.0–50.0 mm; males 19.0–44.0 mm). *Body color:* head, legs and thorax with different varieties of red to orange color, abdominal tergites black to dark brown, except in *S. typhlops*, whose main body color is black.

Head: hypognate, relatively large compared to body size, with an oval shape that narrows near the jaw area. Antennae longer than body, thin, easily brittle and filiform; scape, pedicel and first flagellomere longer than the rest of the antennal segments; antennal segments with similar shape and size. Vertex strongly convex, fastigium of vertex absent. Eyes small, oval or rhomboid in shape, situated close to and almost at the same level as antennae insertions. Forehead slightly bulging. Labrum with the ability to extend and retract, with ability to hide the jaws in front view. Clypeus rectangular.

Thorax: pronotum convex in lateral view, anterior margin slightly concave in dorsal view, with short and thin setae. Lateral lobe with a bisinuate lower edge, longer than wide in lateral view; anterior angle almost right in angle and with a rounded corner. Pronotum with lateral margins smooth in dorsal view, with a deep furrow parallel to the anterior border, with a distinct, shallow furrow running along midline of pronotum. Prosternum with a hexagon-like shape, with a sinking and thick groove that appears to divide it into two isosceles trapezoids of different size. Mesosternum shaped in form of a laterally elongated hexagon or trapezoidal. Metasternum shaped in form of a laterally elongated hexagon. *Abdomen*: Oval shaped, slightly elongated. First tergite with modified anterior part, 10th tergite considerably modified, with cerci, supra-anal plate, epiproct, and, in adult males, with black hooks near cerci. Subgenital plate with an "isosceles triangle" shape in ventral view in adult females, and with a "hexagonal" or "trapezoidal" shape in adult males. Males with the eighth sternite having a third, or less the length of subgenital plate, and half or less the length of the seventh sternite. *Legs*: anterior femora dorsally thickened, with inner side straight and the outer curved; anterior tibiae with 3 spurs and 4 or 5 calcars; middle femora simple; medium tibiae with 4 calcars, 2 spurs and 4 spines; posterior femora thicker than previous ones, with a visible depression along its entire length; posterior tibiae with 5 inner and 3 or 4 outer spines, 6 calcars and 2 spurs. Posterior tibiae with most calcars and internal spines distinctly larger than external ones. Inner portion of posterior and middle calcars flat or slightly concave.

***Stenopelmatus talpa* Burmeister, 1838**

(Figs 3A, 4A-D, 5A, 6A,B)

Stenopelmatus talpa Burmeister, H. 1838. Handbuch der Entomologie 2 2(I-VIII):721

Stenopelmatus talpa Graber. 1876[1875]. Denkschr. Akad. Wiss. Wien 36(2):32

Stenopelmatus talpa Brunner von Wattenwyl. 1888. Verh. der Zoologisch-Botanischen Gesellsch. Wien 38:260

Stenopelmatus talpa Saussure & Pictet. 1897. Biologia Centrali-Americana 1:288

Stenopelmatus talpa Rehn, J.A.G. 1901[1900]. Trans. Amer. Entomol. Soc. 27:222

Stenopelmatus talpa Kirby, W.F. 1906. A Synonymic Catalogue of Orthoptera (Orthoptera Saltatoria, Locustidae vel Acridiidae) 2:111

Stenopelmatus talpa Karny. 1927. Zeitschr. gesam. Naturwiss. 88:9

Stenopelmatus talpa Karny. 1928. Stett. Entomol. Z. 89:249

Stenopelmatus talpa Karny. 1929. Ann. Naturhist. Mus. Wien 43:40

Stenopelmatus talpa Hebard. 1932. Trans. Amer. Entomol. Soc. 58(3):342

Stenopelmatus talpa Karny. 1937. Genera Insectorum 206:45

Stenopelmatus talpa ICZN. 1943. Bull. Zool. Nomencl.

Stenopelmatus talpa ICZN. 1954. Bull. Zool. Nomencl.

Stenopelmatus talpa Weissman. 2001. In Field, L.H. [Ed.]. The Biology of Wetas, King Crickets and their Allies 58

Stenopelmatus talpa Gorochoff & Cadena-Castañeda. 2016. Zoosystematica Rossica 25(1):142

Stenopelmatus talpa Sánchez-Xolalpa, Álvarez, De la Torre-Anzúres & Jiménez-García. 2017. SW Entomol. 42(3):745-752

Stenopelmatus talpa Weissman, Vandergast, H. Song, Shin, McKenna & Ueshima. 2021. Zootaxa 4917(1):97

Stenopelmatus talpa Gutiérrez-Rodríguez, Zaldívar-Riverón, Weismann & Vandergast. 2022. Inv. Syst. 36(1):18.

Neotype (designated by D. B. Weissman et al., 2021): CAS. ♂ México, Hidalgo, Hwy 85 at km sign post 163.5 toward Zimapán, 03/06/2008, 20° 55' 42" N 99° 12' 29.2" W, S08-39, R08-13 & R08-42. DBW and DC Lightfoot, CAS CASENT type #20086.

Examined material. One adult male, two adult females. ♂ México, Hidalgo, Jacala de Ledezma, 01/09/2019, 20° 56' 54.445" N 99° 12' 41.2878" W, K. López-Estrada, M. Suastes-Jiménez & J. Gutiérrez-Rodríguez leg., DNA voucher number CNIN 4571. ♀ México, Hidalgo, Jacala de Ledezma, 01/09/2019, 20° 56' 55.1796" N 99° 12' 42.2346" W, K. López-Estrada, M. Suastes-Jiménez & J. Gutiérrez-Rodríguez leg., DNA voucher number CNIN 4350 (GenBank accession no.

MZ313375). ♀ México, Hidalgo, Zimapán, Encarnación, frente a un criadero de truchas, 09/2020, 20° 52' 26.4828" N -99° 12' 37.3608" W, A. Zaldívar-Riverón, I. Garzón, J. Jasso-Martínez leg., DNA voucher number CNIN 4602.

Other examined material. Six nymphs. Nymph, México, Hidalgo, Jacala de Ledezma, 01/09/2019, 20° 56' 55.1796" N 99° 12' 42.2346" W, K. López-Estrada, M. Suastes-Jiménez, J. Gutiérrez-Rodríguez leg., DNA voucher number CNIN 4349. Four nymphs, México, Hidalgo, Jacala de Ledezma, 01/09/2019, 20° 56' 55.1796" N 99° 12' 42.2346" W, K. López-Estrada, M. Suastes-Jiménez, J. Gutiérrez-Rodríguez leg., DNA voucher number CNIN 4523-4526. Nymph, México, Hidalgo, Jacala de Ledezma, 09/2020, 19° 56' 55.1796" N 99° 12' 42.2346" W, A. Zaldívar-Riverón, I. Garzón, J. Jasso-Martínez leg., DNA voucher number CNIN 4603.

Diagnosis. Adult males and females of *S. talpa* can be distinguished from the remaining members of the *S. talpa* species-group by having the head, pronotum and legs with a bright reddish-orange color when alive (Fig. 3A) (dark reddish orange to black in the remaining species; Figs 3B-D). Moreover, adult males of this species can be distinguished from those of the remaining species of the group by having the following combination of features: 1) sternites 8 and 9 (subgenital plate) not overlapping in lateral view (Fig. 4D) (overlapping in the remaining species; Figs 8C, 10C, 11C, 12C and 13C, respectively); 2) subgenital plate with a “square-like” shape, and a distal truncated edge in lateral view (Fig. 4D) (similar in *S. typhlops*, Fig. 8C; “rectangle-like” with a truncated edge in *S. sp. 6 sp. nov.*, Fig. 12C; irregular trapezoid-like in *S. sp. 4 sp. nov.*, *S. sp. 5 sp. nov.* and *S. sp. 7 sp. nov.*; Figs 10C, 11C and 13C, respectively); 3) ventral lobes of male internal genitalia in form of an irregular triangle, considerably concave proximally with a sharp apex in ventral view (Fig. 6A) (equilateral triangle with a sharp apex in *S. typhlops* and *S. sp. 6 sp. nov.*, Figs 6C,E; isosceles triangle with a sharp apex in *S. sp. 5 sp. nov.*, Fig. 7A; irregular triangle, slightly concave proximally with sharp apex in *S. sp. 4 sp. nov.*, Fig. 7C; sub-rectangular and folded in *S. sp. 7 sp. nov.*, Fig. 7E).

Redescription. Males. Measurements: body length from anterior margin of vertex to end of abdomen 25–31 mm. Pronotum length along midline 5.2–6.0 mm. Anterior, mid and posterior femora length 6.6–7.5, 6.1–6.7 and 11–11.9 mm, respectively. *Body color:* head, legs and thorax dark reddish orange; tergites dark reddish-orange on basal half, dark brown to black on apical half; abdominal sternites light brown to brown usually with apical, thin, black stripes. The neotype only has abdominal

sternites with reddish-brown tones. *Head*: head hypognate, relatively large compared to body size (0.5 times length of remaining part of body), with an oval shape that narrows near the jaw area. Antennae longer than body, thin, easily brittle, composed of 70 or more segments. Vertex strongly convex. Fastigium of vertex absent. Fastigium frontalis with an “omega-like” pattern (Ω), slightly flattened and with elongated opening lines curved downwards and with the presence of a furrow (Fig. 4A). Eyes small, oval or rhomboid in shape, situated close to and almost at the same level as antennae insertions (Fig. 4A). Forehead slightly bulging; genae with no apparent divisions.

Thorax: pronotum convex in lateral view, anterior margin slightly concave in dorsal view, with short and thin setae (Fig. 4B). Lateral lobe with a bisinuate lower edge, greater in length on the horizontal axis, anterior angle almost rectangular and with a rounded corner in lateral view. Pronotum with lateral margins smooth in dorsal view, with a deep furrow parallel to the anterior border, a distinct, shallow furrow running along midline of pronotum, without overlapping with other furrows and becoming diffuse near margin of anterior furrow. Anterior-medial area of the pronotum with a pair of shallow and slightly distinct grooves on each side of the median line and apparently symmetrical; grooves slightly paler and at an approximate angle of 45°. Marked and shallow furrow, parallel to the posterior margin of pronotum, bisinuate rear margin (Fig. 4B).

Legs: anterior femora dorsally thickened, with inner side straight and the outer curved; anterior tibiae with 3 spurs and 4 calcars; middle femora flat; medium tibiae with 4 calcars, 2 spurs and 4 spines; posterior femora thicker than remaining ones, laterally with a visible depression along its entire length (Fig. 4D); posterior tibiae with 5 inner and 3 outer spines, 6 calcars and 2 spurs (Fig. 5A).

Abdomen (terminalia): cerci thicker basally, tapering towards the apex, ending in a fine point (Fig. 4D), with two dark yellow hooks near the cerci. Lateral lobes of internal genitalia visible in ventral and lateral view, near subgenital plate. Supra-anal plate with a “half-moon-like” shape, with its tips pointing towards proximal area. Subgenital plate with “hexagonal-like” shape and slightly elongated laterally in ventral view, “square-like” shape with a distal truncated edge in lateral view (Figs 3C, D).

Male internal genitalia: genitalia wider than long (Figs 6A-B). Ventral lobes in form of an irregular triangle, concave proximally and pointed apically (Fig. 6A); lateral lobes bent inwards almost at a right angle in dorsal view, distally subconical and with rounded apices, proximally broader.

Females. Similar to males. Body length from anterior margin of vertex to end of abdomen 33 mm. Pronotum length along midline 6.4–6.6 mm. Anterior, mid, and posterior femora length 6.7–7.7, 6.5–6.6, and 12.5–12.6 mm, respectively. Distance from apex of ovipositor to apex of subgenital plate 4.0–4.1 mm, in lateral view. Supra-anal plate with “triangle-like” shape in ventral view, proximally concave (Fig. 9D). Subgenital plate with an “isosceles triangle” shape in ventral view, and a “right triangle” shape in lateral view. Ovipositor strongly curved at a 90 ° angle, claw-shaped.

Geographic distribution: this species is only known from its type locality and surrounding areas within Los Mármoles National Park in the municipalities of Jacala de Ledezma and Zimapán in north-northwest Hidalgo, central Mexico.

Remarks: Specimens of this species have been mainly collected walking on the ground or under stones and logs. Specimens at different stages of their development have been found under the samerocks and logs. Weissman et al. (2021) mentioned that this species characterizes by its hopping, medium to large-sized adults, and a drum with soft, short, irregular series (R08-13 and R08-42) of 2drums over 0.48–0.56s, up to 6 drums, over 1.6s (3.8 d/s), and super series of 11 variable series over 52.7s at 20.5°C.

***Stenopelmatus typhlops* Rehn, 1903**
(Figs 8A-D, 5E, 6C,D)

Stenopelmatus typhlops Rehn, J.A.G. 1903. Trans. Amer. Entomol. Soc. 29(1):15

Stenopelmatus typhlops Kirby, W.F. 1906. A Synonymic Catalogue of Orthoptera (Orthoptera Saltatoria, Locustidae vel Acridiidae)

Stenopelmatus nieti Hebard. 1932. Trans. Amer. Entomol. Soc. 58(3):342

Stenopelmatus typhlops Karny. 1937. Genera Insectorum 206:1-317

Stenopelmatus typhlops Weissman. 2001. In Field, L.H. [Ed.]. The Biology of Wetas, King Crickets and their Allies 58, 105

Stenopelmatus typhlops Gutiérrez-Rodríguez, Zaldívar-Riverón, Weissman & Vandergast. 2022. Invertebrate Systematics 36(1):18

Examined material. One adult male, one adult female. ♂ México, Hidalgo, Zacualtipán, 09/03/2018, 20° 38' 15.4464" N 99° 10' 58.0296" W, C. Pedraza-Lara, J. Gutiérrez-Rodríguez leg., DNA voucher number CNIN 3925 (GenBank accession no. OQ525962). ♀ México, Hidalgo, Zacualtipán, 09/03/2018, 20° 38' 09.6" N 98° 37' 41.16" W, C. Pedraza-Lara, J. Gutiérrez-Rodríguez leg., DNA voucher number CNIN 3983 (GenBank accession no. MZ313424).

Diagnosis. Males. Adult males and females of *S. typhlops* can be distinguished from those of the remaining species of the group by having a mostly black body color. Adult males of this species can also be distinguished from the remaining species of the group by having the following combination of morphological features: 1) subgenital plate with a “square-like” shape and a distal truncated edge in lateral view (Fig. 8C) (similar in *S. talpa*, Fig. 4D; “rectangle-like” with a distal truncated edge in *S. sp. 6 sp. nov.*, Fig. 12C; irregular “trapezoidal-like” in *S. sp. 4 sp. nov.*, *S. sp. 5 sp. nov.* and *S. sp. 7 sp. nov.*, Figs 10C, 11C and 13C, respectively); 2) ventral lobes of male internal genitalia in form of an equilateral triangle with a sharp apex (Figs 6C,D) (similar in *S. sp. 6 sp. nov.*, Figs 6E,F; isosceles triangle with sharp apex in *S. sp. 5 sp. nov.*, Figs 7A,B; irregular triangle, concave proximally with sharp apically in *S. talpa*, Figs 6A,B; irregular triangle, slightly concave proximally with sharp apex in *S. sp. 4 sp. nov.*, Figs 7C,D; sub-rectangular and folded in *S. sp. 7 sp. nov.*; Figs 7E,F). Moreover, adult females of this species appear to have a unique feature for the group, the supra-anal plate considerably narrow (Fig. 9B) (moderately narrow in the remaining species; Fig. 9A,C,D).

Redescription. Males. Measurements: body length from anterior margin of vertex to end of the abdomen 27 mm. Pronotum length, along midline: 6 mm. Anterior, mid, and posterior femora length: 4.5, 5.0, 9.5 mm, respectively. *Body color:* head, thorax, abdominal tergites and anterior and mid legs black, abdominal sternites and femora dark red with apical, thin, black stripes, with fine yellow lines at the junction of abdominal tergites 1–7. *Head:* head hypognate, relatively large (0.4 times length of remaining part of body), with an oval shape that becomes narrower near the jaws’ area (Fig. 8A). Antennae long, thin, easily brittle, composed of 80 or more segments. Vertex strongly convex. Fastigium of vertex absent. Fastigium frontalis almost indistinct, with an “omega-like” pattern (Ω), and a wider constriction compared to other species. Eyes relatively small, oval or rhomboid in shape,

situated close to and almost at the same level as the antennae insertions (Fig. 8A). Forehead slightly bulging; genae with no apparent divisions.

Thorax: pronotum convex or slightly convex in lateral view, anterior margin slightly concave in dorsal view, with short and thin setae. Lateral lobe with a bisinuate lower edge and larger in the horizontal axis; anterior angle almost in a right angle and with a rounded corner in lateral view. Lateral margins of pronotum smooth in dorsal view, with a deep furrow parallel to the anterior border and a marked and shallow furrow running along midline of pronotum, without overlapping with other furrows (Fig. 8B). Anterior-medial part of pronotum with a pair of shallow grooves on each side of the median line and apparently symmetrical; grooves at an approximate 45° angle. Furrow distinct and shallow, parallel to posterior margin of pronotum, with a straight or slightly bisinuate rear margin (Fig. 8B).

Legs: anterior femora dorsally thickened, with inner side straight and the outer curved; anterior tibiae with 3 spurs and 4 calcars; middle femora flat; medium tibiae with 4 calcars, 2 spurs and 4 spines; posterior femora thicker than remaining ones, laterally with a visible depression along its entire length; rear tibia with 5 inner and 3 outer spines, 6 calcars and 2 spurs (Fig. 5E).

Abdomen (terminalia): cerci proximally thick, tapering towards the apex, ending in a sharp point (Fig. 8C). Two hooks, one on each side near the cerci. Supra-anal plate with a “triangle-like” shape, visibly biconcave proximally. Subgenital plate with an irregular “hexagonal-like” shape in ventral view (Fig. 8D), and a “square-like” shape with a distal truncated edge in lateral view (Fig. 8C).

Male internal genitalia: genitalia wider than long. Ventral lobes in form of an equilateral triangle with a sharp apex; emargination between ventral lobes funnel-shaped, narrower than in *S. talpa* (Fig. 6C). Lateral lobes bent inwards almost at a right angle, subconical distally, proximally broad and with rounded apices in dorsal view. Distance between the middle area of the lateral lobes comparatively greater than any of the other species, except *S. talpa* (Figs 6C,D).

Females. Similar to males. Body length (from anterior margin of vertex to end of abdomen) 28.5 mm. Pronotum length along midline: 6.0 mm. Anterior, mid, and posterior femora length: 4.5, 5.0, 10 mm, respectively. Distance from apex of ovipositor to apex of the subgenital plate in lateral view: 4.0 mm. Supra-anal plate considerably narrow in dorsal view (Fig. 9B). Subgenital plate with an “isosceles

triangle” shape in ventral view, with a “right triangle” shape in lateral view. Ovipositor strongly curved at a 90 ° angle, claw-shaped.

Geographic distribution. This species is only known from its type locality and nearby areas within Zacualtipán, in the eastern part of the state of Hidalgo. In the original description this locality was incorrectly written.

***Stenopelmatus* sp. 4 Suastes-Jiménez, Barrientos-Lozano & Zaldívar-Riverón sp. nov.**

(Figs 10A-D, 5B, 7C,D).

Holotype. Adult male. México, CDMX, Copilco Universidad, 19/08/2016, 19° 20' 15.4464" N 99° 10' 58.0296" W, A. Zaldívar-Riverón leg., DNA voucher number CNIN 3918.

Paratypes. 21 adult males and 17 adult females. ♂ México, CDMX, Coyoacán, Villa Panamericana, 28/08/2012, 19° 18' 23.5008" N 99° 10' 29.4996" W, N. Percino leg., DNA voucher number CNIN 3667, GenBank accession no. MZ313403. ♂ México, CDMX, Calle San Apolinar, 15/11/2017, 19° 18' 24.7680" N 99° 08' 57.8940" W, J. Jasso-Martínez leg., DNA voucher number CNIN 4557. ♂ México, CDMX, Coyoacán, Copilco, Av. Universidad 2016, 10/12/2018, 19° 20' 15.9360" N 99° 10' 58.3608" W, A. Zaldívar-Riverón leg., DNA voucher number CNIN 4556. ♂ México, CDMX, Copilco. Avenida Universidad 2016, 20/06/2014, 19° 20' 15.4464" N 99° 10' 58.0296" W, A. Zaldívar-Riverón leg., DNA voucher number CNIN 4541. ♂ México, CDMX, Sede de la Licenciatura en Ciencias Forenses CU, 20/08/2018, 19° 19' 37.5168" N 99° 10' 28.8984" W, C. Pedraza-Lara leg., DNA voucher number CNIN 4547. ♂ México, CDMX, Col. del Valle, 2014, 19° 22' 41.844" N 99° 10' 48.8964" W, DNA voucher number CNIN 4328. ♂ México, CDMX, Deportivo Del. Benito Juárez, 11/10/2016, 19° 22' 17.0868" N 99° 09' 34.3548" W, K. López-Estrada leg., DNA voucher number CNIN 4527. Four ♂ México, CDMX, Sede de la Licenciatura en Ciencias Forenses CU, verano 2017, 19° 19' 37.5168" N 99° 10' 28.8984" W, DNA voucher number CNIN 4550-4553. ♂ México, CDMX, Carretera México-Cuernavaca km. 23.5, 10/1979, 19° 14' 30.9912" N 99° 10' 01.8804" W, F. Figueroa leg., DNA voucher number CNIN 4597. ♂ México, CDMX, Ciudad Universitaria, 29/07/2012, 19° 19' 09.8364" N 99° 11' 43.8036" W, M. García-París & N. Percino leg., CNIN 3915 (GenBank accession no. OQ525957). ♂ México, CDMX, Delegación Coyoacán, Cineteca Nacional, 20/09/2020, 19° 21' 37.1736" N 99° 09' 50.7888" W, A. Zaldívar-Riverón leg., CNIN 4599.

♂ México, CDMX, Alcaldía Benito Juárez, entre calles Plenque y Trres, 15/11/2021, 19° 23' 19.32" N 99° 09' 08.28" W, J. Jasso-Martínez leg., CNIN 4604. ♂ México, Estado de México, Municipio Naucalpan de Juárez, colonia Echegaray, calle Fresnos no. 3, 10/10/2017, 19° 27' 57.1464" N 99° 16' 11.0028" W, A. Hernando leg., DNA voucher number CNIN 4534. ♂ México, Estado de México, Ciudad Satélite, 20/10/2020, Jardín de casa. E. Pérez-Silva leg., DNA voucher number CNIN 4514 (GenBank accession no. OQ525955). Two ♂ México, Estado de México, Sierra de Guadalupe, 08-12/2017, 19° 36' 18.9036" N 99° 07' 39.45" W, DNA voucher number CNIN 4591-4592. ♂ México, Estado de México, Calzada, Colonia Calacoaya, Atizapan de Zaragoza, col. Calacoaya, 17/08/2018, 19° 31' 52.0032" N 99° 14' 21.1596" W, A. Almas-Altamirano leg., CNIN 4327 (GenBank accession no. OQ525958). ♂ México, Puebla, Chapulco, 5/11/2016, 18° 37' 10.9992" N 97° 24' 38.0016" W, CNIN 3989 (GenBank accession no. OP778775). ♀ México, CDMX, Coyoacán Av. Universidad 2016 Colonia Copilco, 09/2019, 19° 20' 15.9360" N 99° 10' 58.3608" W, A. Zaldívar-Riverón leg., DNA voucher number CNIN 4531. ♀ México, CDMX, Ajusco, 06/10/2012, 19° 12' 26.9892" N 99° 15' 28.998" W, Z. N. Mora-Ramírez leg., DNA voucher number CNIN 4539. ♀ México, CDMX, Tláhuac. San Antonio Tecomilt, 27/05/2019, 19° 13' 12.36" N 98° 58' 56.28" W, V. de Jesús Bonilla leg., DNA voucher number CNIN 4554. ♀ México, CDMX, Coyoacán Viveros, 19° 21' 12.5208" N 99° 10' 17.2092" W, J. Gutiérrez-Rodríguez leg., DNA voucher number CNIN 4570. ♀ México, CDMX, Iztapalapa, Cerro de la Estrella, 05/11/2017, 19° 20' 36.6792" N 99° 05' 21.0732" W, K. Guevara leg., DNA voucher number CNIN 3669 (GenBank accession no. OP778771). ♀ México, CDMX, Tulyehualco, 12/11/2012, 19° 15' 31.59" N 99° 00' 50.8392" W, DNA voucher number CNIN 3666. ♀ México, CDMX, Coyoacán, 28/10/2018, 19° 21' 02.1312" N 99° 08' 24.198" W, R. MacGregor leg., CNIN 4587. ♀ México, CDMX, Delegación Iztapalapa, Colonia el Molino, 14/11/2005, 19° 21' 17.1432" N 99° 05' 19.0716" W, I. Marín leg., CNIN 4595. ♀ México, CDMX, Coyoacán, Copilco. Av. Universidad 2016, 04/10/2020, 19° 20' 16.1376" N 99° 10' 59.2392" W, A. Zaldívar-Riverón leg., CNIN 4598. ♀ México, CDMX, Azcapotzalco, metro Ferrería, 10/01/2021, 19° 29' 25.3752" N 99° 10' 26.832" W, A. Zaldívar-Riverón leg., CNIN 4601. Three ♀ México, Estado de México, Ciudad Satélite, 20/10/2020, Jardín de casa. E. Pérez-Silva leg., DNA voucher number CNIN 4515-4517 (GenBank accession nos OQ525953-54, 56). ♀ México, Hidalgo, Tlanchinol, La Cabaña, 20° 59' 25.3392" N 98° 39' 46.7388" W, Claudio leg., DNA voucher number CNIN 4154. ♀ México, Hidalgo, Tlanchinol, La cabaña, 20° 59' 25.3392" N 98° 39' 46.7388" W, Claudio leg., DNA voucher number CNIN 4156. ♀ México, Puebla, Chapulco, 05/11/2016, 18° 37' 10.9992" N 97° 24' 38.0016" W, CNIN

3988. ♀ México, Morelos, Tepoztlán, 06/05/2018, 18° 59' 24" N 99° 06' 36" W, J. Gutiérrez-Rodríguez leg., CNIN 3969 (GenBank accession no. OQ525959).

Other examined material. Thirteen nymphs. Nymph, México, CDMX, Mixquic, 04/03/2013, 19° 19' 46.3332" N 99° 09' 32.4252" W, V. de Jesús-Bonilla leg., DNA voucher number CNIN 3914. Nymph, México, CDMX, CU, 29/09/2012, 19° 19' 37.51" N 99° 10' 28.89" W, M. García-París & N. Percino leg., DNA voucher number CNIN 3916 (GenBank accession no. MZ313410). Nymph, México, CDMX, Estacionamiento Instituto de Biología CU, 28/05/2016, 19° 19' 16.1328" N 99° 11' 40.0272" W, M. García-París leg., DNA voucher number CNIN 3917. Nymph, México, CDMX, San Nicolás Totolapan, Ajusco, 16/08/2009, 19° 17' 33.432" N 99° 14' 58.92" W, M. García-París & N. Percino leg., DNA voucher number CNIN 3919. Two Nymphs, México, CDMX, El Pedregal de San Ángel, 20/07/1968, 19° 18' 53.0388" N 99° 11' 34.6128" W, DNA voucher number CNIN 3936-3937. Nymph, México, CDMX, Del. Iztapalapa. Col. Lomas Estrella, 05/03/2018, 19° 18' 58.2264" N 99° 05' 25.4148" W, V. Salinas leg., DNA voucher number CNIN 4540. Nymph, México, CDMX, Col. Copilco-Universidad, Av. Universidad 2016, 05/01/2018, 19° 36' 18.9" N 99° 07' 39.4495" W, A. Zaldívar-Riverón leg., CNIN 4558. Two Nymphs, México, Hidalgo, Tlanchinol, La cabaña, 20° 59' 25.3392" N 98° 39' 46.7388" W, Claudio leg., DNA voucher number CNIN 4152 (GenBank accession no. OOP699671). Nymph, México, Hidalgo, Tlanchinol, La cabaña, 20° 59' 25.3392" N 98° 39' 46.7388" W, Claudio leg., DNA voucher number CNIN 4155. Nymph, México, Morelos, Santo Domingo de Ocotitlan, 14/10/2017, 19° 00' 36" N 99° 03' 0" W, K. López-Estrada & J. Gutiérrez-Rodríguez leg., DNA voucher no. CNIN3642 (GenBank accession no. MZ313391). Nymph, México, Morelos, Santo Domingo de Ocotitlan, 14/10/2017, 19° 00' 36" N 99° 03' 0" W, K. López-Estrada & J. Gutiérrez-Rodríguez leg., DNA voucher no. CNIN3643 (GenBank accession no. MZ313392).

Diagnosis. Adult males of *S. sp. 4 sp. nov.*, can be distinguished from those of the remaining species of the *talpa* species-group by having the following combination of morphological features: 1) subgenital plate with an irregular “trapezoid-like” shape in lateral view (Fig. 10C) (similar in *S. sp. 5 sp. nov.* and *S. sp. 7 sp. nov.*, Figs 11C and 13C, respectively; “square-like” with a distal truncated edge in *S. talpa* and *S. typhlops*, Figs 4D and 8C, respectively; “rectangle-like” with a distal truncated edge in *S. sp. 6 sp. nov.*, Fig. 12C); and 2) ventral lobes of male internal genitalia in form of an irregular triangle, slightly concave proximally with sharp apex (Figs 7C,D) (sub-rectangular and folded in *S. sp. 7 sp. nov.*, Figs 7E,F; irregular triangle,

considerably concave proximally with sharp apex in *S. talpa*; Figs 6A,B; equilateral triangle with a sharp apex in *S. typhlops* and *S. sp. 6 sp. nov.*, Figs 6C,D and 6E,F, respectively; isosceles triangle with sharp apex in *S. sp. 5 sp. nov.*; Figs 7A,B).

Description. Males. Measurements: body length (from anterior margin of vertex to end of the abdomen): 21-38 mm. Pronotum length, along midline: 4.5-6.4 mm. Anterior, mid, and posterior femora length: 5.3–8.2, 5.0-7.8, 8.2–13 mm, respectively. *Body color:* head, legs and thorax dark red to dark reddish orange, abdominal tergites black, sternites brown to light brown with a pattern of apical thin, dark brown stripes. *Head:* head hypognate, relatively large (0.45 times length of remaining part of body), with an oval shape that becomes narrower near the jaws' area (Fig. 10A). Antennae longer than body, thin, easily brittle, composed of 80 or more segments. Vertex strongly convex. Fastigium of vertex absent. Fastigium frontalis with an “omega-like” pattern (Ω), slightly flattened and with elongated opening lines curved downwards and with the presence of a furrow. Eyes relatively small, oval or rhomboid in shape, situated close to and almost at the same level as the antennae insertions (Fig. 10A). Forehead slightly bulging; genae with no apparent divisions.

Thorax: pronotum convex, anterior margin slightly concave in dorsal view, with short and thin setae. Lateral lobe with a bisinuate lower edge and larger in the horizontal axis; the anterior angle almost at right angle and a rounded corner in lateral view. Lateral margins of pronotum smooth in dorsal view, with a deep furrow parallel to the anterior border and marked and shallow furrow running along midline of pronotum, without overlapping with other furrows (Fig. 10B). Anterior-medial part of pronotum with a pair of shallow and poorly distinct grooves, one on each side of the median line and apparently symmetrical; grooves at an approximate 45° angle and a small discoloration in the furrows. Furrow distinct and shallow, parallel to posterior margin of pronotum, straight or slightly bisinuate rear margin (Fig. 10B).

Legs: anterior femora dorsally thickened, with inner side straight and the outer curved; anterior tibiae with 3 spurs and 5 calcars; middle femora flat; medium tibiae with 4 calcars, 2 spurs and 4 spines; posterior femora thicker than remaining ones, with a lateral depression along its entire length; posterior tibia with 5 inner and 3 outer spines, 6 calcars and 2 spurs. Most calcars and internal spines are significantly larger than calcars and external spines.

Abdomen (terminalia): cerci proximally thick, tapering towards the apex, ending in a sharp point (Fig. 10C). Two hooks near the cerci. Supra-anal plate with “triangle-like” shape, proximally concave.

Subgenital plate with a very marked, wide keel, with an irregular “hexagon-like” shape in ventral view (Fig. 10D), and an irregular “trapezoid-like” shape in lateral view (Fig. 10C).

Male internal genitalia: Genitalia almost as long as wide. Ventral lobes in form of an irregular triangle, slightly concave proximally with sharp apex (Fig. 7C); emargination between ventral lobes Y-shaped. Lateral lobes bent inward almost at an obtuse angle in ventral view, anterior part subconical, broad at the base, apices rounded (Figs 7C,D).

Females. Similar to males. Body length (from anterior margin of vertex to end of abdomen): 25–35 mm. Pronotum length, along midline: 5.0–6.8 mm. Anterior, mid and posterior femora length: 6.3–8.4, 5.3–7.8, 9.3–13.4 mm, respectively. Distance from apex of ovipositor to apex of subgenital plate, in lateral view: 1.5–4.0 mm. *Color:* head, legs and thorax a dark red to dark reddish orange, abdominal tergites black, sternites brown to light brown with a pattern of apical, thin, dark, brown stripes. Supra-anal plate with a “half-moon-like” or “triangle-like” shape (Fig. 9A), proximally concave. Subgenital plate with an “isosceles triangle” shape in ventral view, and a “rectangle triangle” shape in lateral view. Ovipositor strongly curved at a 90° angle, claw-shaped.

Geographic distribution. Our records indicate that *S. sp. 4* is geographically distributed across the Valley of Mexico, including Estado de México, Puebla, northwestern Morelos and most part of Mexico City. Moreover, there is an isolated record of this species in Tlanchinol, northeastern Hidalgo, which suggests that the distribution of this species extends to the southern part of the Sierra Madre Oriental morphotectonic province.

Etymology. The name of this new species refers to Mexican slang demonym for the inhabitants of Mexico City.

Remarks. This species is frequently found on the ground and under stones and logs. It is easy to find at twilight or after a heavy rain. Some mounted specimens with laterally flattened abdomen have the subgenital plate folded over the keel, giving these individuals a square subgenital plate in ventral view.

***Stenopelmatus sp. 5* Suastes-Jiménez, Barrientos-Lozano, Gutiérrez-Rodríguez & Zaldívar-Riverón sp. nov.**

(Figs 11A–D, 7A,B, 9C).

Holotype. Adult male. México, Michoacán, Morelia, Cuanajillo, "El Águila", 08/09/2013, 19° 37' 15.1860" N 101° 21' 55.98" W, A. Pineda leg. DNA voucher CNIN3933.

Paratypes. One adult female and two nymph females. ♀ México, Michoacán, Ario de Rosales, 23/11/2006, 19° 12' 20.7144" N 101° 42' 15.4152" W, J. J. T. C. leg., DNA voucher number CNIN 3934 (GenBank accession no. OP778774). Two nymphs, ♀ ♂, México, Michoacán, Tingambato, 20/12/2017, 19° 25' 50.0016" N 101° 51' 24.9984" W, G. Beltrán & J. Gutiérrez-Rodríguez leg., DNA voucher number CNIN3736 (GenBak accession no. OP778772).

Diagnosis. Males. The only adult male that we could examine for this new species can be distinguished from those of the remaining species of the *talpa* species-group by having the combination of the following two morphological features: 1) subgenital plate with an irregular “trapezoid-like” shape in lateral view (Fig. 11C) (similar in *S. sp. 4 sp. nov.* and *S. sp. 7 sp. nov.*, Figs 10C and 13C, respectively; “square-like” with a distal truncated edge in *S. talpa* and *S. typhlops*, Figs 4D and 8C, respectively; “rectangle-like” with a distal truncated edge in *S. sp. 6 sp. nov.*, Fig. 12C); and 2) ventral lobes of male internal genitalia in form of an isosceles triangle with a sharp apex in ventral view (Fig. 7A) (with form of an equilateral triangle with a sharp apex in *S. typhlops* and *S. sp. 6 sp. nov.*, Figs 6C and 6E, respectively; irregular triangle, concave proximally and sharp apically in *S. talpa*, Fig. 6A; irregular triangle, slightly concave proximally with sharp apex in *S. sp. 4 sp. nov.*, Figs 7C,D, respectively; sub-rectangular and folded in *S. sp. 7 sp. nov.*, Figs 7E,F). Moreover, adult males and females of *S. sp. 5 sp. nov.* can be distinguished from those of the remaining species by having 3) anterior and posterior margin of metasternum about the same size in ventral view, (Fig. 11D) (posterior side distinctly shorter than anterior in the remaining species, Figs 4C, 8D, 10D, 12D, 13D); and 4) abdominal sternites with a uniform dark red color, stripes indistinct (Fig. 11D) (variable in color but always with black or reddish stripes in the remaining species; Figs 4C, 8D, 10D, 12D and 13D, respectively);

Description. Males. Measurements. Body length (from anterior margin of vertex to end of the abdomen): 33 mm. Pronotum length, along midline: 5.0 mm. Anterior, mid, and posterior femora length: 8.0, 6.0, 12 mm, respectively. *Body color:* head, legs and thorax a dark red to dark reddish orange, abdominal tergites black, sternites dark red without stripes. *Head:* head hypognate, relatively large compared to body size (0.38 times length of remaining part of body), with an oval shape that becomes narrower near the jaws' area (Fig. 11A). Antennae long, thin, easily brittle, composed of 80

or more segments. Head vertex strongly convex. Fastigium of vertex absent. Fastigium frontalis with an “omega-like” pattern (Ω), slightly flattened and with elongated opening lines curved downwards. Eyes relatively small, oval or rhomboid in shape, situated close to and almost at the same level as the antennae insertions (Fig. 11A). Forehead slightly bulging; genae with no apparent divisions.

Thorax: pronotum convex in lateral view, anterior margin slightly concave in dorsal view, with short and thin setae. Lateral lobe with a bisinuate lower edge and larger in the horizontal axis; the anterior angle has almost a right angle and a rounded corner in lateral view. Lateral margins of pronotum smooth in dorsal view, with a deep furrow parallel to the anterior border and marked and shallow furrow running along midline of pronotum, without overlapping with other furrows (Fig. 11B). Anterior-medial part of the pronotum with a pair of shallow grooves, one on each side of the median line and apparently symmetrical; grooves at an approximate 45° angle. Furrow distinct and shallow, parallel to posterior margin of pronotum, straight (Fig. 11B).

Legs: anterior femora dorsally thickened, with inner side straight and the outer curved; anterior tibiae with 3 spurs and 4 calcars; middle femora flat; medium tibiae with 4 calcars, 2 spurs and 4 spines; posterior femora thicker than remaining ones, with a lateral depression along its entire length; rear tibia with 5 inner and 3 outer spines, 6 calcars and 2 spurs. The left rear tibia of the holotype has a different arrangement of the spines, not observed in any other individual of the species: 5 inner, 2 outer spines and 3 outer small and blunt spines, 6 calcars and 2 spurs (Fig. 5D).

Abdomen (terminalia): cerci proximally thick, tapering towards the apex, ending in a fine point (Fig. 11C). Two hooks near the cerci. Lateral lobes of internal genitalia visible from outside, near the subgenital plate in lateral view. Supra-anal plate with a “triangle-like” shape, distinctly biconcave proximally. Subgenital plate with an irregular “hexagon-like” shape in ventral view (Fig. 11D), and an irregular “trapezoid-like” shape in lateral view (Fig. 11C).

Male internal genitalia: internal genitalia longer than wide. Ventral lobes in the form of an isosceles triangle with sharp apex in ventral view; emargination between the ventral lobes in a deep V shape (Fig. 7A). Lateral lobes bent inwards almost at a right angle, proximally broad, rounded apices in dorsal view (Fig. 7A). Distance between the lateral lobes at approximately its mid-length smaller than in the remaining species of the *S. talpa* complex (Fig. 7B).

Females. Similar to males. Body length (from anterior margin of vertex to end of the abdomen): 42 mm. Pronotum length, along midline: 8 mm. Anterior, mid, and posterior femora length: 10, 9.3, 14 mm, respectively. Distance from apex of ovipositor to apex of subgenital plate in lateral view: 14.7 mm. *Legs:* Similar to males. At least one of the rear tibiae has a smaller spine or a cuticular growth that does not become a spine, almost as long as wide with a blunt tip. It is usually present on the outer side of the tibia.

Abdomen (terminalia): Supra-anal plate with a “half-moon-like” shape, proximally concave (9C). Subgenital plate with an “isosceles triangle” shape in ventral view, and a “right triangle” shape in lateral view. Ovipositor strongly curved at a 90° angle, claw-shaped.

Geographic distribution. *Stenopelmatus* sp. 5 **sp. nov.** occurs in pine and pine-oak forests at elevations close to 2000 m of altitude (but see below) along the central portion of the state of Michoacán, including localities in Morelia, Ario de Rosales and Tingambato.

Etymology. We named this species after the Mexican state of Michoacán, where its type material was collected.

Remarks. Our DNA barcoding results indicated that there are two species of the *S. talpa* species-group in Michoacán. Our species assignment to *S.* sp. 5 of the adult male holotype and the sequences adult female paratype (CNIN3736) was based on two shared external morphological features, anterior and posterior margin of metasternum about the same size (Fig. 11D) and the abdominal sternites with a uniform dark red color, without distinct stripes. These two features are not present in the nymphs from Tingambato, Michoacán, one of which was sequenced and was genetically similar to the above female paratype.

We could not describe the second species from Michoacán (*Stenopelmatus* sp. 1) since we only had an adult female and some nymphs with a different degree of development. Further collect of adult males will help to describe this species. Apparently, there is not a clear geographic pattern between the distribution of the above two species. A male nymph (CNIN 3741) that was genetically (COI) similar to the specimens belonging to the undescribed species from the state of Michoacán (*S.* sp. 1) was collected in a much lower altitude near Apatzingán (300 m of altitude). Further collects of adult specimens from this locality will help to elucidate the species assignment of this population.

***Stenopelmatus* sp. 6 Suates-Jiménez, Barrientos-Lozano, Gutiérrez-Rodríguez & Zaldívar-Riverón sp. nov.**

(Figs 12A–D, 5F, 6E,F).

Holotype. Adult male. México, Querétaro, Km 5 desvío a el Madroño, Valle de Guadalupe, 15/06/2013, 21° 17' 59.6148" N 99° 10' 40.3572" W, A. Zaldívar-Riverón, H. Clebsch, C. Pedraza-Lara & G. Aguilar leg., DNA voucher number CNIN 3646 (GenBank accession no. OP778768).

Paratype. One adult female. ♀ México, Querétaro, el Pílon, Estación Valle Verde, 31/07/2019, K. López-Estrada, J. Gutiérrez-Rodríguez, M. Suates-Jiménez leg., DNA voucher number CNIN 4348.

Diagnosis. Males of *S. sp. 6 sp. nov.*, can be distinguished from the remaining species of the *talpa* species-group by having the following combination of morphological features: 1) abdominal sternites dark brown with a black stripe pattern (Fig. 12D) (dark red with black stripes in *S. typhlops*, Fig. 8D; dark red without stripes in *S. sp. 5*, Fig. 11D; light brown to brown usually with stripes in *S. talpa*, Fig. 4C; brown to light brown with dark stripes in *S. sp. 4* and *S. sp. 7 sp. nov.*, Figs 10D and 13D, respectively); 2) ventral lobes of male internal genitalia in form of equilateral triangle with a sharp apex (Fig. 6E) (similar in *S. typhlops*, Figs 6C,D; irregular triangle, considerably concave proximally with a sharp apex in *S. talpa*, Figs 6A,B; isosceles triangle with a sharp apex in *S. sp. 5*, Figs 7A,B; irregular triangle, slightly concave proximally with sharp apex in *S. sp. 4*, Figs 7C,D; sub-rectangular and folded in *S. sp. 7 sp. nov.*, Figs 7E,F); 3) subgenital plate with a “rectangular-like” shape and a truncated edge in lateral view (Fig. 12C) (with a “square-like” shape and a truncated corner in *S. talpa* and *S. typhlops*, irregular trapezoid-like in *S. sp. 4*, *S. sp. 5* and *S. sp. 7 sp. nov.*, Figs 10C, 11C and 13C, respectively).

Description. Males. Measurements. Body length (from anterior margin of vertex to end of the abdomen): 29.5 mm. Pronotum length, along midline: 6.0 mm. Anterior, mid, and posterior femora length: 7.1, 7.5, 12.3 mm, respectively. **Body color:** head, legs and thorax dark red to dark reddish orange, abdominal tergites black, sternites dark brown with apical, thin, black stripes. **Head:** head hypognate, relatively large compared to the size of the body (0.35 times length of remaining part of body), with an oval shape that becomes narrower near the jaws' area (Fig. 12A). Antennae long, thin, easily brittle, composed of 75 or more segments. Vertex strongly convex. Fastigium of vertex absent. Fastigium frontalis with an “omega-like” pattern (Ω), slightly flattened and with elongated opening

lines curved downwards. Eyes relatively small, oval or rhomboid in shape, situated close to and almost at the same level as the antennae insertions (Fig. 12A). Forehead slightly bulging; genae with no apparent divisions.

Thorax: pronotum almost straight or very slightly convex in lateral view, anterior margin slightly concave in dorsal view, with short and thin setae. Lateral lobe with a bisinuate lower edge and larger in the horizontal axis; anterior angle with almost having a right angle, and with a rounded corner in lateral view. Lateral margins of pronotum smooth in dorsal view, with a deep furrow parallel to the anterior border and marked and shallow furrow running along midline of pronotum, without overlapping with other furrows (Fig. 12B). Anterior-medial part of the pronotum with a pair of shallow grooves, one on each side of the median line and apparently symmetrical; grooves at an approximate 45° angle. Furrow distinct and shallow, parallel to posterior margin of pronotum, slightly bisinuate rear margin (Fig. 12B).

Legs: anterior femora dorsally thickened, with inner side straight and the outer curved; anterior tibiae with 3 spurs and 4 calcars; middle femora flat; medium tibiae with 4 calcars, 2 spurs and 4 spines; posterior femora thicker than remaining ones, with a lateral depression along its entire length; rear tibia with 5 inner and 3 outer spines, 6 calcars and 2 spurs (Fig. 5F).

Abdomen (terminalia): cerci proximally thicker, tapering toward the apex, ending in a fine point. Lateral lobes of male internal genitalia protruding and visible in dorsal and lateral view (Fig. 12C). Supra-anal plate with a “half-moon-like” shape, with its tips pointing proximally. Subgenital plate with an irregular “hexagon-like” shape, or an isosceles trapeze with twisted lateral sides, in ventral view (Fig. 12D), and truncated “rectangle-like” shape in lateral view (Fig. 12C).

Male internal genitalia: genitalia almost as long as wide. Ventral lobes in form of an equilateral triangle with a sharp apex in ventral view; emargination between ventral lobes of male internal genitalia with a V shape (Fig. 6E). Lateral lobes bent inwards almost at an obtuse angle in dorsal view (Figs 6E, F).

Females. Similar to males. Body length (from anterior margin of vertex to end of the abdomen): 34.5 mm. Pronotum length, along midline: 6.3 mm. Anterior, mid, and posterior femora length: 8.6, 8.3, 14.7 mm, respectively. Distance from apex of ovipositor to apex of subgenital plate in lateral view: 4.2 mm. Supra-anal plate with a “half-moon-like” shape, proximally concave. Subgenital plate

with an "isosceles triangle" shape in ventral view, with a "right triangle" shape in lateral view. Ovipositor strongly curved at a 90° angle, claw-shaped.

Geographic distribution. This species is only known to occur in pine-oak forest areas in the northeast portion of the Sierra Gorda Biosphere Reserve in the estate of Querétaro, Mexico.

Etymology. We named this species after the name of the natural protected area where it occurs, the Sierra Gorda Biosphere Reserve.

***Stenopelmatus* sp. 7 Suastes-Jiménez, Barrientos-Lozano & Zaldívar-Riverón sp. nov.**
(Figs 13A–D, 5C, 7E,F).

Holotype. Adult male. México, Tlaxcala, 50 m del Río Zahuapán, 2234 m, 05/08/2021, 19° 19' 21" N 98° 14' 38.688" W, DNA voucher number CNIN 4608, GenBank accession no. OQ525960.

Paratype. One adult male. ♂ México, Tlaxcala, 50 m del Río Zahuapán, 2234-m of altitude 05/08/2021, 19° 19' 21" N 98° 14' 38.688" W, DNA voucher number CNIN 4609 (GenBank accession no. OQ525961).

Other examined material. Nymph, México, Estado de México, Nepantla, Tepetlixpa, 2017, 18° 58' 49" N 98° 50' 0.2688" W, DNA voucher number CNIN 3651 (GenBank accession no. MZ313398).

Diagnosis. Adult males of *S. sp. 7 sp. nov.* can be distinguished from the remaining members of the *S. talpa* species-group by: 1) presence of four well-developed, sharp external spines on at least one of the posterior tibiae (usually three well-developed, sharp external spines in the remaining species, if there are four spines, then the fourth is always blunt); and 2) ventral lobes of male internal genitalia sub-rectangular and folded (Fig. 7E) (irregular triangle, slightly concave proximally with sharp apex in *S. sp. 4*, Fig. 7C; irregular triangle, considerably concave proximally with a sharp apex in *S. talpa*, Fig. 6A; equilateral triangle with a sharp apex in *S. typhlops* and *S. sp. 6*, Figs 6C and 6E, respectively; isosceles triangle with a sharp apex in *S. sp. 5*, Fig. 7A).

Description. Males. Measurements: body length (from anterior margin of vertex to end of the abdomen): 33-35.2 mm. Pronotum length: 8.0 mm. Anterior, mid and posterior femora length: 9.5-10,

9, 14 mm, respectively. *Body color*: head, legs and thorax dark reddish orange; abdominal tergites black, sternites with a pattern of reddish or reddish-yellow and black stripes; black, thin stripes, defined and regular in size. *Head*: hypognate, relatively large compared to the size of the body (0.45 times length of remaining part of body), with an oval shape that becomes narrower near the jaws' area (Fig. 12A). Antennae almost as long as body, thin, easily brittle, slender and filamentous; composed of 80 or more segments. Vertex strongly convex. Fastigium of vertex absent. Fastigium frontalis with an “omega-like” pattern (Ω), slightly flattened and with elongated opening lines curved downwards and with the presence of a furrow (Fig. 13A). Eyes relatively small, oval or rhomboid in shape, situated close to and almost at the same level as the antennae insertions (Fig. 13A).

Thorax: pronotum convex in lateral view, anterior margin slightly concave in dorsal view, with short and thin setae. Lateral lobe with a bisinuate lower edge and larger in the horizontal axis; the anterior angle has almost a right angle and a rounded corner in lateral view. Lateral margins of pronotum smooth in dorsal view, with a deep furrow parallel to the anterior border and marked and shallow furrow running along midline of pronotum, without overlapping with other furrows (Fig. 13B). Anterior-medial part of the pronotum with a pair of shallow and poorly distinct grooves on each side of the median line and apparently symmetrical; grooves at an approximate 45° angle and a small discoloration in the furrows. Furrow distinct and shallow, parallel to posterior margin of pronotum, straight.

Legs: anterior femora dorsally thickened, with inner side straight and the outer curved; anterior tibiae with 3 spurs and 4 calcars; middle femora flat; medium tibiae with 4 calcars, 2 spurs and 4 spines; posterior femora thicker than remaining ones, with a lateral depression along its length; posterior tibiae with 5 inner and 3 or 4 outer spines, 6 calcars and 2 spurs. Most calcars and internal spines are significantly larger than calcars and external spines (Fig. 5C).

Abdomen (terminalia): cerci proximally broad, tapering towards the apex. A pair of hooks near the cerci, in the proximal area of the supra-anal plate (Fig. 13D). Supra-anal plate with a “triangle-like” shape, proximally concave (Fig. 13D). Subgenital plate with a very marked keel, irregular hexagon-like shape in ventral view, and an irregular “trapezoid-like” shape in lateral view (Figs 13C,D).

Male internal genitalia: genitalia almost as long as wide. Ventral lobes sub-rectangular, folded in ventral view. Emargination between the ventral lobes with a “U”-shape in ventral view (Figure 7E).

Lateral lobes bent inward almost at a right angle, the apical portion rounded in dorsal view (Figure 7F).

Geographic distribution. The only records for this species include a locality near the Zahuapan River in the state of Tlaxcala, and another in Nepantla, municipality of Tepetlixpa, in the State of Mexico.

Etymology. The name of this species refers to the Mexican state of its type locality, Tlaxcala.

Remarks. Specimens of *S. sp. 7* have been collected at approximately 2,000 m of altitude. Adults of this species are morphologically similar to those of *S. talpa*, though they consistently differ genetically (COI) and in their male internal genitalia.

Other examined material.

Stenopelmatus sp. 1. Two adult females and four nymphs. ♀ México, Michoacán, Morelia, Ichaqueo, 08/05/2014, 19° 34' 20.514" N 101° 08' 25.6416" W, L. Escalante-Jiménez leg., DNA voucher number CNIN 3737 (GenBank accession no. MZ313405). Nymph, México, Michoacán, Apatzingán, 29/07/2009, 19° 05' 01.5072" N 102° 21' 13.0716" W, M. Rosas-Anaya leg., DNA voucher number CNIN 3741 (GenBank accession no. OP429107).

♀ México, Michoacán, Nuevo Parangaricutiro, Carretera al Paracutín, cerca de San Juan Nuevo, Municipio de Nuevo Parangaricutiro, 12/07/2009, 19° 26' 50.1432" N 102° 09' 27.486" W, DNA voucher number CNIN 3744. Nymph, México, Michoacán, Nuevo Parangaricutiro, San Juan Nuevo, Bosque Certificado San Juan Nuevo, Municipio de Nuevo Parangaricutiro, 12/07/2009, 19° 24' 56.5308" N 102° 07' 50.61" W, J. Ponce leg., DNA voucher number CNIN 3931. Nymph, México, Michoacán, Nuevo Parangaricutiro, San Juan Nuevo, Bosque Certificado San Juan Nuevo, Municipio de Nuevo Parangaricutiro, 12/07/2009, 19° 24' 56.5308" N 102° 07' 50.61" W, J. Ponce leg., DNA voucher number CNIN 3932.

Stenopelmatus sp. 2. Nymph ♀, México, Veracruz, Orizaba, 25/01/2016, 18° 51' 38.3" N 97° 07' 42" W, E. Recuero leg., CNIN 3639 (GenBank accession no. OP778767).

Stenopelmatus sp. 3. Two adult females and three nymphs. ♀ México, Puebla, Zacapoaxtla, Cascada La Gloria, 19/10/2017, 19° 54' 30.8016" N 97° 37' 04.1016" W, A. Zaldívar-Riverón & J.

Gutiérrez-Rodríguez leg., DNA voucher no. CNIN 3660. ♀ México, Puebla, San Juan, Libres, 25/11/2017, 19° 27' 06.9192" N 97° 42' 19.4112" W, L. Herrera leg. GenBank accession no. MZ313392, CNIN 3655. Nymph, México, Puebla, Zacapoaxtla, Cascada La Gloria, 19/10/2017, 19° 54' 30.8016" N 97° 37' 04.1016" W, A. Zaldívar-Riverón & J. Gutiérrez-Rodríguez leg., CNIN 3661. Nymph, México, Puebla, Zacapoaxtla, Cascada La Gloria, 19/10/2017, 19° 54' 30.8016" N 97° 37' 04.1016" W, A. Zaldívar-Riverón & J. Gutiérrez-Rodríguez leg., CNIN 3662 (GenBank accession no. OP699674). Nymph, México, Puebla, Xochiapulco, Cascada la Gloria Atzaban, 19/10/2017, 19° 54' 30.8016" N 97° 37' 04.1016" W, DNA voucher no. CNIN 4528.

Key to described species belonging to the *S. talpa* species-group

1. Adults with mostly black body color... *S. typhlops* Rehn

- Adults with reddish to orange thorax, legs and head, black to dark red abdominal tergites... 2

2. Adult males with sternites 8 and 9 (subgenital plate) not overlapping in lateral view; subgenital plate with “square-like” shape and truncated distal truncated edge in lateral view, slightly elongated laterally in ventral view. Ventral lobes of male internal genitalia in form of an irregular triangle, considerably concave proximally with a sharp apex in ventral view... *S. talpa* Burmeister

- Adult males with sternites 8 and 9 overlapping in lateral view; subgenital plate rectangular or trapezoidal-shaped in lateral view (visibly longer than wide); not elongated laterally in ventral view. Ventral lobes of male internal genitalia never in form of an irregular triangle nor considerably concave... 3

3. Subgenital plate of adult males with a “rectangular-like” shape and a truncated edge in lateral view. Ventral lobes of male internal genitalia in the shape of an equilateral triangle with a sharp apex... *S. sp. 6* Suastes-Jiménez, Barrientos-Lozano, Gutiérrez-Rodríguez & Zaldívar-Riverón **sp. nov.**

-Subgenital plate of adult males with an irregular trapezoid-like shape and a truncated edge in lateral view. Ventral lobes of male internal genitalia without an equilateral triangle-like shape nor a sharp apex... 4

4. Abdominal sternites of adults with a uniform dark red color, stripes indistinct. Posterior margin of metasternum of adults about the same size in ventral view... *S. sp. 5* Suastes-Jiménez, Barrientos-Lozano, Gutiérrez-Rodríguez & Zaldívar-Riverón **sp. nov.**

-Abdominal sternites of adults with black or reddish stripes. Posterior margin of metasternum of adults distinctly shorter than anterior... 5

5. Adult males with four well-developed, sharp external spines on at least one of the posterior tibiae. Ventral lobes of male internal genitalia sub-rectangular and folded... *S. sp. 7* Suastes- Jiménez, Barrientos-Lozano & Zaldívar-Riverón **sp. nov.**

- Adult males with three well-developed, sharp external spines. Ventral lobes of male internal genitalia in form of an irregular triangle, slightly concave proximally with sharp apex... *S. sp. 4* Suastes-Jiménez, Barrientos-Lozano & Zaldívar-Riverón **sp. nov.**

Discussion

Despite being commonly known in Mexico by the local people where it occurs, the taxonomy of genus *Stenopelmatus*, as currently known, has been largely overlooked. This study therefore represents an important contribution to formally describe the species diversity within one of its recently proposed species groups. The *S. talpa* species-group is distributed along the Trans-Mexican Volcanic Belt and adjacent regions, where it apparently originated and subsequently diversified following an east-central pattern, having its earliest divergence during the late Pliocene to early Pleistocene 3.55 to 1.58 Mya (Ruiz-Mendoza et al., 2023).

Our study confirmed that the members of the *S. talpa* species-group possess a conserved external morphology, with the male and female terminalia being the ones with more species-level diagnostic features. In contrast, the male internal genitalia, which has been traditionally neglected within Stenopelmatidae, provided most of the morphological features that helped to discriminate species in the group. Thus, our results highlight the taxonomic importance of this character system for *Stenopelmatus* and probably the family in general. Previous to our study, only the internal male genitalia of *S. sartorianus* Saussure was described and illustrated in detail (Gorochov, 2021). According to figure, it appears to be similar to those observed within the *S. talpa* species-group. Further work is necessary to reveal the existence of variable features of the internal male genitalia at different taxonomic levels within the Stenopelmatidae.

The uncorrected COI pairwise distances observed between the species of the *S. talpa* species-group were generally higher than 2.0%, except for three cases of specimens belonging to *S. sp. 5*, *S. talpa* and *S. sp. 7*; however, two of them were only marginally lower (1.9%). Thus, our results support the use of the DNA barcode as a complementary tool to delimit species within Orthoptera, though it is important to consider that phenomena such as incomplete lineage sorting and hybridization events can lead to taxonomic incongruence (Hawlitschek et al., 2017).

Due to their fossorial habits, members of *Stenopelmatus* are difficult to observe in the field, and thus the knowledge of their biology and ecology is very poor. Weissman et al. (2021) proposed the calling drums as an important feature to delimit species in *Stenopelmatus*. Unfortunately, we were not able to record calling drums for the specimens that we collected. Weissman et al. (2021) reported the calling drum of the neotype (adult male) of *S. talpa*, which consisted of short, irregular series of two to six drums over 1.6s. Additional collects of specimens from the different species belonging to the *S. talpa* species-group will help to know the interspecific variation of this behavioral feature.

Acknowledgements

We thank S. Guzmán for taking all the digital pictures; G. Aguilar, A. Almas-Altamirano, G. Beltrán, H. Clebsch, L. Escalante-Jiménez, F. Figueroa, M. García-París, K. Guevara, A. Hernando, L. Herrera, V. de Jesús Bonilla, K. López-Estrada, I. Marín, R. MacGregor, N. Mora-Ramírez, C. Pedraza-Lara, N. Percino, E. Pérez-Silva, A. Pineda, J. Ponce, E. Recuero, M. Rosas-Anaya, and V. Salinas for helping to

collect some of the examined specimens; J. E. Uribe Arboleda for designing the primers for the *S. talpa* species-group; the community of La Encarnación (Zimapán, Hidalgo) for their assistance during our fieldtrips to this locality; L. Márquez, N. López and A. Jiménez for their assistance in the laboratory (LANABIO); and Cristina Mayorga for her assistance at the CNIN IBUNAM. M. Suastes-Jiménez was supported by a MSc scholarship given by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, Mexico), and thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, for its support during his MSc studies. A. Zaldívar-Riverón was funded by grants given by UNAM-DGAPA (PAPIIT Convocatoria 2019, Proyecto IN201119; Convocatoria 2022, Proyecto IN201622), the Dirección General de Cómputo y de Tecnologías de Información y Comunicación, Universidad Nacional Autónoma de México (DGTIC, UNAM; LANCADUNAM- DGTIC-339), and the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), México (convocatoria Ciencia de Frontera, Proyecto number 58548). J. Gutiérrez- Rodríguez was supported by a “Doctores Junta de Andalucía” postdoctoral fellowship (DOC_00668, FEDER EU/Consejería de Economía, Conocimiento, Empresas y Universidad, Junta de Andalucía).

References

- Burmeister, H. (1838) Handbuch der Entomologie. *Besondere Entomologie; Kaukerfe, Gymnognatha (vulgo: Orthoptera)*, 2, 721.
- De Jesús-Bonilla, V. S., Barrientos-Lozano, L., Zaldívar-Riverón, A. (2017) Sequence-based species delineation and molecular phylogenetics of the transitional Nearctic–Neotropical grasshopper genus *Taeniopoda* (Orthoptera, Romaleidae). *Systematics and Biodiversity*, 15, 600–617. <http://dx.doi.org/10.1080/14772000.2017.1313792>.
- Gorochoy, A.V. (2021) The Families Stenopelmatidae and Anostomatidae (Orthoptera). 1. Higher classification, new and little known taxa. *Entomological Review*, 2020, 100, 1106–1151. <https://doi.org/10.1134/S0013873820080084>.
- Gutiérrez-Rodríguez, J., Zaldívar-Riverón, A., Weissman, D. B., & Vandergast, A. G. (2022) Extensive species diversification and marked geographic phylogenetic structure in the Mesoamerican genus *Stenopelmatus* (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatinae) revealed by mitochondrial and nuclear 3RAD data. *Invertebrate Systematics*, 36, 1–21. <https://doi.org/10.1071/IS21022>.

- Hebert, P.D., Cywinska, A., Ball, S.L., & deWaard, J.R. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 313–321. DOI: [10.1098/rspb.2002.2218](https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218).
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S. & Thierer, T. (2012) Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28, 1647–1649.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts199>
- Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I. & Vences, M. (2010) The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7, 16. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>
- Rocha-Sánchez, A. Y., Almaguer-Sierra, P. & Barrientos-Lozano, L. (2018) Procedimiento básico para la extracción y preparación de genitalia interna en Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera). *TecnoINTELECTO*, 15, 11–18.
- Ruiz-Mendoza, P. X., Jasso-Martínez, J. M. Gutiérrez-Rodríguez, J., Samacá-Sáenz, E. & Zaldívar-Riverón, A. (2023) Mitochondrial genome characterization and mitogenome phylogenetics in the central Mexican *Stenopelmatus talpa* complex (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatini). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 94: e945094.
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2023.94.5094>
- Sánchez-Xolalpa, D. A., Álvarez, H. A., De la Torre-Anzúres, J. & Jiménez-García, D. (2017) Morphometry, behavior, and ecology of the Jerusalem cricket, *Stenopelmatus talpa*. *Southwestern Entomologist*, 42, 745–752. <https://doi.org/10.3958/059.042.0313>.
- Swofford, D. L. (2002) PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Weissman, D. B. (2001) Chapter 3: North and Central America Jerusalem crickets (Orthoptera: Stenopelmatidae): taxonomy, distribution, life cycle, ecology and related biology of the American species. In: Field, L. H. (Ed.), *The biology of wetas, king crickets and their allies*. CABI International, New York, pp. 57-72.

- Weissman, D. B. (2005) JERUSALEM! CRICKET? (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatus); origins of a common name. *American Entomologist*, 51, 138–139.
<https://doi.org/10.1093/ae/51.3.138>.
- Weissman, D. B., Vandergast, A. D. & Ueshima, N. (2008) Jerusalem Crickets (Orthoptera: Stenopelmatidae). In: Capinera J.L. (ed.) *Encyclopedia of Entomology*. Springer, Dordrecht, pp. 2054-2061. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_1650
- Weissman, D. B., Vandergast, A. G., Song, H., Shin, S., McKenna, D. D. & Ueshima, N. (2021) Generic relationships of New World Jerusalem crickets (Orthoptera: Stenopelmatoidea: Stenopelmatinae), including all known species of *Stenopelmatus*. *Zootaxa*, 4917, 1–122.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4917.1.1>.

Table 1. Uncorrected COI distances among the species of the *S. talpa* species-group. Values with an asterisk are lower than 2% between delimited species.

	<i>S. sp. 1</i>	<i>S. sp. 2</i>	<i>S. sp. 3</i>	<i>S. sp. 4</i>	<i>S. sp. 5</i>	<i>S. sp. 6</i>	<i>S. sp. 7</i>	<i>S. sp. 8</i>	<i>S. sp. 9</i>
<i>S. sp. 4</i>									
sp. nov.	0 - 0.0199	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. sp. 7</i>									
sp. nov.	0.0128* - 0.0273	0 - 0.0102	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. sp. 5</i>									
sp. nov.	0.0190* - 0.0395	0.0191* - 0.0289	0.0187	-	-	-	-	-	-
<i>S. sp. 1</i>									
	0.0331 - 0.0501	0.0363 - 0.0395	0.0251 - 0.0440	0.0045	-	-	-	-	-
<i>S. talpa</i>									
	0.0238 - 0.0339	0.0229 - 0.0233	0.0204 - 0.0278	0.0310 - 0.0325	NA	-	-	-	-
<i>S. typhlops</i>									
	0.0502 - 0.0683	0.0569 - 0.0593	0.0565 - 0.0699	0.0646 - 0.0683	0.0415 - 0.0455	0	-	-	-
<i>S. sp. 6</i>									
sp. nov.	0.0523 - 0.0629	0.0554 - 0.0585	0.0554 - 0.0614	0.0643 - 0.0659	0.04340801	0.0584 - 0.0586	NA	-	-
<i>S. sp. 2</i>									
	0.0486 - 0.0623	0.0457 - 0.0532	0.0472 - 0.0577	0.0562 - 0.0607	0.04317247	0.0577 - 0.0590	0.05363399	NA	-
<i>S. sp. 3</i>									
	0.0521 - 0.0653	0.0493 - 0.0532	0.0485 - 0.0607	0.0562 - 0.0607	0.04160172	0.0577 - 0.0548	0.05369445	0.0212766	NA

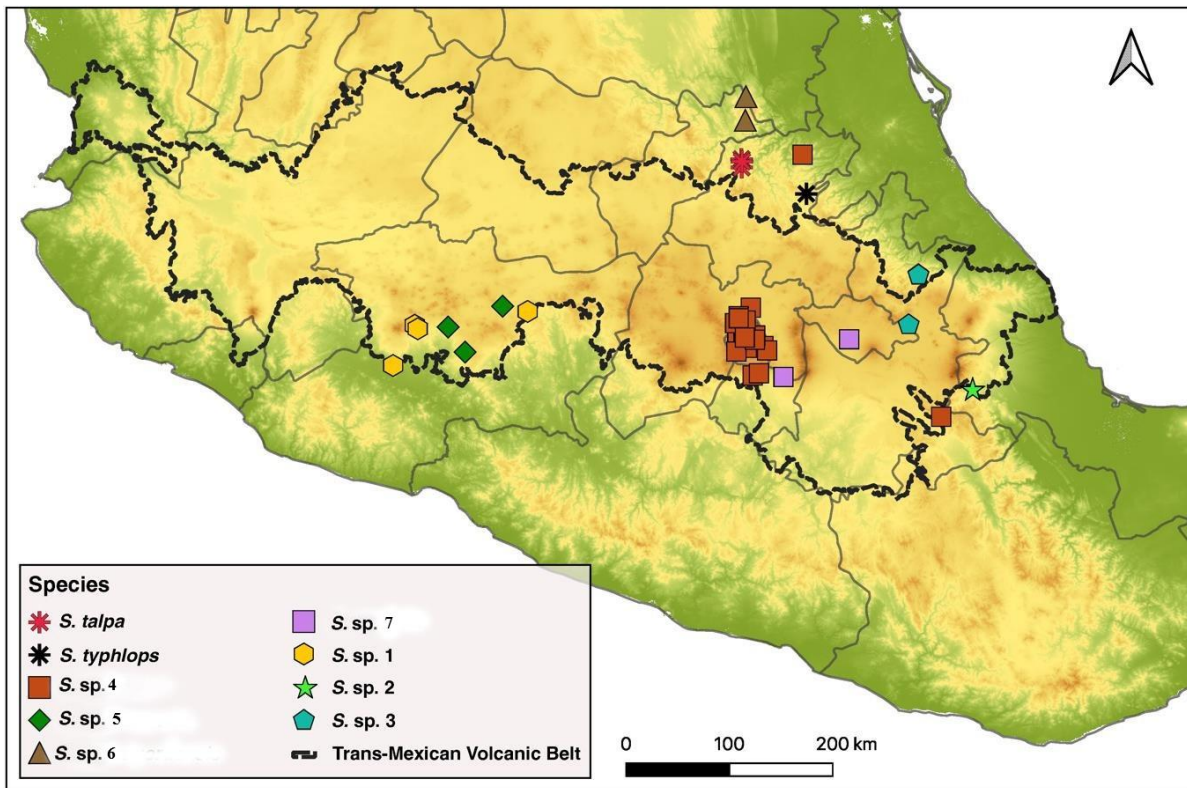


Figure 1. Map showing the sampled localities of the examined specimens belonging to the species of the *Stenopelmatus talpa* species-group.

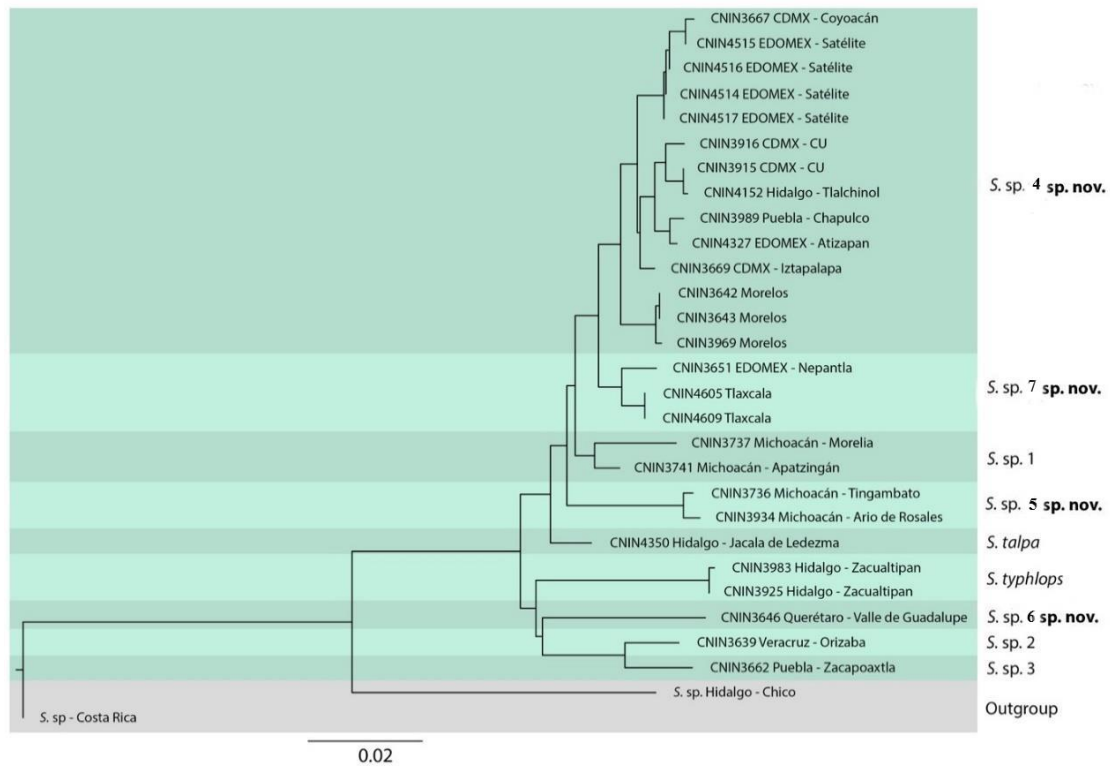


Figure 2. Neighbor-Joining tree reconstructed with the COI barcoding locus, showing the species belonging to the *S. talpa* species-group that were delimited based on the 2% sequence divergence criterion.



Figure 3. Photographs of live specimens belonging to species of the *Stenopelmatus talpa* species-group. *Stenopelmatus talpa*, Jacala de Ledezma, Hidalgo, Mexico (A); *S. typhlops*, Tlanchinol, Hidalgo, Mexico (B); *S. sp. 4*, Ciudad de México, Mexico (C); *S. sp. 5*, Tingambato, Michoacán, Mexico (D).

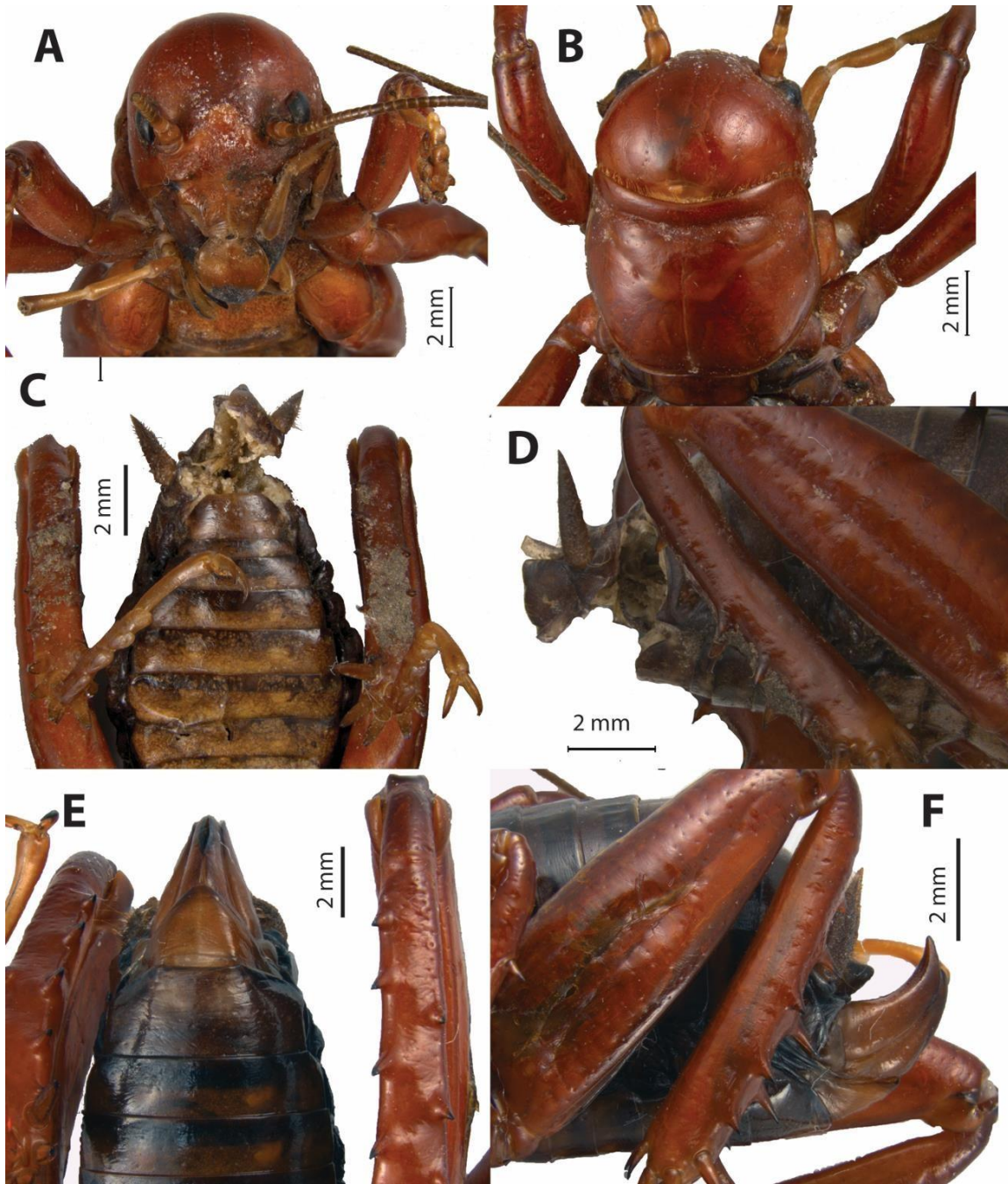


Figure 4. *Stenopelmatus talpa*. Adult male (CNIN 4412). Head, frontal view (A); head and thorax, dorsal view (B); abdomen showing subgenital plate, ventral view (C); abdomen, lateral view (D). Adult female (CNIN 4350). abdomen showing subgenital plate, ventral view (E); abdomen, lateral view (F).

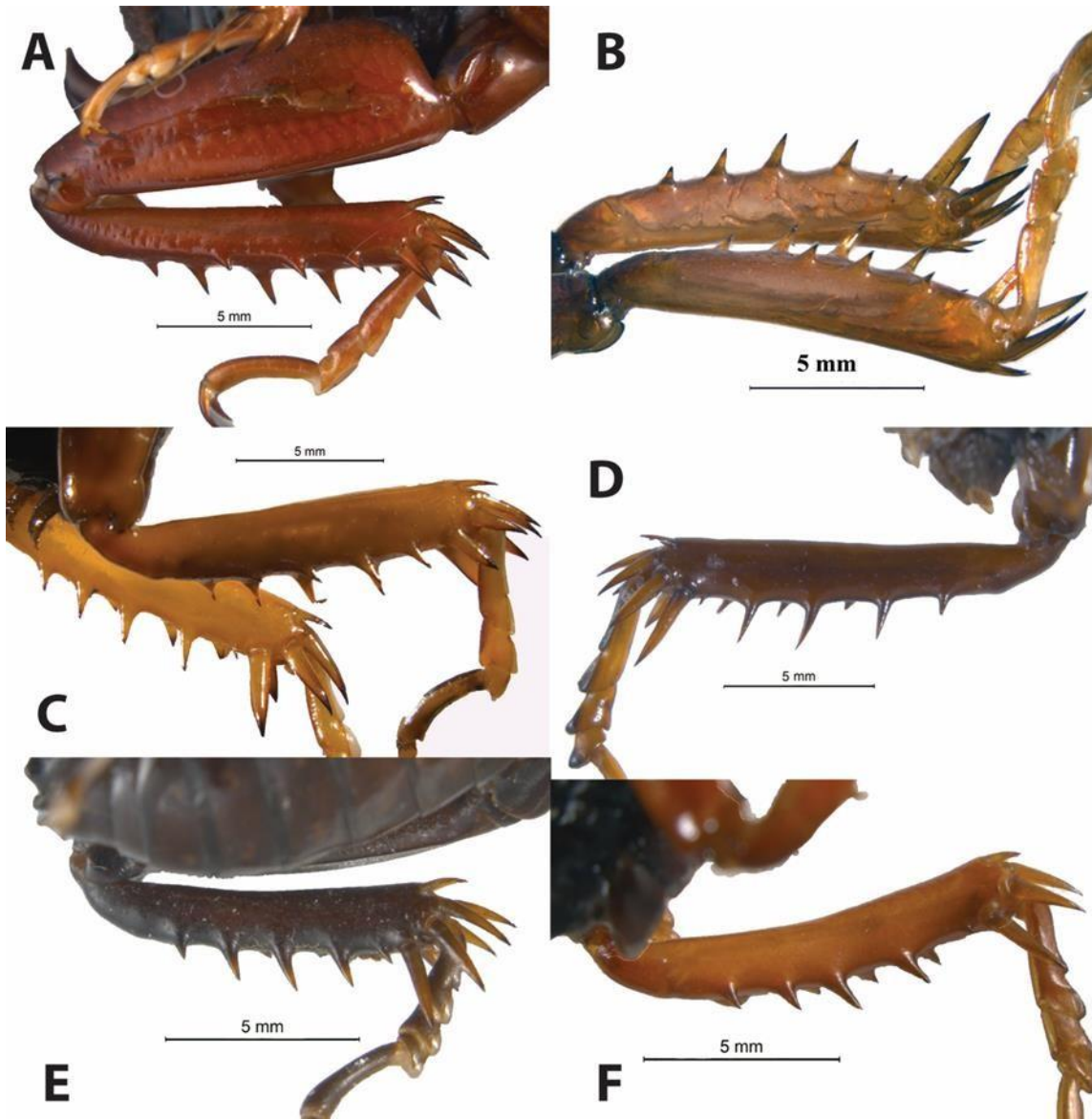


Figure 5. Posterior tibia of species belonging to the *S. talpa* species-group. *Stenopelmatus talpa*, female (CNIN4350) (A); *S. sp. 4*, male (CNIN3918) (B); *S. sp. 7*, male (CNIN4608) (C); *S. sp. 5*, male (CNIN3933) (D); *S. typhlops*, male (CNIN 3925) (E); *S. sp. 6*, male (CNIN 3646) (F).

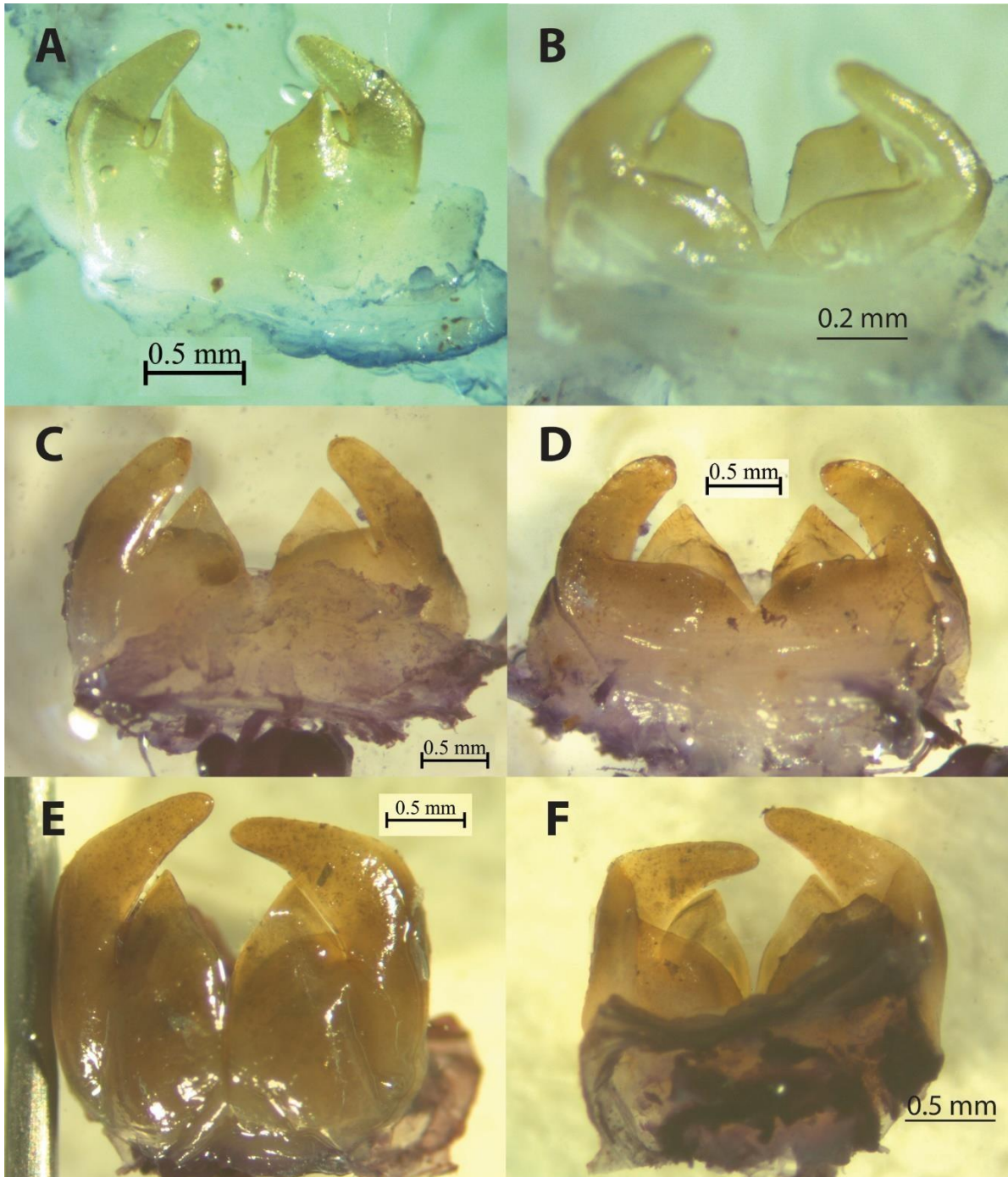


Figure 6. Male internal genitalia. *Stenopelmatus talpa*, ventral (A) and dorsal view (B); *S. typhlops*, ventral (C) and dorsal view (D); *S. sp. 6 sp. nov.*, ventral (E) and dorsal view (F).

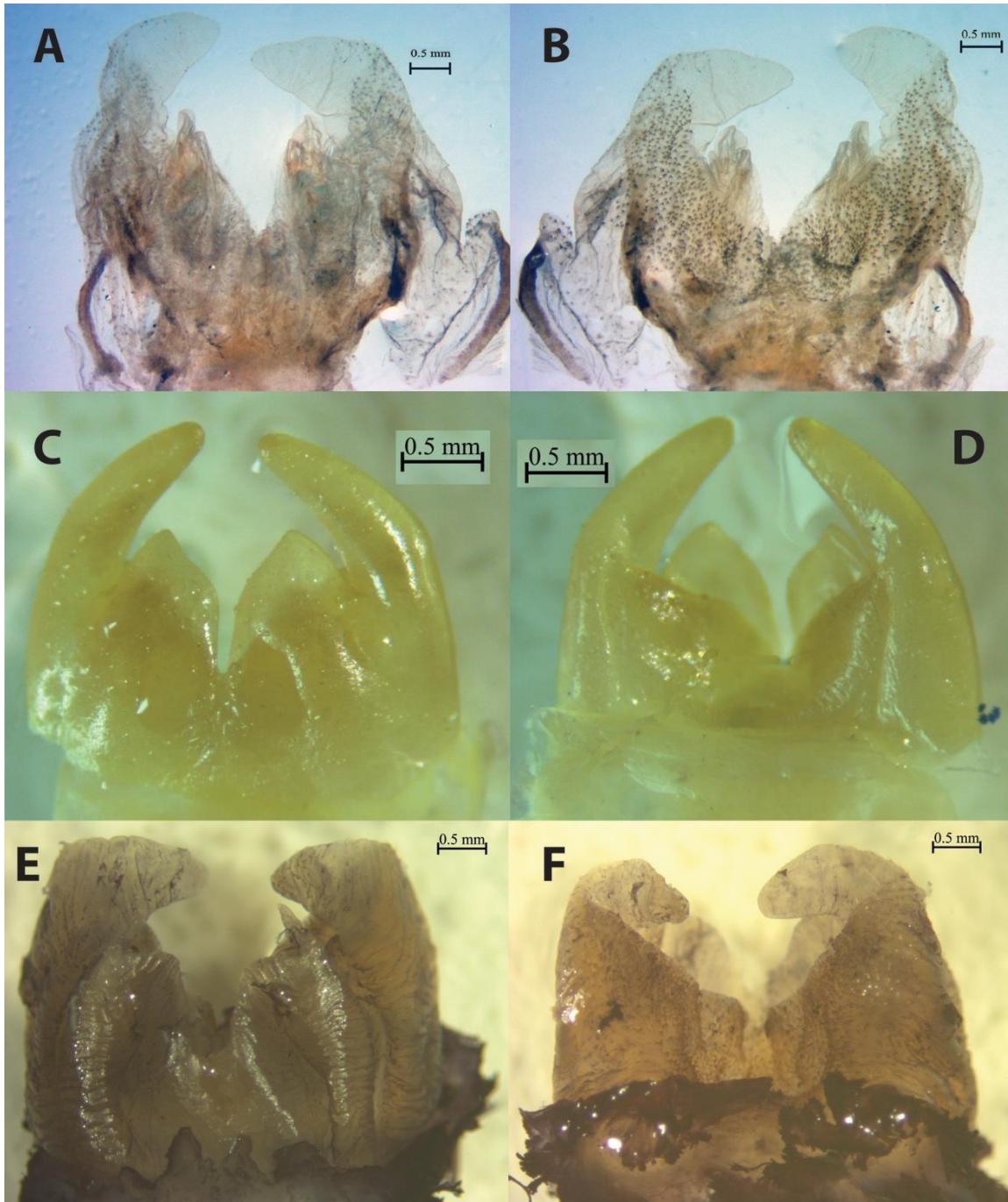


Figure 7. Male internal genitalia. *Stenopelmatus* sp. 5 **sp. nov.**, ventral (A) and dorsal view (B). *S.* sp. 4 **sp. nov.**, ventral (C) and dorsal view (D), *S.* sp. 7 **sp. nov.**, ventral (E) and dorsal view (F).

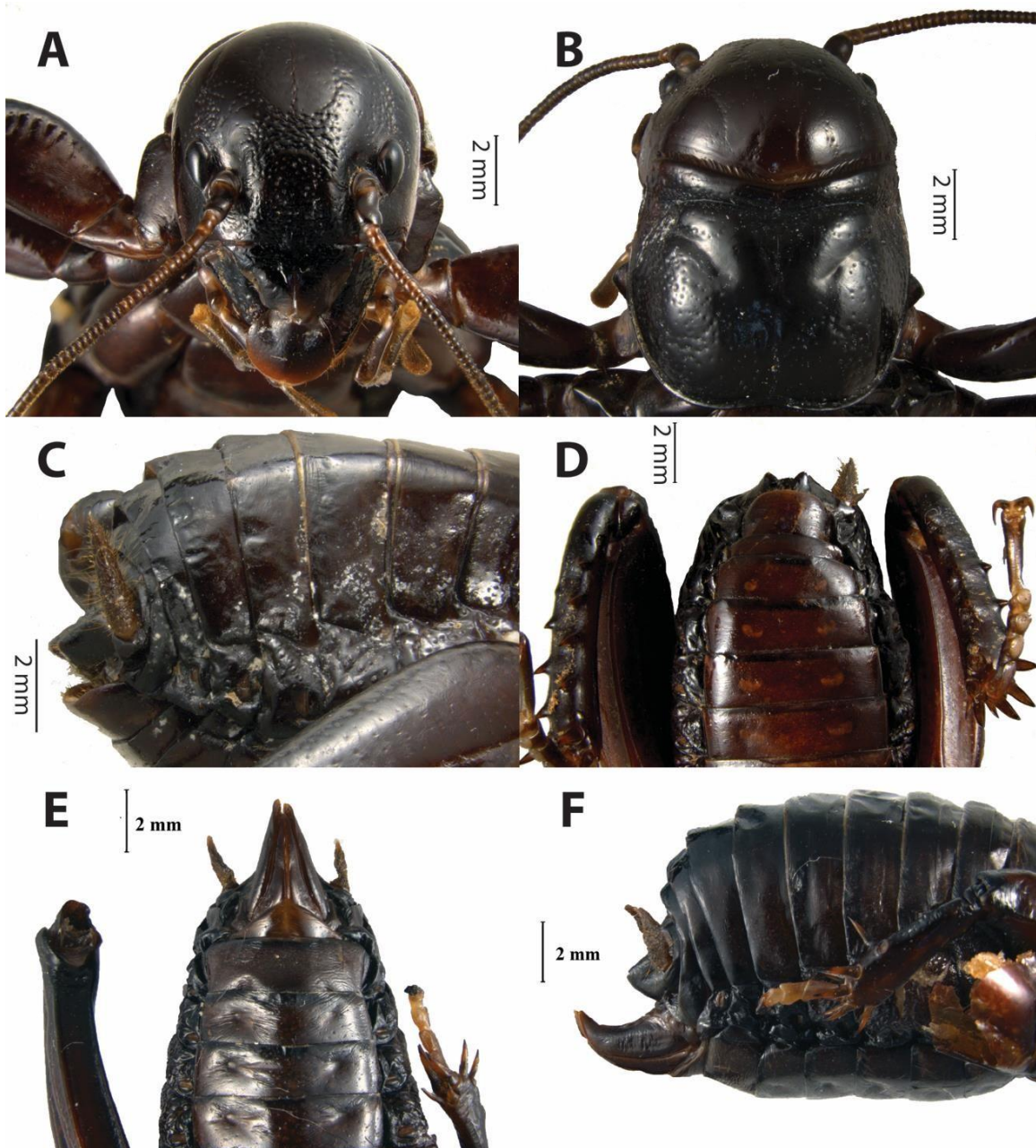


Figure 8. *Stenopelmatus typhlops*. Adult male (CNIN 3925). Head, frontal view (A); head and thorax, dorsal view (B); abdomen, lateral view (C); abdomen showing subgenital plate, ventral view, (D). Adult female (CNIN 3983). Abdomen showing subgenital plate, ventral view (E); abdomen, lateral view (F).

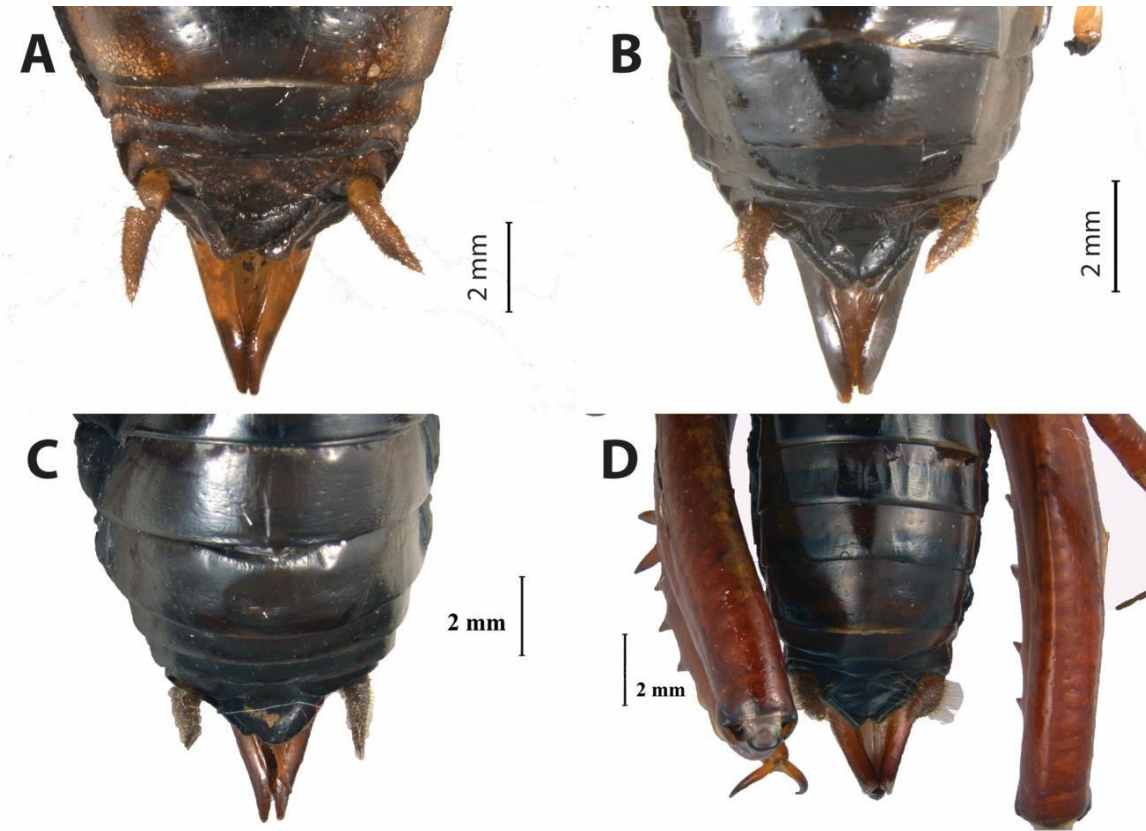


Figure 9. Supra-anal plate (dorsal view) of adult female specimens belonging to the *S. talpa* species-group. *Stenopelmatus* sp. 4 **sp. nov.** (CNIN 4531) (A); *S. typhlops* (CNIN 3983) (B); *S. sp. 5 sp. nov.* (CNIN 3934) (C); *S. talpa* (CNIN 4350) (D).

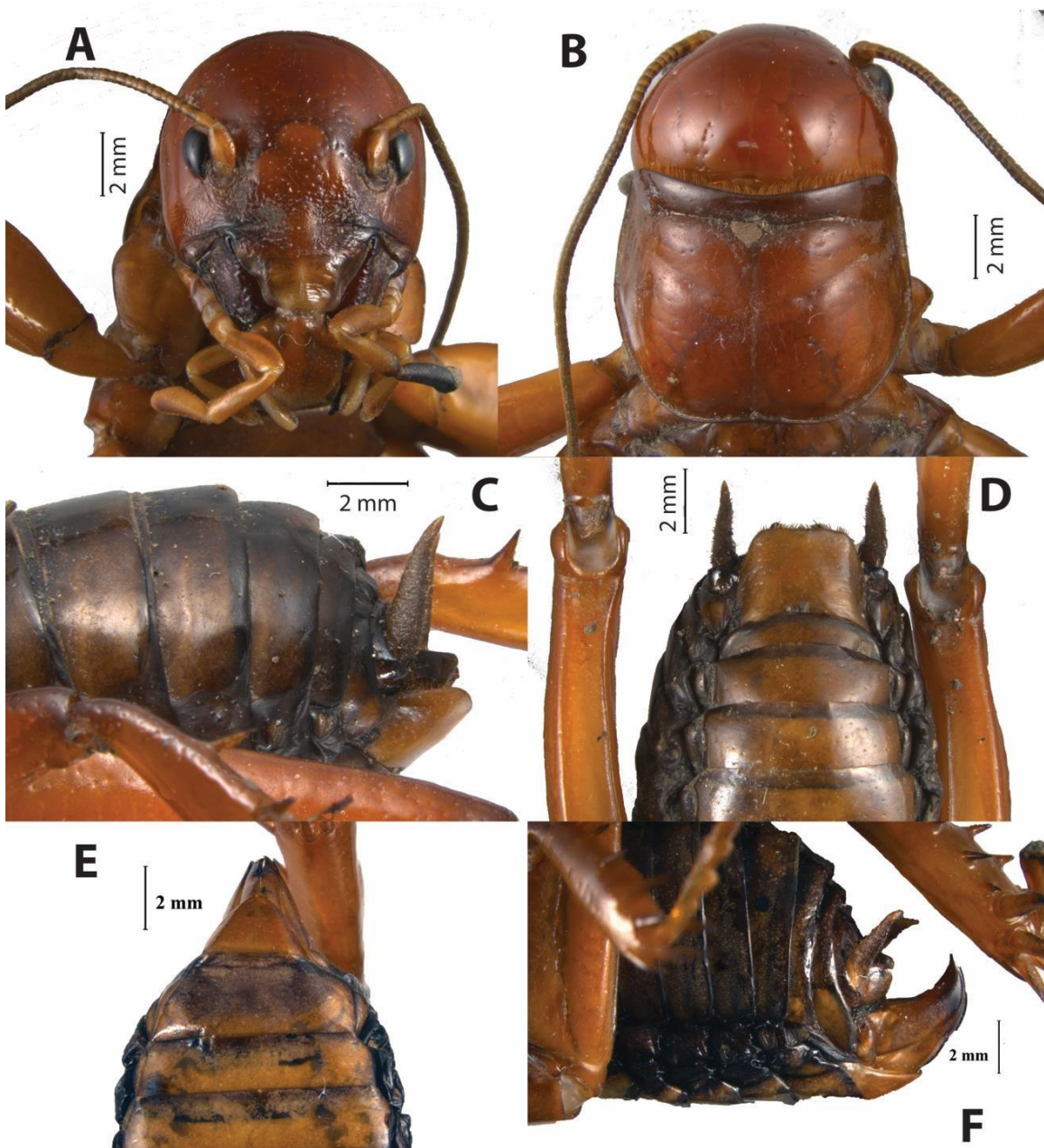


Figure 10. *Stenopelmatus* sp. 4 sp. nov. Adult male (CNIN 3918). Head, frontal view (A); head and thorax, dorsal view (B); abdomen, lateral view (C); abdomen showing subgenital plate, ventral view (D). Adult female (CNIN 3669). Abdomen showing subgenital plate, ventral view (E); abdomen, lateral view (F).



Figure 11. *Stenopelmatus* sp. 5 sp. nov. Adult male (CNIN 3933). Head, frontal view (A); head and thorax, dorsal view (B); abdomen, lateral view (C); abdomen showing subgenital plate, ventral view (D). Adult female (CNIN 3933). Abdomen showing subgenital plate, ventral view (E); abdomen, lateral view (F).

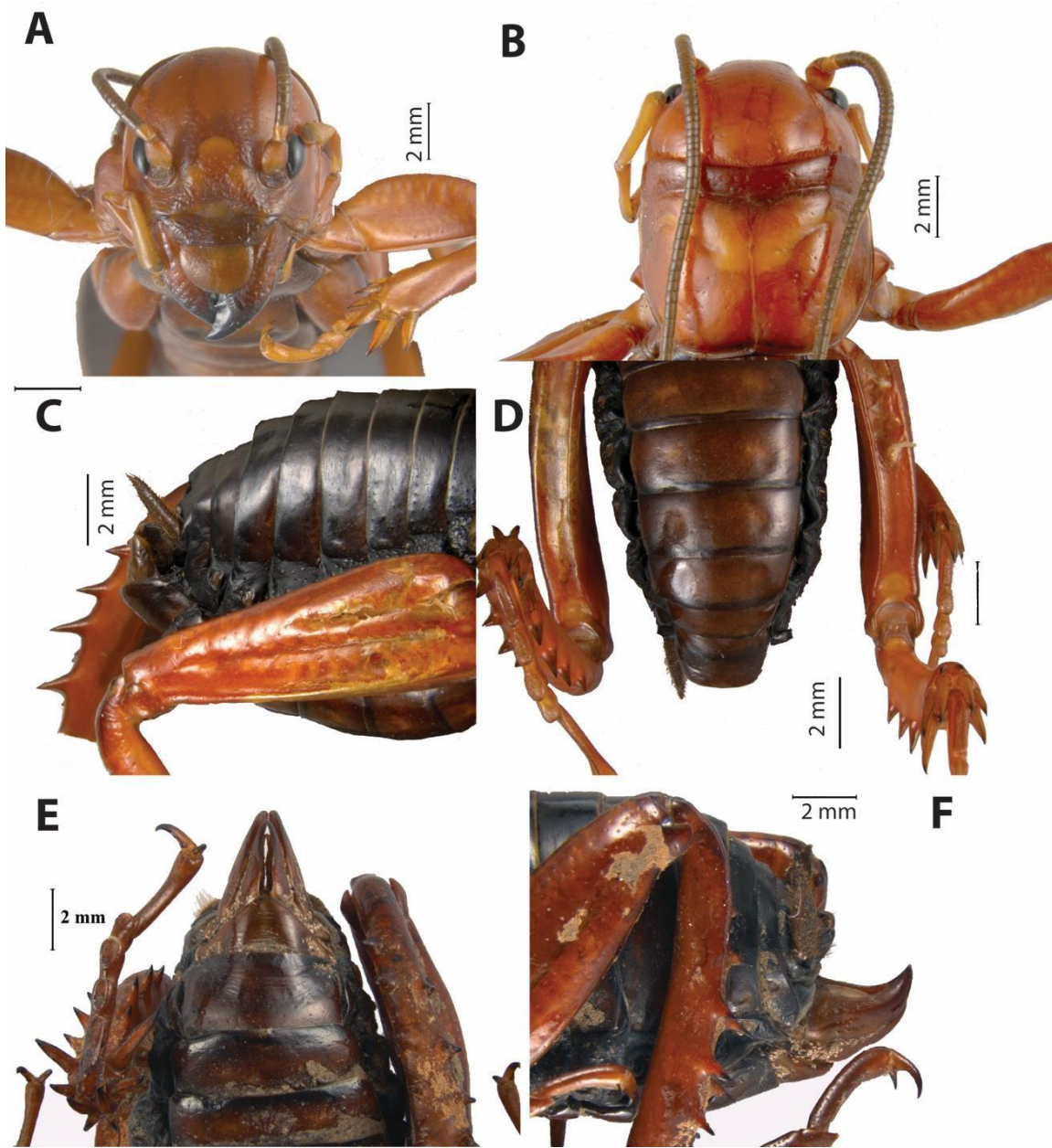


Figure 12. *Stenopelmatus* sp. 6 **sp. nov.**, adult male, CNIN 3646. Head, frontal view (A); head and thorax, dorsal view (B); abdomen, lateral view (C); abdomen showing subgenital plate (D). Adult female (CNIN 4348). Abdomen showing subgenital plate, ventral view (E); abdomen, lateral view (F).

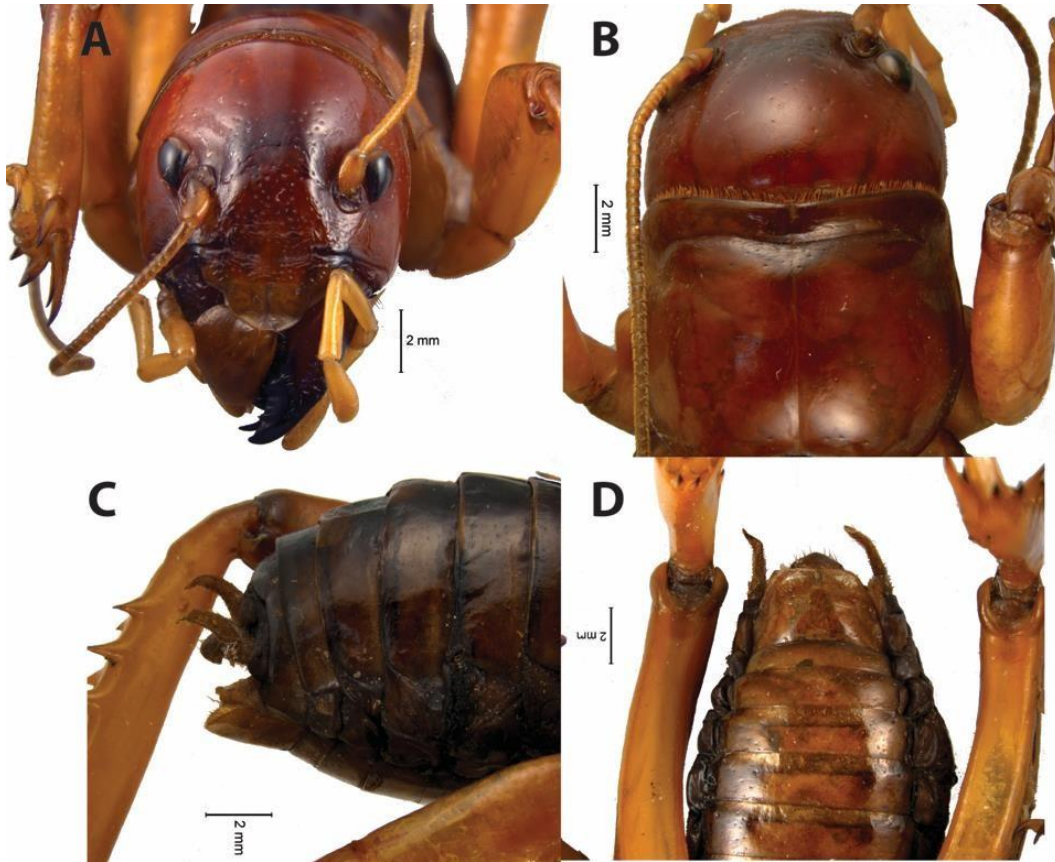


Figure 13. *Stenopelmatus* sp. 7 sp. nov., adult male, CNIN 4608. Head, frontal view (A); head and thorax, dorsal view (B); abdomen, lateral view (C); abdomen showing subgenital plate, ventral view (D).

Discusión general

En el presente trabajo de tesis se realizó la primera revisión taxonómica del complejo *S. talpa*, un grupo de especies de cara de niño cuya morfología es considerablemente conservada y que ha sido escasamente estudiado. Como parte de los resultados obtenidos, se describieron cuatro especies nuevas para la ciencia, se redescubrieron dos especies, *S. talpa* y *S. typhlops*, y se identificaron otras tres especies nuevas que no se describieron por falta de machos adultos. Para ello, se revisaron tanto caracteres de morfología externa, genitales internos de machos, así como un fragmento del gen mitocondrial oxidasa I. La biología de estas especies dificulta de manera considerable la recolecta de un número suficiente de ejemplares en un tiempo limitado, por lo que para este estudio se contó con relativamente pocos ejemplares para todas las especies excepto para una de ellas, *S. sp. 4*, cuya distribución comprende la Ciudad de México.

De los especímenes revisados que fueron capturados en la Ciudad de México y localidades aledañas, un macho presentó variación importante en las características registradas de sus genitales internos y su morfología externa (CNIN 3915), lo cual sugiere la posibilidad de que haya otra especie no reconocida en esta región, pese a que los análisis de COI sugieren que este ejemplar sí pertenece a *S. sp. 4*. Futuras recolectas de ejemplares y estudios morfológicos y moleculares permitirán determinar si las poblaciones presentes en el Valle de México asignadas a *S. sp. 4* en realidad representan dos especies. Con base en los resultados obtenidos en los análisis moleculares, varios de los especímenes que fueron recolectados en el estado de Michoacán también podrían representar al menos una especie nueva no descrita. Uno de estos ejemplares, un macho inmaduro (CNIN3741), se recolectó en Apatzingán, una zona geográfica relativamente cercana a donde se recolectaron varios individuos de *Stenopelmatus sp. 1.* y *S. sp. 5*, en los alrededores de Morelia, en la parte central de Michoacán. Este ejemplar fue recolectado en una localidad con una altitud considerablemente más baja que las localidades asignadas a *S. sp. 5* (CNIN 3741= 323msnm; *S. sp. 5*= 1909-2497 msnm). No obstante, no se encontraron caracteres morfológicos que pudieran ayudar a distinguir el ejemplar de Apatzingán de los ejemplares de *S. sp. 5* probablemente debido a que el primero es

una ninfa. Estudios morfológicos con especímenes machos adultos adicionales de Apatzingán, Michoacán, permitirán aportar evidencia que permita saber si se trata de otra especie no descrita del complejo *S. talpa*.

Se requieren más recolectas en el área de distribución de *Stenopelmatus* sp. 3, recolectados en Puebla, Zacapoaxtla debido a que no se encontró un macho adulto de esta especie. Un macho adulto de *Stenopelmatus* sp. 2 podría despejar dudas taxonómicas, ya que el ejemplar de esta especie se recolectó en Veracruz, cerca de la zona en donde originalmente se conocen los ejemplares que se utilizaron en la descripción de *Stenopelmatus mexicanus* Saussure, 1859. Esta última especie fue recientemente designada como *nomen dubium* (Weissman *et al.*, 2021), y las imágenes del ejemplar hembra lectotipo en este trabajo presentan diferencias con respecto a *Stenopelmatus* sp. 2 (CNIN 3639), que pueden deberse al desgaste del ejemplar lectotipo, o porque la hembra de este trabajo es inmadura. En este trabajo de tesis, se encontró que el ovipositor de las hembras de *Stenopelmatus* sp. 2 y *Stenopelmatus* sp. 3 son similares entre sí, y diferentes en las hembras de otras especies del complejo *S. talpa*.

Existen varios caracteres que son utilizados para discriminar e identificar especies diferentes entre individuos similares de ortópteros. Los genitales internos en los machos son uno de los caracteres más importantes para identificar y delimitar diferentes especies de ortópteros; en algunos casos es mejor que otro tipo de caracteres, o es lo único que ayuda a delimitar especies crípticas (Song y Bucheli, 2010). Los genitales internos generalmente son especie-específicos, y por estar involucrada en el proceso de cópula contiene un conjunto de caracteres que a menudo diverge más rápidamente que otros caracteres morfológicos debido a una intensa presión de selección sexual (Cedillo-Salinas *et al.*, 2019). Las diferencias morfológicas de los genitales internos fueron fundamentales para la discriminación entre especies, debido a que la morfología externa similar dentro del complejo de especies *S. talpa* hace difícil encontrar y observar otros caracteres diagnósticos morfológicos externos. El estudio de posibles morfotipos dentro de los genitales también requiere de un estudio más profundo y con un tamaño de muestra adecuada, por lo que el estudio de los genitales internos va a ser fundamental en caso de tener que delimitar y describir posibles especies nuevas dentro del complejo *S. talpa* que carezcan de diferencias morfológicas externas observables.

Los genitales internos de los *Stenopelmatus* son bastante sensibles, y podrían llegar a deformarse por una incorrecta manipulación química o/y mecánica durante el proceso de extracción. A pesar de este inconveniente, se pudieron extraer genitales internos de los machos adultos. Los genitales internos extraídos mostraron caracteres que permitieron utilizarlas y compararlas entre sí en busca de diferencias. Aunque lo ideal sería extraer por lo menos dos genitales internos por especie, no siempre se tenían los machos adultos necesarios.

Se espera que más revisiones de la morfología externa y de los genitales internos masculinos de otros ejemplares en buen estado que puedan estar resguardados en otras colecciones biológicas o que se colecten en el futuro, así como estudios etológicos (específicamente el tamborileo), genéticos (cariotipo y marcadores genéticos) y filogenéticos posteriores aportarán evidencia que permitan delimitar y describir otras especies del género y del complejo *S. talpa*. Se espera también que la nueva evidencia apoye o rechace las hipótesis propuestas en este trabajo, así como conocer y delimitar bien la distribución geográfica de las diferentes especies que integran el complejo de especies *S. talpa*. Se recomienda revisar ejemplares procedentes de los estados de Tlaxcala, Morelos, Guerrero, Guanajuato, norte de Oaxaca, y oeste del estado de México, regiones en donde no se obtuvieron ejemplares adultos en buen estado para este estudio.

Conclusiones

- El presente trabajo representa el primer estudio taxonómico enfocado en las especies del grupo de especies *S. talpa* (Orthoptera: Stenopelmatidae).
- Se revisaron caracteres de morfología externa de machos y hembras, y de genitales internos de ejemplares machos procedentes de siete estados del centro de la República mexicana. Se tomaron por primera vez imágenes de dichos sistemas de caracteres.
- Se describen cuatro especies nuevas para la ciencia: *S. sp. 4 sp. nov.*, *S. sp. 5 sp. nov.*, *S. sp. 6 sp. nov.* y *S. sp. 7 sp. nov.*
- Se redesciben las dos especies ya reconocidas para el grupo *S. talpa*, *S. talpa* y *S. typhlops*.
- Se destaca la importancia de la revisión de los caracteres de los genitales internos de machos para la propuesta de caracteres diagnósticos en las especies en *Stenopelmatus*.
- Se expone la concordancia entre la mayor parte de la evidencia morfológica y molecular para delimitar especies dentro de este género, así como la importancia de utilizar ejemplares adultos al momento de observar caracteres morfológicos.

Referencias bibliográficas

- Aguirre-Segura, A., y Barranco-Vega, P. (2015). Orden Orthoptera. *Ibero DiversidadEntomológica*, 46, 1-13.
- Barluenga, M., Stölting, K. N., Salzburger, W., Muschick, M., y Meyer, A. (2006). Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature*, 439(7077), 719-723.
- Beutel, R. G., y Friedrich, F. (Eds.). (2019). *Nannomecoptera and Neomecoptera*. Walterde Gruyter GmbH y Co KG.
- Barberousse, A., y Samadi, S. (2010). Species from Darwin onward. *Integrative Zoology*, 5(3), 187-197.
- Burmeister, H. (1838). Handbuch der Entomologie. *Besondere Entomologie; Kaukerfe, Gymnognatha (vulgo:Orthoptera)*, 2(2), 721.
- Bush, G. L. (1969). Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of thegenus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). *Evolution*, 237-251.
- Cedillo-Salinas, L. B., Barrientos-Lozano, L., Rocha-Sánchez, A. Y., Almaguer-Sierra, P., y Correa-Sandoval, A. (2019). Genitalia interna de cuatro especies del género *Conocephalus* Thunberg, 1815 (Orthoptera: Tettigoniidae). *Entomología Mexicana*, 6, 649-654.
- Chamorro-Rengifo, J., y Lopes-Andrade, C. (2014). The phallus in Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera: Ensifera): revision of morphology and terminology, and discussion on its taxonomic importance and evolution. *Zootaxa*, 3815(2), 151-199.
- Cigliano, M. M., Braun, H., Eades, D.C. y Otte, D. *Orthoptera Species File*. Versión 5.0/5.0. [04/05/2021]. <<http://Orthoptera.SpeciesFile.org>>
- de Queiroz, K. (1998). Chapter 5: The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation. En: Edward, D.J., Berlocher, S.H. (Eds.), *Endless Forms: Species and Speciation* (pp. 57-75). Oxford University Press, New York.
- de Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56(6), 879-886.

- Davis, A. C., y Smith, L. N. (1926). Notes on the genus *Stenopelmatus* with description of a new species (Orthoptera). *Pan-Pacific Entomologist*, 2(4), 174-181.
- Engel, M. S. (2015). Insect evolution. *Current Biology*, 25(19), R868-R872.
- Fontana, P., Buzzetti, F. M., y Mariño-Pérez, R. (2008). *Chapulines, Langostas, Grillos y Esperanzas de México. Guía Fotográfica-Grasshoppers, Locusts, Crickets y Katydid of Mexico. Photographic Guide*. World Biodiversity Association, Verona.
- Fontana, P., Buzzetti, F. M., y Mariño-Pérez, R. (2017). *Ortópteros de Oaxaca. Orthopterans of Oaxaca*. World Biodiversity Association, Verona.
- Frankham, R., Ballou, J. D., Dudash, M. R., Eldridge, M. D., Fenster, C. B., Lacy, R. C., Mendelson III, J. R., Porton I. J., Ralls, K., y Ryder, O. A. (2012). Implications of different species concepts for conserving biodiversity. *Biological Conservation*, 153, 25-31.
- Glenner, H., Thomsen, P. F., Hebsgaard, M. B., Sørensen, M. V., y Willerslev, E. (2006). The origin of insects. *Science*, 314(5807), 1883-1884.
- Gorochoy, A. V. (2001). Chapter 1: The higher classification, phylogeny and evolution of the superfamily Stenopelmatoidea. En: Field L. H. (eds.), *The biology of wetas, king crickets and their allies* (pp. 3-33). Department of Zoology University of Canterbury New Zealand.
- Gorochoy, A. V. (2020). The Families Stenopelmatidae and Anostomatidae (Orthoptera). 1. Higher classification, new and little known taxa. *Entomological Review*, 100(8), 1106-1151.
- Gorochoy, A. V., y Cadena-Castañeda, O. J. (2016). New and little known Stenopelmatoidea (Orthoptera: Ensifera) from America. *Zoosystematica Rossica*, 25(1), 98-143.
- Grimaldi, D. y Engel, M. (2005). *Evolution of the Insects*. Cambridge University-Press, USA.
- Gutiérrez-Rodríguez, J., Zaldívar-Riverón, A., Weissman, D. B., Vandergast, A. G., y de Medeiros, B. (2022). Extensive species diversification and marked geographic

- phylogenetic structure in the Mesoamerican genus *Stenopelmatus* (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatinae) revealed by mitochondrial and nuclear 3RAD data. *Invertebrate Systematics*, 36(1), 1-21.
- Hebard, M. (1932). New species and records of Mexican Orthoptera. *Transactions of the American Entomological Society (1890-)*, 58(3), 201-371.
 - Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907-913.
 - Hiremath, S. R., y Prathapan, K. D. (2021). Two new species of the genus *Oryctopterus* (Orthoptera: Stenopelmatidae: Oryctopinae) from India, with some notes on biology. *European Journal of Taxonomy*, 748, 108-137.
 - INEGI. (2023). Sistema de consulta. Espacio y datos de México (Nivel de zoom 10), <https://www.inegi.org.mx/app/mapa/espacioydatos/default.aspx?ag=13999>
 - Ingrisch, S., y Rentz, D. C. F. (2009). Chapter 187: Orthoptera: Grasshoppers, Locusts, Katydid, Crickets. En: Vincent H. R., Ring T. C. (eds.), *Encyclopedia of Insects* (pp. 732-743). Segunda edición. Academic Press.
 - Jordán-Montés, F. (2013). Capítulo 1: Los insectos en el mundo. En: *El universo de los insectos* (pp. 17-38). *Agroguías Mundi-Prensa*. Ediciones Mundi-Prensa Libros.
 - Lee, M. S. (2003). Species concepts and species reality: salvaging a Linnaean rank. *Evol. Biol*, 16, 179-188.
 - McGavin, G. C. (ed.) (2002). *Entomología esencial*. Ariel Ciencia.
 - Morrone, J. J. (2000). Sistemática. En: *Sistemática, biogeografía, evolución* (pp. 17-37). UNAM.
 - Pante, E., Schoelinck, C., y Puillandre, N. (2015). From integrative taxonomy to species description: one step beyond. *Systematic Biology*, 64(1), 152-160.
 - Prentice, T. R., Redak, R. A., y Barrows, C. W. (2011). Survey methodology and distribution of a cryptic Jerusalem cricket species, *Stenopelmatus cahuilaensis* Tinkham

- (Orthoptera: Stenopelmatidae: Stenopelmatinae). *The Pan-Pacific Entomologist*, 87(1), 1-14.
- Rannala, B. (2015). The art and science of species delimitation. *Current Zoology*, 61(5), 846-853.
 - Rocha-Sánchez, A. Y., Almaguer-Sierra, P., y Barrientos-Lozano, L. (2018). Procedimiento básico para extracción y preparación de genitalia interna en Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera). *TecnoIntelecto*, 15(2), 11-18.
 - Rocha-Sánchez, A. Y., Barrientos-Lozano, L., Zaldívar-Riverón, A., y Almaguer-Sierra, P. (2016). Importancia de la genitalia en la delimitación de especies de la subfamilia Phaneropterinae (Orthoptera: Tettigoniidae). *Entomología Mexicana*, 3, 943-949.
 - Ronquist, F., y Sanmartín, I. (2011). Phylogenetic methods in biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 441-464.
 - Sanabria-Urban, S., Song, H., Oyama, K., Gonzalez-Rodriguez, A., y Cueva Del Castillo, R. (2017). Integrative taxonomy reveals cryptic diversity in neotropical grasshoppers: taxonomy, phylogenetics, and evolution of the genus *Sphenarium* Charpentier, 1842 (Orthoptera: Pyrgomorphidae). *Zootaxa*, 4274(1), 1-86.
 - Saussure, H. D. (1859). Orthoptera nova Americana (diagnoses praeliminares). I. *Revue etMagasin de Zoologie*, 2, 201-212.
 - Saussure, H. D., y Pictet, A. (1897). Locustidae. *Biologia CentraliAmericana. InsectaOrthoptera (Orthoptera Genuina)*, 1, 285-344.
 - Sites Jr, J. W., y Marshall, J. C. (2003). Delimiting species: a Renaissance issue insystematic biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(9), 462-470.
 - Song, H., y Bucheli, S. R. (2010). Comparison of phylogenetic signal between malegenitalia and non-genital characters in insect systematics. *Cladistics*, 26(1), 23-35.
 - Stork, N. E. (2018). How many species of insects and other terrestrial arthropods are thereon Earth? *Annual review of entomology*, 63, 31-45.

- Vandergast, A. G., Bohonak, A. J., Weissman, D. B., y Fisher, R. N. (2007). Understanding the genetic effects of recent habitat fragmentation in the context of evolutionary history: phylogeography and landscape genetics of a southern California endemic Jerusalem cricket (Orthoptera: Stenopelmatidae: *Stenopelmatus*). *Molecular ecology*, 16(5), 977- 992.
- Vandergast, A. G., Lewallen, E. A., Deas, J., Bohonak, A. J., Weissman, D. B., y Fisher, R. N. (2009). Loss of genetic connectivity and diversity in urban microreserves in a southern California endemic Jerusalem cricket (Orthoptera: Stenopelmatidae: *Stenopelmatus n. sp.* “santa monica”). *Journal of Insect Conservation*, 13(3), 329-345.
- Vandergast, A. G., Weissman, D. B., Wood, D. A., Rentz, D. C., Bazelet, C. S., y Ueshima, N. (2017). Tackling an intractable problem: can greater taxon sampling help resolve relationships within the Stenopelmatoidea (Orthoptera: Ensifera)? *Zootaxa*, 4291(1), 1-33.
- Wattenwyl, C. Brunner. T. (1888). Monographie der Stenopelmatiden und Gryllacriden. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 38, 247-394.
- Wiens, J. J. (2007). Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology*, 56(6), 875-878.
- Wiens, J. J., y Penkrot, T. A. (2002). Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (Sceloporus). *Systematic biology*, 51(1), 69-91.
- Weissman, D. B. (2001). Chapter 3: North and Central America Jerusalem crickets (Orthoptera: Stenopelmatidae): taxonomy, distribution, life cycle, ecology and related biology of the American species. En: Field, L. H. (eds.), *The biology of wetas, king crickets and their allies* (pp. 57-72). Department of Zoology University of Canterbury, New Zeland.
- Weissman, D. B., y Bazelet, C. S. (2013). Notes on southern Africa Jerusalem crickets (Orthoptera: Stenopelmatidae: *Sia*). *Zootaxa*, 3616(1), 49-60.

- Weissman, D. B., Vandergast, A. D., y Ueshima, N. (2008). Jerusalem Crickets (Orthoptera:Stenopelmatidae). En: Capinera J.L. (eds) *Encyclopedia of Entomology* (pp. 2054-2061).Springer, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_1650>.
- Weissman, D. B., Vandergast, A. G., Song, H., Shin, S., McKenna, D. D., y Ueshima, N. (2021). Generic relationships of New World Jerusalem crickets (Orthoptera: Stenopelmatoidea: Stenopelmatinae), including all known species of *Stenopelmatus*. *Zootaxa*, 4917(1), 1-122.
- Yang, Z., y Rannala, B. (2014). Unguided species delimitation using DNA sequence data from multiple loci. *Molecular Biology and Evolution*, 31(12), 3125-3135.
- Yesson, C., Barcenas, R. T., Hernandez, H. M., Ruiz-Maqueda, M., Prado, A., Rodriguez, V. M., y Hawkins, J. A. (2011). DNA barcodes for Mexican Cactaceae, plants under pressure from wild collecting. *Molecular ecology resources*, 11(5), 775-783.
- Yoshizawa, K. (2011). Monophyletic Polyneoptera recovered by wing base structure. *Systematic Entomology*, 36(3), 377-394.
- Zhang, Z., Q. (ed.). (2011). *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Magnolia Press.