

## EL REGISTRO FOSIL DE LOS ESCORPIONES: ENTRE EL AGUA Y LA TIERRA.

Antonio Melic<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Avda. Radio Juventud, 6; 50012 Zaragoza (ESPAÑA).

### 1.-Introducción.

Desde antiguo el hombre ha sentido una gran fascinación por los escorpiones y no ha dudado en incluirlos en su mitología, simbología, cultura popular y vocabulario (ver Monzón y Blasco, 1995, 1996a, 1996b, 1996c). Su forma característica -especialmente el aguijón- y la peligrosidad de su picadura a consecuencia del veneno inoculado lo ha vinculado con fenómenos tanto naturales como sobrenaturales desde hace al menos 4000 años. Al margen de su importancia cultural o antropológica y al margen también de su importancia médica, los escorpiones tienen un gran valor científico por varios motivos: (1) Son los quelicerados vivientes más antiguos que se conocen del registro fósil y, en consecuencia, constituyen el grupo más cercano al 'arácnido primigénico o ancestral' por lo que resultan claves para llegar a entender la evolución y filogenia tanto de Arachnida como de toda la Clase Chelicerata y sus parentescos y relaciones con otros grupos cercanos; (2) Los escorpiones constituyen uno de los pocos ejemplos contenidos en el registro fósil en el que queda documentado el proceso de terrestización de formas inicialmente acuáticas. Este proceso de colonización, acaecido en el Paleozoico inferior-medio, se produjo en diversos grupos zoológicos y grados pero raramente cuenta con secuencias fósiles en las que aparezcan reflejadas las sucesivas etapas de adaptación morfológica.

### 2.-Los Escorpiones actuales.

Scorpionida Latreille 1817, al que usualmente se le asigna la categoría de orden, es un grupo de artrópodos quelicerados (Chelicerata) con el cuerpo dividido en dos tagmas (ver Fig.1): cefalotórax o prosoma y abdomen u opistosoma, a su vez dividido en dos regiones: el mesosoma (preabdomen) y el metasoma (postabdomen). El prosoma está cubierto por el caparazón (dorsalmente) y consiste en siete somitos o segmentos (III-IX), a los que primitivamente debían unirse dos más (I y II) que en las especies actuales han desaparecido (y que dan lugar en otros artrópodos a la cavidad clipeolabral o preoral y al somito antenal) (Henry, 1949; Anderson, 1973;

Hjelle, 1990). Los dos primeros segmentos actuales (III y IV) están representados por los quelíceros y los pedipalpos respectivamente. Los cuatro pares de apéndices marchadores o patas representan a los siguientes cuatro somitos. El último (IX) sólo presenta apéndices en estado embrionario (Brauer, 1895; Abdel-Wahab, 1952; Hjelle, 1990). Tanto los quelíceros como los pedipalpos están terminados en pinzas. Los pedipalpos presentan unas estructuras sensoriales (tricobotrias) similares a largos y finos pelos articulados en la base. Ventralmente, la unión de los apéndices marchadores con el prosoma forma dos estructuras: las coxas de los dos primeros pares cierran la cavidad preoral (o 'boca del escorpión') y los dos últimos rodean al esternón (sternum). La diversidad de formas de esta pieza (pentagonal, triangular o transversal) es considerada como carácter taxonómico en la clasificación de familias<sup>1</sup>.

El preabdomen (mesosoma) es la primera parte del opistosoma y está compuesto por siete segmentos el último de los cuales se estrecha para unirse con el metasoma, compuesto de otros cinco segmentos y el telson. Ventralmente, los dos primeros segmentos del preabdomen contienen la abertura genital (X), los peines (XI) y los estigmas respiratorios o pares de aberturas que conectan con las filotráqueas (book lungs) (XII-XVI); el último segmento no contiene estigmas, apéndices o estructuras externas. Los peines o 'pectinas' son unas estructuras exclusivas de los escorpiones y cuyas funciones son dudosas. Han sido consideradas órganos respiratorios, genitales y táctiles o sensoriales. En general, se ha considerado que su principal función es mecano-receptora (captar vibraciones del suelo) (Cloudsley-Thompson, 1955), pero esta función parece ser realizada por otros órganos situados en los basitarsos de las patas (Brownell, 1985). Se ha señalado también que pueden ser utilizadas en la selección de áreas de deposición de los espermatóforos (Carthy, 1966, 1968) y como quimiorreceptores (Foelix y Müller-Vorholt, 1983). El postabdomen o metasoma consiste en cinco segmentos (XVII-XXI) más el telson o aguijón conectado a glándulas productoras de veneno y que no es considerado un verdadero segmento. Estos segmentos portan setas, pelos y rugosidades de gran valor taxonómico (Hjelle, 1990).

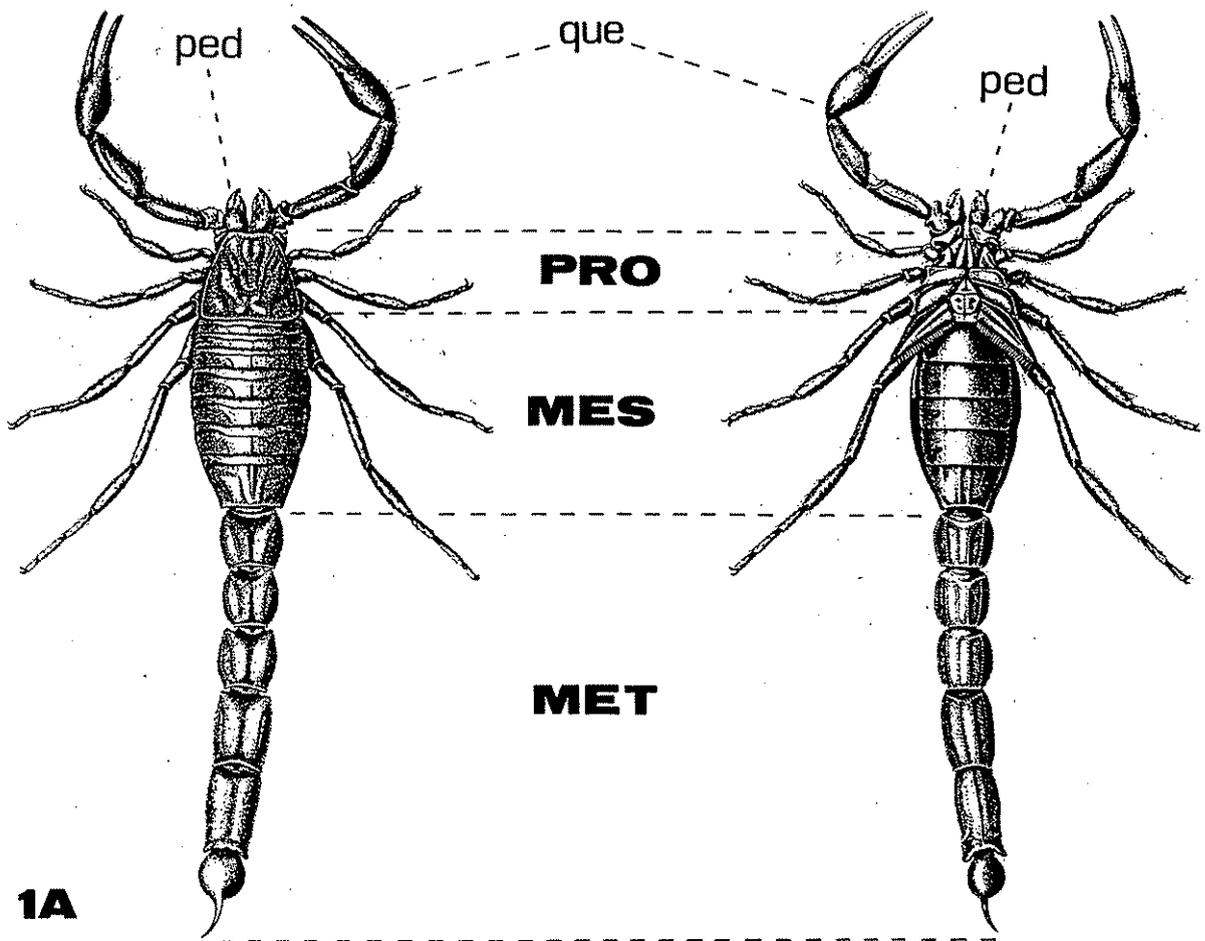


Figura 1A: Morfología externa de un escorpión moderno (*Buthus occitanus*).

Leyenda común a Figura 1A y 1B (pág. siguiente): cox: coxapoditos. esn: últimos 5 esternitos del mesosoma. est: esternum. MES: Mesosoma o preabdomen. MET: Metasoma o postabdomen. opg: opérculo genital. PRO: Prosoma o cefalotórax. pec: pectinas o peines. ped: pedipalpos. que: queliceros. str: estigmas respiratorios.

Se conocen unas 1400 especies vivientes de escorpiones pertenecientes a unos 120 géneros englobados en nueve familias (Sissom, 1990; Stockman, 1991; Dupré, 1995) que son caracterizadas en base a la estructura de los queliceros, tricobotrias, región coxosternal, espinación de las patas, caracteres sexuales, etc (ver Sissom, 1990). Las familias son: Bothriuridae, Buthidae, Chactidae, Chaerilidae, Diplocentridae, Ischnuridae, Iuridae, Scorpionidae y Vaejovidae. El número de superfamilias varía según los autores. Por ejemplo, Kjellesvig-Waering (1986) incluye a todos los escorpiones actuales, junto a otros extintos, en una sola categoría (el infraorden Neoscorpionina, ver más adelante). Birula (1917) y Mello-Leitao (1945) consideran tres y cuatro superfamilias respectivamente. Lamoral (1980) en base a un análisis cladístico de los caracteres señalados reconoce tres grandes grupos monofiléticos: Buthoidea (Buthidae), Chaeriloidea (Chaerilidae) y Diplocentroidea que incluiría a las restantes familias, aunque con algunos problemas pendientes de resolver (ver Fig. n° 2).

Respecto a la biología de los escorpiones puede

consultarse Polis (1990); aquí sólo nos interesa destacar que todas las especies actuales son terrestres sin excepción y depredadoras. El interés y problemas relacionados con la biogeografía de los escorpiones han sido recientemente tratados en Lorenço (1996), donde se aporta información paleobiogeográfica.

### 3.-El registro fósil de Scorpionida.

Se conocen un centenar de especies fósiles. A pesar de que esta cifra no resulta importante, el registro se extiende durante más de 400 millones de años, del Silúrico inferior a la actualidad. La Fig. n° 3 resume la cronología de Scorpionida según los datos disponibles del registro fósil. La Tabla n° 1 resume a su vez el nivel de diversidad filogenética alcanzado por el grupo en cada uno de los períodos geológicos. Los datos han sido extraídos de Kjellesvig-Waering (1986), Sissom (1990) y Selden (1993a), entre otros. Los niveles taxonómicos, así como la propia clasificación del grupo, no son precisamente 'pacíficos'. Se basan en la obra póstuma del primero

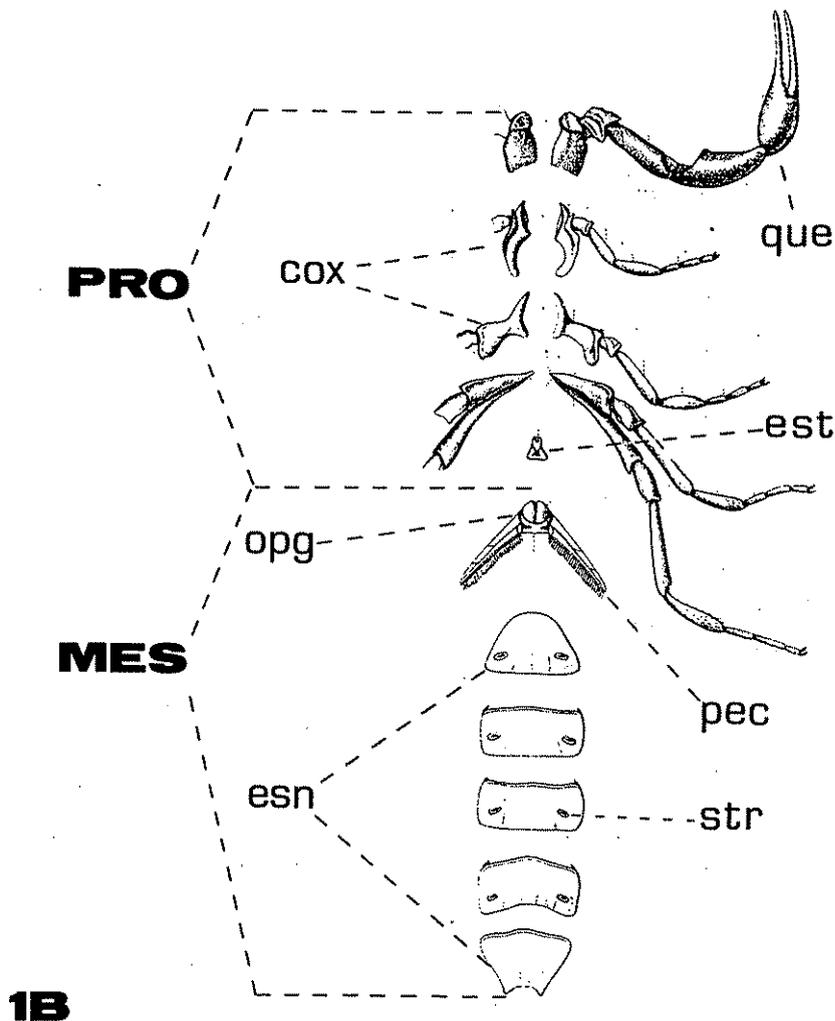


Figura 1B: Prosoma y mesosoma en visión ventral de un escorpión actual (ver leyenda en figura 1A).

de los autores citados y aunque ha sido seriamente criticada (por ejemplo por Stockwell, 1989; Selden, 1993a, 1993b; Jeram, 1994a, 1994b, entre otros), lo cierto es que las anteriores (Petrunkevitch, 1949, 1953, 1955) tampoco resultan satisfactorias<sup>2</sup> (Størmer, 1976; Kjellesvig-Waering, 1986; Selden, 1993b).

De la figura y cuadro anteriores pueden extraerse una serie de consecuencias: (1) La gran antigüedad de Scorpionida en el registro fósil; (2) Su participación en el proceso de colonización del medio terrestre (acaecido entre el Silúrico y el Devónico); (3) Su gran diversidad 'filogenética' (taxones supraespecíficos) en el Paleozoico a pesar del relativamente bajo número de especies fósiles conocidas, en comparación con la actual; (4) Su escasa representación en el Mesozoico, lo que por otro lado resulta habitual en otros grupos (ver, p.e., Arachnida o Myriapoda, en este volumen).

En las líneas que siguen vamos a intentar trazar un breve recorrido por la cronología del grupo a lo largo del Fanerozoico.

### Silúrico

El origen de los escorpiones es incierto, como lo es su filogenia y relaciones con otros grupos de quelicerados (ver más adelante). El más antiguo

escorpión fósil conocido es *Dolichophonus loudonensis* (Laurie, 1899), del Silúrico inferior de Escocia. De finales del período son conocidos representantes de otros géneros de escorpiones: *Proscorpius*, *Archaeophonus*, *Stoermeroscorpio*, *Brontoscorpio* (con formas gigantes como *B. anglicus* de 94 cm) o *Palaeophonus*, uno de cuyos representantes (*P. nuntius* Thorell y Lindström, 1884, de Suecia) fue 'reconstruido' por Pocock (1901) y reproducimos en la Fig. n° 4.

El escorpión *D. loudonensis* ha sido considerado comúnmente como el primer artrópodo terrestre, a pesar de que Pocock (1901) ya apuntó la posibilidad de que fuera una especie acuática al carecer de estigmas respiratorios. Esta ausencia no constituyó una prueba para Petrunkevitch (1949, 1953) ni para Millot y Vachon (1949). Sin embargo, el descubrimiento posterior de *Waeringoscorpio* por Størmer (1970), del Devónico, y de unas estructuras situadas en el preabdomen de algunos ejemplares que resultaron ser branquias (ver Fig. n° 5) han permitido reinterpretar la morfología y modo de vida de los escorpiones del Silúrico<sup>3</sup>. Estas branquias se ubicaban en los cinco primeros segmentos del preabdomen bajo unas placas abdominales de protección situadas por encima de los esternitos. De esta forma, aunque se dispuso durante años de especímenes fosilizados

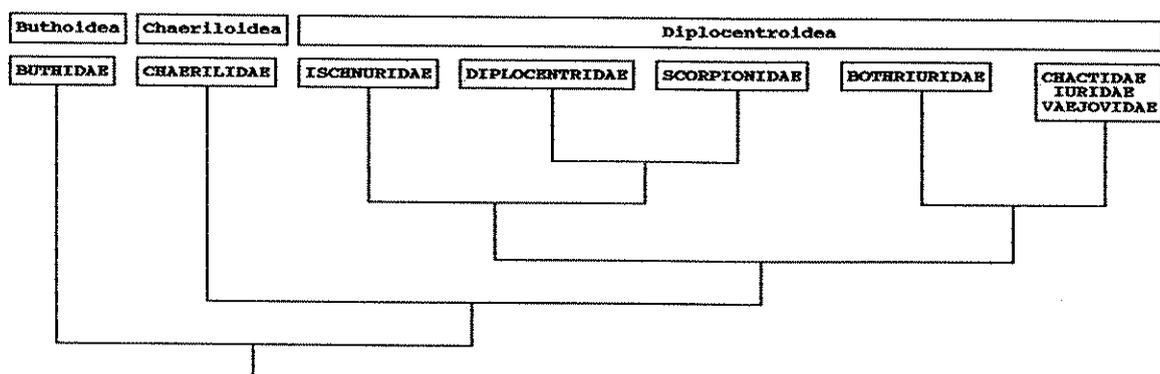


Figura 2: Hipótesis de la filogenia de las familias de escorpiones actuales según Lamoral (1980), modificado por Sissom (1990): Buthidae sería el grupo hermano de los restantes escorpiones actuales y Chaerilidae lo sería de Diplocentroidea. Este, no obstante, contiene algunas familias de afinidades inciertas o problemáticas. Ischnuridae por un lado y Diplocentridae + Scorpionidae, por otro, parecen formar un subgrupo monofilético (Lamoral, 1980; Francke y Soleglad, 1981; Sissom, 1990); en el otro subgrupo, Bothriuridae es también monofilético (Lamoral, 1980; Maury, 1980; Francke, 1982), pero la posición de las restantes tres familias está sin resolver, aunque entre ellas pueden formar otro grupo monofilético (Francke y Soleglad, 1981).

Grupo Taxonómico:	Silur	Devoni	Carbonif	Pér	Tri	Jurási	Cretácic	Terciár
Orden PROTOSCORPIONES.....	■							
Orden PALAEOSCORPIONES.....		■	■					
Orden SCORPIONES.....		■	■	■	■	■	■	■
Praearcturus.....		■						
Suborden Mesoscorpionina.....			■	■	■			
Suborden Neoscorpionina (Paleosterni).....			■	■				
Suborden Neoscorpionina (Orthosterni).....			■	■	■	■	■	■

Figura 3: Cronología de los escorpiones según el registro fósil. Datos de Selden (1993a).

NIVEL TAXONOM.	Período Geológico							
	SILUR.	DEVON.	CARBO.	PERMI.	TRIAS.	JURAS.	CRETA.	TERCI.
Superfam.	6	6	14	1	4	1	1	2
Familia	6	7	30	1	5	2	1	2
Género	7	8	45	1	5	2	1	6

Tabla 1: Diversidad supraespecífica en cada uno de los períodos geológicos (basado en datos de Sissom, 1990 y otros)

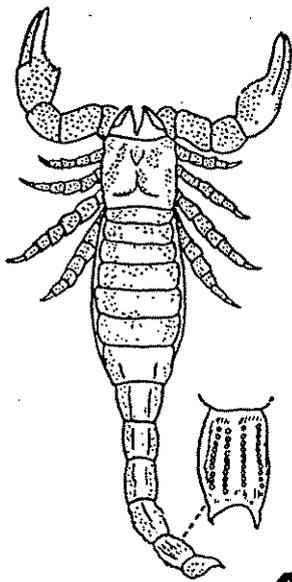
visibles ventralmente las branquias (estructuras filamentosas muy delicadas) quedaban ocultas en el estuche formado por la placa y el esternito. En el caso de *Waeringoscorpio* las branquias se encontraban fuera del estuche, lo que permitió su descubrimiento.

Si nos fijamos de nuevo en la figura 4 comprobaremos que la morfología general de *Palaeophonus nuntius* (y lo mismo ocurre con los restantes géneros) es muy similar a la de las especies actuales, ninguna de las cuales es acuática o anfibia. Sin embargo existen importantes diferencias que delatan un modo de vida diferente. Por ejemplo la estructura de la patas marchadoras, cortas y poco aptas para el desplazamiento terrestre, así como su terminación en un tarso cónico (en lugar de las uñas tarsales de las especies de vida aérea) indican que estos escorpiones estaban más adaptados al medio acuático donde el peso del cuerpo al desplazarse es un problema menor (Pocock, 1911; Størmer, 1976). Otra diferencia significativa es la presencia de setas sensoriales de diverso tipo en los pedipalpos (Wills, 1959, 1960; Størmer 1963, 1976; Kjellesvig-Waering 1966, 1986) en lugar de tricobotrias. Estas setas son pequeñas excrescencias relativamente gruesas y cortas.

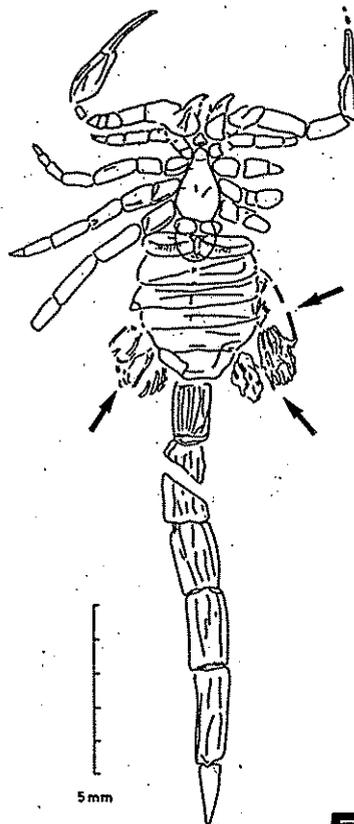
En consecuencia, estructuras más adecuadas para el medio acuático, en el que los débiles pelos sensores estarían sometidos a un gran rozamiento y presión y tendrían muy poca utilidad.

Los escorpiones paleozoicos presentan otras diferencias morfológicas con los actuales además de las señaladas que pueden resumirse en: (1) Una gran variabilidad en la posición de las apófisis coxales con relación al esternum, relativamente homogénea en los escorpiones actuales; (2) En algunos casos, presencia de ojos compuestos (en las especies vivientes son simples o están ausentes); (3) Preabdomen compuesto por 8 segmentos en lugar de 7. Esta característica se mantiene exclusivamente en los estados embrionarios de las especies actuales, aunque luego desaparece (Polis y Sissom, 1990).

Como conclusión, todos los escorpiones conocidos del Silúrico parecen ser marinos o habitantes de sedimentos marinos marginales (lagos salados, etc.) ya que su morfología sugiere un modo de vida acuático (Wills, 1947; Størmer, 1970, 1976; Rolfe y Beckett, 1984; Kjellesvig-Waering, 1986; Selden, 1993b).



4



5

Figura 4: Reproducción de *Palaeophonus nuntius* Thorell y Lindström, 1884, de Pocock (1901).

Figura 5: *Waeringoscorpio hefteri* Størmer, 1970, del Devónico Inferior (Alemania). Las estructuras señaladas con flechas corresponden a las branquias, lo que indica un modo de respiración acuática.

### Devónico

El registro fósil del Devónico recoge la aparición de nuevos géneros de escorpiones: *Branchioscorpio*, *Hydroscorpius* y *Acanthoscorpio* de Wyoming (EE. UU.) y *Palaeoscorpius* de Alemania. *Praearcturus gigas* Woodward, 1871, con un tamaño aproximado de un metro, tal vez terrestre, y de posición taxonómica incierta (Selden, 1993a), es descrito de Inglaterra. Størmer (1970) describe *Waeringoscorpio hefteri* de Alken an der Mosel (Alemania) al que ya nos hemos referido anteriormente<sup>4</sup>, en un yacimiento en el que la fauna dominante son euriptéridos (también conocidos como 'escorpiones marinos', ver Dunlop, 1996, en este volumen). Entre ambos grupos de Chelicerata existen grandes semejanzas que permiten presumir una cierta proximidad filogenética (ver, p.e. Rolfe, 1985).

Varios autores han manejado la hipótesis de que la terrestización de varios grupos de animales se produjo en el Devónico o a finales del Silúrico<sup>5</sup> en oleadas sucesivas. Respecto a los escorpiones, Selden y Jeram (1989), sugieren que las primeras especies 'pulmonadas' surgen a finales del Devónico a partir de formas anfibas presentes desde finales del Silúrico (Shear y Kukulová-Peck, 1990). En general resulta difícil precisar el modo de vida de una especie fósil y la variedad de diseños de órganos respiratorios y su difícil conservación hacen complicado determinar el

momento preciso de transición entre formas acuáticas y terrestres (Størmer, 1976; Shelden y Jeram, 1989; Selden, 1993b). Así, un análisis de las estructuras respiratorias de los euriptéridos (Selden, 1985) sugiere que algunas especies eran capaces de sobrevivir temporalmente en tierra firme como anfibios. Entre ambos modos de vida, es razonable pensar que los antiguos escorpiones (al menos algunas especies) fueron terrestriándose progresivamente, adaptándose a mayores tiempos fuera del agua (Robinson, 1987), lo cual pudo conseguirse gracias a las placas abdominales protectoras que, como ocurre con algunos xifosuros actuales, les permitían mantener húmedas las branquias durante las excursiones terrestres<sup>6</sup>. De los escorpiones citados, sólo *Palaeoscorpius* ha sido localizado en sedimentos marinos profundos; *Waeringoscorpio* vivía en un lago hipersalino conectado con el mar sólo en períodos de marea alta; los restantes han sido hallados en sedimentos de estuarios o depósitos fluviales (Rolfe, 1985). *Praearcturus* presenta además una rara peculiaridad: las coxas de sus pedipalpos disponen de un órgano de estridulación que parece ser una adaptación al medio terrestre (Rolfe, 1985).

La prueba definitiva de un modo de vida terrestre es, evidentemente, la posesión de órganos de respiración aérea que, en el caso de los escorpiones, toma la forma de filotráqueas (o pulmones en libro = book lungs). Estas no aparecen con seguridad hasta

el Carbonífero. Sin embargo, el análisis de restos fragmentarios de la cutícula y otras estructuras de dos yacimientos canadienses (Shear *et al.*, 1996) ha facilitado la evidencia de la presencia de filotráqueas en escorpiones del Devónico inferior (Emsiense).

### Carbonífero

Este período constituye la 'edad de oro' de los escorpiones, pues alcanzan el mayor grado conocido de diversidad supraespecífica. Con arreglo a la clasificación de Kjellesvig-Waering (1986) el registro fósil detecta la presencia de 30 familias pertenecientes a 14 superfamilias. El número de géneros se acerca a 50. Entre los géneros presentes pueden citarse *Archaeoctonus* y *Pseudoarchaeoctonus* de Escocia (primeros representantes de una superfamilia que incorpora lóbulos maxilares en el primer par de coxas y tal vez anfibios), *Phoxiscorpio* (el primer mesoscorpión en la clasificación de Stockwell [1989]<sup>7</sup>, de Escocia, con dos pares de coxas por delante del esternón, aunque sólo el primero lobulado y vida terrestre); *Gigantoscrapio* (con formas gigantes, como su nombre indica), *Isobuthus* (de Checoslovaquia), *Eoscorpis* (de Inglaterra y EE.UU.) o *Titanoscrapio* (de afinidad incierta). Otros escorpiones terrestres exclusivos del Carbonífero son *Allobuthiscorpius* (Inglaterra), *Buthiscorpius* (de Francia) y otros géneros que conforman la superfamilia Eoctonoidea que, para otros autores (Stockwell, 1989) tiene el valor de Infraorden (Palaeosterni) por presentar algunas características 'modernas': grupos de ojos laterales reducidos y dos pares de coxas modificados (con lóbulos maxilares) por delante del esternón.

Jeram (1990b) señala la presencia de filotráqueas -y en consecuencia, de respiración aérea y vida terrestre- en el Carbonífero en base a dos especímenes fósiles de Escocia. En las especies actuales las filotráqueas se conectan con el exterior a través de aberturas situadas en los esternitos del preabdomen. Estas, conocidas como estigmas respiratorios, se presentan por pares en sólo cuatro esternitos a diferencia de las placas abdominales protectoras de las branquias en las especies acuáticas, que lo hacen en número de cinco. Kjellesvig-Waering (1986) dividió el orden Scorpionida en dos subórdenes en función de la presencia o no de dichas placas. Branchioscorpionina incluiría a todas aquellas especies con placas abdominales y branquias. Neoscorpionina incluiría a las especies terrestres, con filotráqueas y sin placas (y en consecuencia, a todos los escorpiones actuales). Sin embargo, como ya hemos indicado, la clasificación de Kjellesvig-Waering es conflictiva y no es aceptada por todos los paleontólogos. Uno de los motivos es la distinción anterior. Jeram (1990b, 1994a) al igual que Shear *et al.* (1996) señalan la presencia tanto de placas como de filotráqueas en las mismas especies, faltando, en el primer caso, los estigmas respiratorios. Estos no aparecen con seguridad hasta *Palaeopisthacanthus schuchertii* Petrunkevitch, 1913, el único escorpión paleozoico con estas aberturas (Vogel y Durden, 1966; Jeram, 1994b). Otro género interesante, también perteneciente a Neoscorpionina, es *Composcorpis elegans* Petrunkevitch, 1949 por presentar ojos laterales

reducidos.

Estudios sobre la morfología y sistemática de los escorpiones del Carbonífero pueden consultarse en Wills (1959, 1960) y Jeram (1990, 1994a, 1994b).

### Pérmico + Mesozoico

El registro fósil de escorpiones se reduce sustancialmente desde finales del Paleozoico hasta el Terciario. Entre los escorpiones Branchioscorpionina pueden citarse: *Feistmantelia* (Pérmico, Checoslovaquia), *Stenoscrapio*, *Willsiscrapio*, *Spongiophonus* y *Bromsgroviscrapio* (Triásico, Inglaterra), *Mesophonus* (Triásico-Jurásico, Europa) y *Liassoscorpionides* (Jurásico, Alemania). Del suborden Neoscorpionina, sólo se conoce *Araripescrapio ligabuei* Campos, 1986, de la Formación Santana (Brasil), incluido en la Superfamilia Scorpionoidea (ver Selden, 1993a), único escorpión fósil del Cretácico.

Los escorpiones del Triásico inglés han sido estudiados por Wills (1947). Una de las especies del período (*Mesophonus gracilis* Wills) presenta unas aberturas elípticas en la parte posterior de las placas lo que sugirió tanto a Wills como a Störmer (1963) la posibilidad de que éstas fueran especies de transición entre los escorpiones del Paleozoico y la formas modernas, aunque otros autores consideran que se trata de un caso de convergencia (Stockwell, 1989; Jeram, 1994b). Junto a otros géneros como *Phoxiscrapio*, *Mazonia*, *Isobuthus* o *Eobuthus* conforman en la clasificación de Stockwell (1989) el suborden Mesoscorpionina (mesoscorpiones), un conjunto de especies que presentan características más evolucionadas que Protoscorpionida y Palaeoscorpionida (filotráqueas, número de placas abdominales inferior a cinco, cavidad preoral presente y otras novedades relacionadas con la terrestización de su modo de vida), pero todavía lejos de las formas actuales (que presentan estigmas respiratorios, tricobotria muy desarrollada, reducción ocular...).

### Terciario

Millot y Vachon (1949) ya señalan que resulta difícil separar las especies actuales de las fósiles del Terciario. Y efectivamente, todas han sido asignadas a Buthoidea (Bu) y Scorpionoidea (Sc). Hasta hace muy pocos años sólo tres especies eran conocidas del Terciario: (1) Del ámbar Báltico del Oligoceno ( $\approx 35$  m.a.) dos ejemplares juveniles de *Tityus eogenus* Menge, 1854 (Bu); (2) Del mismo ámbar y época se conoce *Scrapio schweiggeri* Holl, 1829 (Sc?/Bu?); (3) Del Mioceno ( $\approx 25$  m.a.) de Alemania *Mioscorpio zeuneri* Hadzi, 1931 (Sc). Recientemente han sido descritos algunos nuevos escorpiones. En concreto del ámbar dominicano *Centruroides beynai* Schawaller, 1979 (en base a dos juveniles), *Microtityus ambarensis* (Schawaller, 1982), inicialmente descrito en el género *Tityus* (ver Santiago-Blay *et al.*, 1990) y *Tityus geratus* Santiago-Blay y Poinar, 1988. Todos ellos pertenecientes a Buthoidea. Otro *Centruroides* ha sido descrito, aunque con dudas, del ámbar mejicano (Santiago-Blay y Poinar, 1993)<sup>8</sup>. También del ámbar Báltico se conoce *Paläolychus balticus* (ver

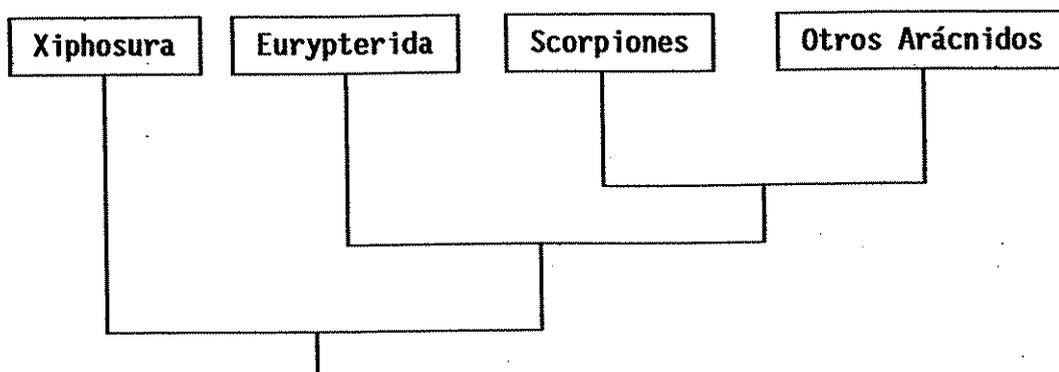


Figura 6: Filogenia simplificada de Chelicerata según Weygoldt y Paulus (1979). Esta hipótesis, incluso en lo relativo a la mayoría de los 'otros arácnidos', es congruente con la cronología del registro fósil.

Ganzelewsky y Slotta, 1996). Por último, del Mioceno se conoce también *Sinoscorpion shanwangensis* Hong, 1983 de la Formación Shanwang, Shandong Province (China) (Hong, 1983, 1985).

#### 4.-Posición de Scorpionida entre los quelicerados.

Los escorpiones ocupan un importante lugar en la interpretación de Chelicerata debido a su antigüedad (Sissom, 1990).

Tradicionalmente se ha considerado que Chelicerata incluye tres grupos: (1) Merostomata (Xiphosura + Eurypterida, es decir, las especies acuáticas), (2) Arachnida (escorpiones y otros arácnidos) y (3) Pantopoda (=Pycnogonida o arañas de mar). La afinidad del último grupo es oscura. Respecto a Merostomata, parece tratarse de un grupo parafilético y sin valor taxonómico (ver Dunlop, 1996, en este volumen). Selden (1990, 1993b) ha comentado tres diferentes hipótesis filogenéticas de Chelicerata resultantes de otros tantos análisis cladísticos (Weygoldt y Paulus, 1979; Hammen, 1989 y Shultz, 1990). Según la hipótesis propuesta por Weygoldt y Paulus (1979) y compartida por Boudreaux (1979) (ver Fig. n° 6), tanto Xiphosura primero como Eurypterida posteriormente se separan del resto de Chelicerata en un período muy temprano. Eurypterida constituye el grupo hermano de Arachnida (Escorpiones + Otros arácnidos). Este esquema sitúa a Eurypterida muy cerca de Scorpionida. Existen importantes caracteres que indican una gran proximidad filogenética entre ambos grupos, aunque algunos de ellos pueden ser meramente convergentes<sup>9</sup> (Størmer, 1963; Boudreaux, 1979; Weygoldt y Paulus, 1979; Kjellesvig-Waering, 1986): segmentación corporal y apéndices, reducción del prosoma, posesión de placas abdominales protectoras de branquias, metasoma de cinco segmentos terminado en telsón, macrosetas sensoriales, ojos laterales compuestos, etc. Las homologías o sinapomorfias se producen, en realidad, con los escorpiones más antiguos del Paleozoico (Branchioscorpionina). Por contra sólo existen tres autopomorfias que separan ambos grupos: chelas de los pedipalpos, glándulas productoras de veneno y peines o pectinas. Las

glándulas venenosas no son un carácter definitivo, pues resulta difícil precisar si Eurypterida las poseía o no. Las pectinas, sin embargo, son estructuras únicas de Scorpionida, aunque algunos autores (Savory, 1977) las consideran derivadas de las branquias lamelosas de Xiphosura. Su función, como ya hemos comentado anteriormente, es enigmática, especialmente si consideramos que ya existe en las formas más antiguas marinas, por lo que su función actual -en el medio terrestre- puede ser incluso diferente de la inicial.

La hipótesis filogenética de Weygoldt y Paulus (1979) tiene la virtud de ser congruente con la cronología del registro fósil (Selden, 1990): Xiphosura aparece en el Cámbrico ( $\approx 550$  m.a.), Eurypterida en el Ordovícico ( $\approx 500$  m.a.), Scorpionida en el Silúrico ( $\approx 450$  m.a.) y los restantes arácnidos en el Devónico ( $\approx 400$  m.a.).

Los escorpiones parecen ser el grupo hermano de los restantes Arachnida según Weygoldt y Paulus (1979), pero esta relación no está exenta de problemas. Los autores señalan cuatro caracteres primitivos (sinapomorfias) que los relacionan (filotráqueas, tubos de Malpighi, cavidad preoral para digestión extraintestinal y pérdida de los ojos compuestos); sin embargo, este análisis considera a los escorpiones como animales terrestres, con lo que la coincidencia sólo podría establecerse con las familias 'modernas' (Neoscorpionina y algunas otras familias paleozoicas). El carácter derivado de Scorpionida sería la posesión de peines o pectinas. Otros autores consideran la existencia de un ancestro diferente para ambos grupos de Arachnida (Anderson, 1973; Bergström, 1979; Hammen, 1989), lo que, a su vez, implicaría que la colonización terrestre de los arácnidos se produjo en varias ocasiones y momentos diferentes.

#### 5.-Tendencias evolutivas en Scorpionida

Kjellesvig-Waering (1986) lista una serie de tendencias en la evolución del grupo que, en gran medida, están directamente relacionadas con la transición del modo de vida acuático a terrestre. Estas tendencias, también señaladas por Størmer (1976), pueden resumirse en: (1) Cambio en las estructuras y órganos respiratorios, lo que lleva a la pérdida de las

branquias que son 'sustituidas' por filotráqueas. Las placas abdominales protectoras de las branquias pierden su utilidad y tienden a desaparecer, lo que provoca la desaparición de uno de los esternitos del mesosoma (de ahí que Petrunkevitch separara a los escorpiones en dos grandes grupos según poseyeran 8 o 7 esternitos). Así, mientras que las especies antiguas tienen cinco placas abdominales, las modernas sólo poseen cuatro esternitos con filotráqueas. Este proceso trae consigo la aparición de aberturas de comunicación con el exterior que se produce a través de los estigmas respiratorios característicos de las especies más modernas (incluidas las actuales) que atraviesan el propio esternito. (2) Modificaciones en la parte ventral del prosoma donde se unen las coxas y el esternum. Las formas más arcaicas presentan un esternum relativamente alargado que separa las dos zonas donde se unen las coxas al prosoma. Las más recientes tienden a cambiar esta morfología dejando el esternum encerrado exclusivamente entre los dos últimos pares de coxas; los dos primeros pares quedan por delante del conjunto y tienden a desarrollar lóbulos (coxapoditos o apófisis coxales) que intervienen en la formación de una cavidad preoral o tubo relacionado con la alimentación y digestión de los escorpiones. Ello es básicamente una consecuencia del proceso de adaptación al medio terrestre relacionado con las diferentes condiciones físicas en que debe producirse la alimentación en uno y otro medio. Relacionado también con las necesidades alimentarias, se produce una reducción de los quelíceros. (3) Modificaciones en los órganos sensoriales. Entre ellas se cuentan la transformación de macrosetas (en especies acuáticas/anfibias) en tricobotrias, que tienden a aumentar en número en las especies modernas. Estos cambios son entendidos por los autores como signos de adaptación al medio terrestre. (4) Desaparición de los ojos laterales compuestos y su sustitución por grupos de ojos simples que, además, tienden a reducirse en su número, así como el desplazamiento hacia atrás de los ojos medios, lo que se considera una adaptación a la forma de vida nocturna (habitual en las especies modernas) frente a lo que debió ser una generalizada actividad diurna en las especies del Carbonífero (Jeram, 1994a). Esta disminución del potencial visual de los escorpiones se veía, a su vez, compensada con un aumento de otras estructuras mecanoreceptoras y/o quimiorreceptoras (p.e., tricobotrias). (5) Existen otras tendencias que afectan a los apéndices involucrados en el movimiento (reducción en tarsos), pérdida de espinas, etc., relacionadas directamente con la terrestización.

## 6.-Clasificación y filogenia de Scorpionida (incluyendo especies extintas).

Los escorpiones parecen ser un grupo monofilético, pero presentan algunos problemas que impiden descartar la hipótesis de la polifilia. Petrunkevitch (1953) estableció dos subórdenes (Protoscorpionina y Euscorpionina) en base al número de segmentos abdominales (preabdomen de 8 o 7 tergitos respectivamente). Kjellesvig-Waering, por su

parte, estableció dos subórdenes: Branchioscorpionina que comprendería a todos los escorpiones con branquias, es decir, a las especies que obtienen el oxígeno del agua, y Neoscorpionina que incluiría a las especies terrestres (con respiración aérea a través de filotráqueas). El primer suborden se divide a su vez en cuatro infraórdenes en función de la estructura de las placas abdominales protectoras de las branquias; el segundo comprende a todas las especies actuales y extintas de vida terrestre, incluidos dos géneros del Paleozoico (*Compsoscorprius* y *Palaeopisthacanthus*). El trabajo posterior de Stockwell (1989) y otros análisis impiden aceptar la clasificación propuesta por Kjellesvig-Waering (ver Tabla nº 2 en la que se resumen ambas clasificaciones y Anexo I, en el que se relacionan todos los géneros de escorpiones citados en este trabajo con ambas clasificaciones). La clasificación y filogenia propuestas por Stockwell (1989), aunque con algunos problemas, ha sido seguida por Selden (1993a) y Jeram (1994a, 1994b). Un esquema resumido se ilustra en la Fig. nº 7. La Clase Scorpionida es dividida en tres órdenes. Protoscorpiones Petrunkevitch, 1949 y Palaeoscorpiones Stockwell, 1989 serían grupos antiguos de origen marino. El tercer orden (Scorpiones Hemprich y Ehrenberg, 1829) estaría compuesto por las restantes especies, todas ellas terrestres. El primer representante sería *Praearcturus gigas* Woodward, 1871 del Devónico, al que se unirían (en cuanto a antigüedad) los restos de cutícula canadienses de los mesoscorpiones estudiados por Shear *et al.* (1996). El suborden Mesoscorpionina Stockwell, 1989 incluiría formas extintas con placas abdominales, respiración aérea y una conformación de coxa-esternón intermedia entre los Palaeoscorpiones y las formas modernas. El resto de especies se incluye bajo el suborden Neoscorpionina (*sensu* Stockwell, *nom* Kjellesvig-Waering) caracterizado por la reducción del número de grupos de ojos laterales, incremento de tricobotrias y reducción de los dientes quelícerales. El infraorden Paleosterni Stockwell 1989 incluye a especies del Carbonífero sin estigmas en los esternitos ventrales, constituyendo el grupo hermano de Orthosterni Pocock, 1911 compuesto por los géneros *Palaeopisthacanthus* (escorpión más antiguo con estigmas respiratorios), *Compsoscorprius* (con acusada reducción de los ojos laterales y desplazamiento de los medios) y las familias actuales (Stockwell, 1989; Jeram, 1994a, 1994b).

A pesar de los innumerables avances de la última década, la clasificación y filogenia de los escorpiones están todavía lejos de una resolución satisfactoria. Entre el agua y la tierra, el registro fósil de los escorpiones nos permite reinterpretar -aunque de momento con dificultades- la larga historia geológica de un grupo de artrópodos emblemático, pues, en definitiva, el escorpión es, básicamente, un fragmento del Paleozoico viviente.

## Agradecimientos

A Enrique Peñalver por sus comentarios al trabajo y su ayuda en la obtención de bibliografía.

**(1) Clasificación de Kjellesvig-Waering (1986)**

Orden: Scorpionida

Suborden: Branchioscorpionina

Infraorden: Holosternina  
Infraorden: Meristosternina  
Infraorden: Lobosternina  
Infraorden: Bilobosternina

Suborden: Neoscorpionina

Infraorden: Orthosternina

**(2) Clasificación de Stockwell (1989) y Selden (1993a):**

Clase: Scorpionida

Orden: Protoscorpiones  
Orden: Palaeoscorpiones  
Orden: Scorpiones:

Suborden: Mesoscorpionina  
Suborden: Neoscorpionina

Infraorden: Palaeosterni  
Infraorden: Orthosterni

Tabla n° 2: Clasificación de Scorpionida según (1) Kjellesvig-Waering (1986) y (2) Stockwell (1989) y Selden (1993a).

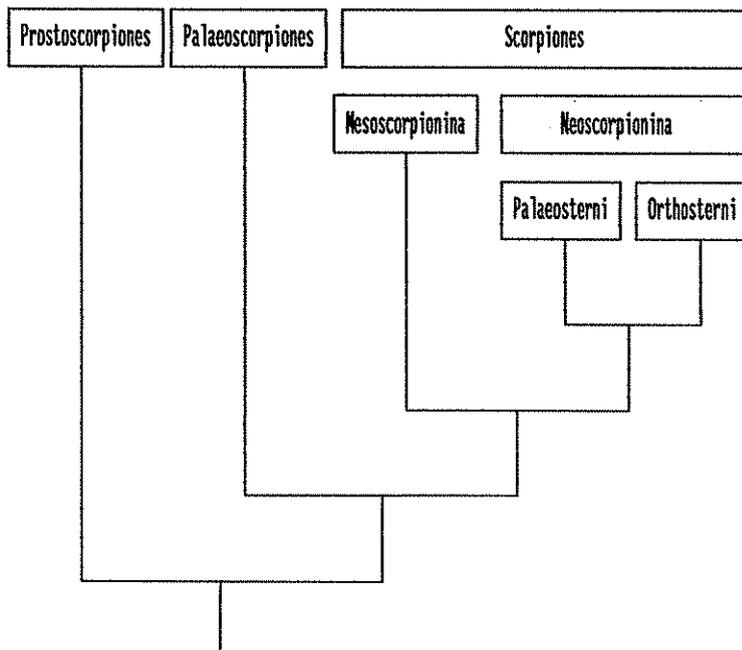


Figura 7: Filogenia de Scorpionida propuesta por Stockwell (1989) y Jeram (1994a, 1994b).

## Notas:

- <sup>1</sup> La forma pentagonal es considerada como primitiva, ya que aparece en los primeros estadios de todas las especies (Pocock, 1894).
- <sup>2</sup> Existen dos importantes trabajos sobre sistemática de los escorpiones fósiles pero de difícil acceso: Stockwell (1989) y Jeram (1990a). Uno de ellos, el segundo, de hecho, se encuentra formalmente sin publicar.
- <sup>3</sup> Estas estructuras eran tan insospechadas que Størmer en su descripción preliminar (1960) supuso que se trataba de una invasión parásita de hongos acaecida al individuo después de su muerte y antes de su fosilización.
- <sup>4</sup> Otra especie descrita es *Tiphoscorpio hueberi* Kjellesvig-Waering 1986... que tras un reciente estudio ha sido clasificado como un 'miriápodo' (Selden y Shear, 1992).
- <sup>5</sup> Incluso en un período anterior, el Ordovícico (Kukalová-Peck 1991).
- <sup>6</sup> El mismo 'truco' es utilizado por algunos crustáceos mediante las llamadas cámaras branquiales.
- <sup>7</sup> Stockwell (1989) incluye en su clasificación el Suborden Mesoscorpionina, al que también asigna el género *Mesophonus* (Triásico-Jurásico). Los restos del escorpión estudiado por Shear *et al.* (1996) corresponden a un mesoscorpión del Devónico (en realidad, éste sería el primer representante del grupo) y los autores sugieren que todo el suborden pudo ser terrestre.
- <sup>8</sup> Dos especies más han sido descritas de Hispaniola *T. quisqueyanus* Armas y *T. crassimanus* (Thorell), pero son diferentes de las formas fósiles y pertenecen a especies actuales (Poinar, 1992).
- <sup>9</sup> Especialmente si tenemos en cuenta que ambos grupos son de origen marino y que ambos participaron en la colonización del medio terrestre. Scorpionida con indudable éxito; Eurypterida mediante formas anfíbias que, como mínimo, eran capaces de realizar prolongadas excursiones fuera del agua (Selden, 1985; Rolfe, 1985; Shear y Kukalová-Peck, 1990).

## Bibliografía

- ABD-EL-WAHAB, A., 1952.-Some notes on the segmentation of the scorpion, *Buthus quinquestratus* (H. & E.). *Proceedings of the Egyptian Academy of Sciences* 7: 75-91.
- ANDERSON, D.T., 1973.-*Embryology and phylogeny in annelids and arthropods*. International Series of Monographs in Pure and Applied Biology, Zoology Division, vol. 50. Nueva York, Pergamon, 495 pp.
- BERGSTRÖM, J., 1979.-Morphology of fossil arthropods as a guide to phylogenetic relationships. En GUPTA, A.P. (ed.): *Arthropod Phylogeny*. Nueva York: 3-56.
- BIRULA, A.A.B., 1917.-*Fauna of Russia and adjacent countries. Arachnoidea*, Vol.1, *Scorpions*. Tr. B. Munitz. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations, 1965, 154 pp. [citado en SISSOM, 1990]
- BOUDREAUX, H. B., 1979.-*Arthropod phylogeny with special reference to insects*. Wiley, Nueva York.
- BRAUER, A., 1895.-Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions, II. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 59: 351-433.
- BROWNELL, P.H., 1985.-Detección de la presa en el escorpión de la arena. *Investigación y Ciencia*, 101: 52-60.
- CAMPOS, D.R.B., 1986.-Primeiro registro fóssil de Scorpionoidea na Chapado do Araripe (Cretáceo Inferior), Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 58: 135-137.
- CARTHY, J.D., 1966.-Fine structure and function of the sensory pegs on the scorpion pecten. *Experientia*, 22: 89-91.
- CARTHY, J.D., 1968.-The pectines of scorpions. *Symposia of the Zoological Society* (London), 23: 251-261.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1955.-On the function of de pectines of scorpions. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 12, 8: 556-560.

- DUNLOP, J., 1996.-Arácnidos fósiles (con exclusión de arañas y escorpiones). *Bol. SEA: PaleoEntomología*, 16.
- DUPRE, G., 1995.-Evolution historique du nombre de taxa de l'ordre des Scorpionida. *Revue Arachnologique*, 10(3): 223-227.
- FOELIX, R.F. y MÜLLER-VORHOLT, G., 1983.-The fine structure of scorpion sensory organs. II, Pecten sensilla. *Bulletin of the British Arachnological Society* 6(2): 68-74.
- FRANCKE, O.F., 1982.-Are there any bothriurids (Arachnida, Scorpiones) in southern Africa? *Journal of Arachnology*, 10: 35-39.
- FRANCKE, O.F. y SOLEGLAD, M.E., 1981.-The family Iuridae Thorell. *Journal of Arachnology*, 9: 233-258.
- GANZELEWSKY, M. y SLOTTA, R., 1996.-*Bernstein tränen der götter*. Bochum.
- HAMMEN, L. van der, 1989.-*An Introduction to Comparative Arachnology*. SPB Academic Pabl. bv, 576 pp.
- HENRY, L., 1949.-The nervous system and the segmentation of the head in a scorpion (Arachnida). *Microentomology*, 14(4): 121-126.
- HJELLE, J.T., 1990.-Anatomy and Morphology. En: POLIS, G. (ed.): *The biology of scorpions*. Stanford University Press, Stanford, California: 9-63.
- HONG, Y., 1983.-Discovery of Miocene scorpions from the diatoms of Shanwang in Shandong Province. *Bulletin Tianjin Institute*, 8: 17-21 (en chino).
- HONG, Y., 1985.-*Fossil insects, scorpions and araneids in the diatoms of Shanwang*. Geological Publishing House, Beijing, 80 pp.
- JERAM, A.J. 1990a.-The Micropalaeontology of Paleozoic Scorpions. Tesis no publicada, Univ. Manchester [citado por Selden 1993a].
- JERAM, A.J. 1990b.-Book-lings in a Lower Carboniferous scorpion. *Nature*, 343: 360-361.
- JERAM, A.J., 1994a.-Scorpions from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland, with a revision of the infraorder Mesoscorpionina. *Trans. R. Soc. Edinb., Earth Sc.*, 84: 283-288.
- JERAM, A.J., 1994b.-Carboniferous Orthosterni and their relationship to living scorpions. *Palaeontology*, 37(3): 513-550.
- KJELLESVIG-WAERING, E.N., 1966.-Silurian scorpions of New York. *Journal of Paleontology*, 40(2): 359-375, 3 pl.
- KJELLESVIG-WAERING, E.N., 1986.-*A restudy of the fossil Scorpionida of the World*. Paleontographica Americana, n° 55. Ithaca, N.Y.: Paleontological Research Institute. 287 pp.
- KUKALOVA-PECK, J., 1991.-Fossil history and the evolution of hexapod structures. En: CSIRO: *The Insects of Australia*, I: 141-179.
- LAMORAL, B.H., 1980.-A reappraisal of suprageneric classification of Recent scorpions and of their zoogeography. En: *Proceedings of the 8th International congress of arachnology*, Viena: 439-444.
- LOURENÇO, W.R., 1996.-The biogeography of scorpions. En: *Proceedings of the XIIIth International Congress of Arachnology, Geneva*. *Revue suisse de Zoologie*, vol. hors sér. II: 437-448.
- MAURY, E.A., 1980.-Usefulness of the hemispermaphore in the systematics of the scorpion family Bothriuridae. En: *Proceedings of the 8th International congress of arachnology*, Viena: 335-339.
- MELLO-LEITAO, C., 1945.-*Escorpões sul-americanos*. Arquivos do Museu Nacional Rio de Janeiro, 40, 468 pp.
- MILLOT, J. y VACHON, M., 1949.-Ordre des Scorpions. En: GRASSE, P.P. (dir.): *Traité de Zoologie*. Masson & Cie, Paris: 386-436.
- MONZON, F. y BLASCO, R., 1995.-In cauda venenum: El Mito del Escorpión I: El escorpión en la mitología y las leyendas. *Bol. SEA*, 12: 33-38.
- MONZON, F. y BLASCO, R., 1996a.-In cauda venenum: El Mito del Escorpión II: Simbolismo y bestiarios. *Bol. SEA*, 13: 43-45.
- MONZON, F. y BLASCO, R., 1996b.-In cauda venenum: El Mito del Escorpión III: Etimología de los vocablos alacrán y escorpión. *Bol. SEA*, 14: 36.
- MONZON, F. y BLASCO, R., 1996c.-In cauda venenum: El Mito del Escorpión IV: El escorpión en el refranero. *Bol. SEA*, 15: 53-54.

- PETRUNKOVITCH, A., 1949.-A study of Palaeozoic Arachnida. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 37: 69-315.
- PETRUNKOVITCH, A., 1953.-Palaeozoic and Mesozoic Arachnida of Europe. *Geological Society of America, Memoir*, 53: xi + 1-128 pp.
- PETRUNKOVITCH, A., 1955.-Arachnida. En MOORE, R.C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part P, Arthropoda 2, Geological Society of America & Univ. of Kansas Press: 42-162.
- POCOCK, R.I., 1894.-Scorpions and their geographical distribution. *Natural Science*, 4(24): 353-364.
- POCOCK, R.I., 1901.-The scottish silurian Scorpions. *Quart. Microsc. Journal Sc.*, (2) 44: 291-311 + pl.19.
- POCOCK, R.I., 1911.-A monograph of terrestrial Carboniferous Arachnida of Great Britain. *Palaeontograph. Soc.* [1910], Londres, 84 pp.
- POINAR, G.O., 1992.-*Life in Amber*. Standord University Press, Stanford, 350 pp.
- POLIS, G.A., 1990.-*The Biology of Scorpions*. Stanford University Press, Stanford, 588 pp.
- POLIS, G.A. y SISSOM, D., 1990.-Life History. En: POLIS, G.A. (ed.): *The Biology of Scorpions*. Stanford University Press, Stanford: 161-223.
- ROBINSON, R.A., 1987.-Chelicerata. En: BOARDMAN, R.S. et al.: *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publ., Oxford: 258-264.
- ROLFE, W.D.I., 1985.-Early terrestrial arthropods: a fragmentary record. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 309: 207-218.
- ROLFE, W.D.I. y BECKETT, C.M., 1984.-Autecology of Silurian Xiphosurida, Scorpionida, and Phyllocarida. En: BASSET, M.G. y LAWSON, J.D. (eds.): *Autecology of Silurian Organisms. Special Papers in Palaeontology*, 32: 27-37.
- SANTIAGO-BLAY, J.A. y POINAR Jr., G.O., 1988.-A fossil scorpion *Tityus geratus* new species (Scorpiones: Buthidae) from dominican amber. *Historical Biology*, 1: 345-354.
- SANTIAGO-BLAY, J.A. y POINAR Jr., G.O., 1993.-First scorpion (Buthidae: *Centruroides*) from mexican amber (Lower Miocene to Upper Oligocene). *The Journal of Arachnology*, 21: 147-151.
- SANTIAGO-BLAY, J.A., SCHAWALLER, W. y POINAR Jr., G.O., 1990.-A new specimen of *Microtityus ambarensis* (Scorpiones, Buthidae), fossil from Hispaniola: evidence of taxonomic status and possible biogeographic implications. *The Journal of Arachnology*, 18: 115-117.
- SAVORY, T., 1977.-*Arachnida*. 2d. ed. Academic Press, London, 340 pp.
- SCHAWALLER, W., 1979.-Erstnachweis eines Skorpions in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Scorpionida). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B 45: 1-15.
- SCHAWALLER, W., 1982.-Zwei weitere Skorpione in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Scorpionida). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, B 82: 1-14.
- SELDEN, P.A., 1985.-Eurypterid respiration. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B 309: 219-226.
- SELDEN, P.A., 1990.-Fossil history of the arachnids. *Newl. Brit. Arachnol. Soc.*, 58: 4-6.
- SELDEN, P.A., 1993a.-Arthropoda (Aglaspida, Pycnogonida and Chelicerata). En: BENTON, M.A. (ed.) *The Fossil Record* 2. Chapman & Hall, Londres: 297-320.
- SELDEN, P.A., 1993b.-Fossil arachnids-recent advances and future prospects. *Memoirs of the Queensland Museum* 33(2): 389-400.
- SELDEN, P.A. y JERAM, A., 1989.-Palaeophysiology of terrestrialization in the Chelicerata. *Trans. R. Soc. Edinb.*, 80: 303-310.
- SELDEN, P.A. y SHEAR, W.A., 1992.-A miriapod identity for the Devonian 'scorpion' *Tiphoscorpio hueberi*. *Bericht der naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck, Suppl.* 10: 35-36.
- SHEAR, W.A. y KUKALOVA-PECK, J., 1990.-The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. *Can. J. Zool.*, 68: 1807-1834.
- SHEAR, W.A., GENSEL, P.G. y JERAM, A.J., 1996.-Fossils of large terrestrial arthropods from the Lower Devonian of Canada. *Nature*, 384: 555-557.
- SHULTZ, J. W., 1989.-Morphology of locomotor appendages in Arachnida: evolutionary trends and phylogenetic implications. *Zool. J. Linn. Soc.*, 97: 1-56.
- SISSOM, W.D., 1990.-Systematics, Biogeography, and Paleontology. En: POLIS, G. (ed.): *The biology of scorpions*. Stanford University Press, Stanford, California: 65-160.
- STOCKMANN, R., 1991.-*Les Scorpions*. Vie sauvage, 41, 20 pp.
- STOCKWELL, S.A., 1989.-Revision of the Phylogeny and Higher Classification of Scorpions (Chelicerata), Tesis no publicada. Puede obtenerse copia microfilmada en Univ. California, Berkeley.
- STØRMER, L., 1960.-A scorpion-like eurypterid from the Lower Devonian of Germany. *Internat. paleont. Union, Proc. 21st Session Rept. Copenhagen*, pt. 22: 87-91.
- STØRMER, L., 1963.-Gigantoscorpio willsi, a new scorpion from the Lower Carboniferous of Scotland and its associated preying microorganisms. *Skr. norske. Vid.-Akad., Oslo, I, mat.-naturvid. Kl.*, N.S., 8: 1-171.
- STØRMER, L., 1970.-Arthropods from the Lower Devonian (Lower Emsian) of Alken an der Mosel, Germany. Part 1: Arachnida. *Senckenbergiana lethaea*, 51(4): 335-369.
- STØRMER, L., 1976.-Arthropods from the Lower Devonian (Lower Emsian) of Alken an der Mosel, Germany. Part 5: Myriapoda and additional forms, with general remarks on fauna and problems regarding invasion of land by arthropods. *Senckenbergiana lethaea*, 57(2/3): 87-183.
- VOGEL, B.R. y DURDEN, C.J., 1966.-The occurrence of stigmata in a Carboniferous scorpion. *Journal of Paleontology*, 40: 655-658.
- WEYGOLDT, P. y PAULUS, H., 1979.-Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. I. Morphologische Untersuchungen. II. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 17(3): 85-116 + 177-200.
- WILLS, L.J., 1947.-A monograph of British Triassic scorpions. *Palaeontological Society*, 100/101: 1-137, Londres.
- WILLS, L.J., 1959.-The external anatomy of some Carboniferous 'scorpions', part 1. *Palaeontology* 1(4): 261-282.
- WILLS, L.J., 1960.-The external anatomy of some Carboniferous 'scorpions', part 2. *Palaeontology* 3(3): 276-332.

ANEJO I

Relación de géneros de escorpiones citados en el artículo y clasificación según diferentes autores.

GENERO	Clasificación según Kjellesvig-Waering (1986)	Clasificación según Stockwell (1989) + Jeram (1994a, b)
=====	=====	=====
<i>Acanthoscorpio</i>	Branch.: Holosternina	<i>incertae sedis</i>
<i>Allothyscorpium</i>	Branch.: Holosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Palaeosterni
<i>Araripescorpio</i>	Neosco.: Orthosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Orthosterni
<i>Archaeoectonus</i>	Branch.: Holosternina	Palaeoscorpiones
<i>Archaeophonus</i>	Branch.: Holosternina	Palaeoscorpiones
<i>Branchioscorpio</i>	Branch.: Bilosternina	<i>incertae sedis</i>
<i>Bromsgroviscorpio</i>	Branch.: Lobosternina?	?
<i>Brontoscorpio</i>	Branch.: Holosternina	?
<i>Buthiscorpius</i>	Branch.: Holosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Palaeosterni
<i>Centruroides</i>	Neosco.: Orthosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Orthosterni
<i>Compsoscorpium</i>	Neosco.: Orthosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Orthosterni
<i>Dolichophonus</i>	Branch.: Bilobosternina	Protoscorpiones
<i>Eobuthus</i>	Branch.: Lobosternina	Scorpiones: Mesoscorpionina
<i>Eoscorpium</i>	Branch.: Lobosternina	?
<i>Feistmantelia</i>	Branch.: Lobosternina?	?
<i>Gigantoscorpio</i>	Branch.: Holosternina	<i>incertae sedis</i>
<i>Hygroscorpio</i>	Branch.: Holosternina	?
<i>Isobuthus</i>	Branch.: Lobosternina	Scorpiones: Mesoscorpionina
<i>Liososcorpiones</i>	Branch.: Holosternina	<i>incertae sedis</i>
<i>Mazonia</i>	Branch.: Holosternina	Scorpiones: Mesoscorpionina
<i>Mesophonus</i>	Branch.: Holosternina	Scorpiones: Mesoscorpionina
<i>Microtityus</i>	Neosco.: Orthosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Orthosterni
<i>Mioscorpio</i>	Neosco.: Orthosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Orthosterni
<i>Palaeolychas</i>	Neosco.: Orthosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Orthosterni
<i>Palaeopisthacanthus</i>	Neosco.: Orthosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Orthosterni
<i>Palaeophonus</i>	Branch.: Lobosternina	Protoscorpiones
<i>Palaeoscorpium</i>	Branch.: Holosternina	Protoscorpiones
<i>Phoxiscorpio</i>	Branch.: Holosternina	Scorpiones: Mesoscorpionina
<i>Praearcturus</i>	Branch.: Holosternina	<i>incertae sedis</i>
<i>Proscorpius</i>	Branch.: Holosternina	Palaeoscorpiones
<i>Pseudoarchaeoectonus</i>	Branch.: Holosternina	Palaeoscorpiones
<i>Scorpio</i>	Neosco.: Orthosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Orthosterni
<i>Sinoscorpio</i>	Neosco.: Orthosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Orthosterni
<i>Spongiophonus</i>	Branch.: Holosternina	<i>incertae sedis</i>
<i>Stenoscorpio</i>	Branch.: Holosternina	<i>incertae sedis</i>
<i>Stoermeroscorpio</i>	Branch.: Holosternina	Palaeoscorpiones
<i>Titanoscorpio</i>	<i>incertae sedis</i>	<i>incertae sedis</i>
<i>Tityus</i>	Neosco.: Orthosternina	Scorpiones: Neoscorpionina: Orthosterni
<i>Waeringoscorpio</i>	Branch.: Holosternina	Palaeoscorpiones
<i>Willisicorpio</i>	Branch.: Holosternina	<i>incertae sedis</i>