

00343¹¹
24.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

SISTEMATICA, DISTRIBUCION Y MORFOLOGIA DEL
GENERO *Mellita* L. Agassiz, 1841 (ECHINODERMATA,
ECHINOIDEA, CLYPEASTEROIDA).

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGIA ANIMAL)

P R E S E N T A

FRANCISCO ALONSO SOLIS-MARIN



MEXICO, D. F.

1998

262060

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**SISTEMATICA, DISTRIBUCION Y MORFOLOGIA DEL GENERO *Mellita* L. Agassiz, 1841
(ECHINODERMATA, ECHINOIDEA, CLYPEASTEROIDA).**

**T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
P R E S E N T A**

FRANCISCO ALONSO SOLIS-MARIN

DIRECTORA DE TESIS: DRA. BLANCA ESTELA BUITRÓN SÁNCHEZ.

INDICE

	página
RESUMEN.....	i
AGRADECIMIENTOS.....	ii
INTRODUCCION.....	1
OBJETIVOS.....	6
ANTECEDENTES.....	7
MATERIAL Y METODOS.....	9
Material examinado.....	9
Recolecta.....	10
Morfometria.....	11
Procedimiento estadístico.....	16
Elaboración de la clave dicotómica.....	16
Distribución.....	16
Filogenia.....	16
Selección del grupo interno.....	21
Selección del grupo externo.....	21
RESULTADOS.....	22
Sistemática.....	22
Género <i>Mellita</i>	22
<i>M. isometra</i> Malcom y Telford.....	23
<i>M. tenuis</i> Clark.....	27
<i>M. quinquesperforata</i> (Leske).....	31
<i>M. notabilis</i> Clark.....	36
<i>M. karakoffi</i> Durham.....	40
<i>M. longifissa</i> Michelin.....	44
<i>M. grantii</i> Mortensen.....	48
Análisis estadístico.....	52
Análisis de componentes principales.....	55
Clave taxonómica del género <i>Mellita</i>	58
Distribución.....	59
Análisis filogenético.....	60
DISCUSION.....	68
CONCLUSIONES.....	75

RESUMEN

El género *Mellita* (Familia Mellitidae) es un grupo de "galletas de mar" lunuladas que habitan en el continente Americano. Se realiza un análisis multivariado de datos morfométricos del género *Mellita*. Se midieron un total de 896 organismos: *Mellita isometra* (18), *M. tenuis* (20), *M. quinquiesperforata* (459), *M. notabilis* (33), *M. kanakoffi* (13), *M. longifissa* (229) y *M. grantii* (79), abarcando, en lo que fue posible, el intervalo de distribución de las mismas. Se dan los caracteres diagnósticos más importantes para cada una de las siete especies. El análisis de la distribución geográfica del grupo muestra que el género *Mellita* está constituido por 7 especies de distribución restringida al continente Americano, 4 de ellas se distribuyen solamente en aguas del Pacífico americano (*M. notabilis*, *M. kanakoffi*, *M. longifissa* y *M. grantii*), 2 de distribución exclusivamente Atlántica (*M. isometra* y *M. tenuis*), y una de distribución anfiamericana (*M. quinquiesperforata*). Se presenta un análisis filogenético cuantitativo para el género *Mellita*; este análisis produjo un solo cladograma bajo el criterio de la máxima parsimonia, con un índice de consistencia de 0.81, índice de retención de 0.78, índice de homoplasia de 0.18, con 46 pasos para los 37 caracteres morfológicos. El cladograma obtenido apoya la monofilia del género con base en 5 sinapomorfias. A partir del análisis filogenético se analiza la biogeografía del género.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas las personas que de una u otra forma colaboraron para que el presente trabajo de tesis se realizara.

A la Dra. Blanca Estela Buitrón Sánchez, quien dirigió la realización de esta tesis; muchas gracias por creer en mí y por su gran amistad.

A el Dr. Alfredo Laguarda Figueras, por formar parte del Comité Tutorial de este trabajo de tesis, por sus ideas y correcciones, que en mucho hicieron crecer la primera idea de este trabajo y el transcurso del mismo; por ser un gran amigo y por todo ese tiempo compartido. Mil gracias!

A el Dr. Rich Mooi, investigador y curador de la colección de equinodermos de la Academy of Sciences de San Francisco California, E.U.A., por todos sus comentarios e ideas que enriquecieron este trabajo y por el préstamo y donaciones de material para la Colección Nacional de Equinodermos. A el Dr. Gordon Hendler, investigador y curador de la colección de equinodermos de el County Museum of Los Angeles California, E.U.A., por los valiosos comentarios sobre el manuscrito y por permitirme el acceso a los ejemplares de esa colección. A el Dr. David L. Pawson y Cinthya Ahearn, investigador y auxiliar de investigador respectivamente, por el apoyo y la atención brindada durante mis estancias en el Smithsonian Institution, Washington, D.C., E.U.A.

A los sinodales que revisaron el trabajo, cuyos comentarios y correcciones enriquecieron esta tesis: Dr. Manuel Artemio Balcázar Lara, M. en C. Juan Bibiano Morales Malacara, Dr. Luis Arturo Soto González, Dra. Elva Guadalupe Escobar Briones y Dr. Fernando Alvarez Noguera.

A el Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza por todo su apoyo y comentarios en la realización de este trabajo.

A la M. en C. Alicia de la Luz Durán González, por todo su apoyo y por la realización de los mapas y dibujos de este trabajo.

A mis amigos y estudiantes del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos del ICMyL, UNAM: Biól. Eustolia Mata Pérez, Biól. Ricardo Ramírez Murillo, Biól. David Bravo Tzompantzi, Emilio L. Castro Lozano, Sandra Ariza Mancio y Sarita Frontana Uribe. Gracias por soportarme.

A Anabel Antolín Bieler de el Microcine de la Facultad de Ciencias, UNAM, por haber tomado las fotografías que ilustran el presente trabajo.

A el M. en C. Marco A. Martínez, por el apoyo en la realización de los análisis estadístico.

INTRODUCCION

Los equinodermos (Phylum Echinodermata, del griego *echinus*, "espinoso"; *dermatos* "piel") constituyen un grupo altamente diversificado y bien caracterizado entre los invertebrados marinos. El término Echinodermata fue utilizado por primera vez en 1734 por Jacob Klein, quien lo aplicó únicamente a los equinoideos o erizos de mar (Solís-Marín y Laguarda-Figueras, 1997).

Los equinodermos se caracterizan por tres rasgos fundamentales (Hyman, 1955):

a) simetría bilateral en el estadio larvario (larvas doliolaria de los crinoideos, bipinnaria de los asteroideos, ofiopluteus de los ofiuroideos, equinopluteus de los equinoideos y auricularia de las holoturias) que por adquisición secundaria se torna en pentarradial en el estadio adulto y que se pone de manifiesto en la disposición del sistema ambulacral, cuyas modalidades se traducen en las diferentes formas que adoptan las distintas clases de equinodermos.

b) endoesqueleto de origen mesodérmico formado por un conjunto de placas, radiolas (espinas), espículas y diversos escleritos de calcita cristalina, inmersos en una red mesenquimatoso; con la peculiaridad de que cada pieza que forma el esqueleto de los equinodermos se comporta como un cristal de calcita con las propiedades características de este mineral.

c) sistema vascular acuífero, conocido como sistema ambulacral, único en este grupo, el cual consiste en una serie de canales y reservorios complejos que se derivan del celoma. El sistema se inicia en una placa cribada (madreporita), continúa por el canal pétreo y éste, con el conducto radial que tiene a los lados, con una serie de tubos retráctiles llamados pies ambulacrales, con funciones diversas, entre ellas, locomotriz, sensorial, alimenticia, respiratoria (fabricación y mantenimiento de túneles para la respiración, alimentación y eliminación de deshechos).

Los equinodermos se encuentran entre los invertebrados litorales más comunes en el mundo, existen cerca de 6,500 especies vivientes y 13,000 más que forman el magnífico registro fósil de este grupo que data desde el Cámbrico Temprano (Hendler *et al.*, 1995). El abundante registro fósil es a la

vez extenso y burdo, en la forma que los diferentes autores (e. g. Frizzell y Exline, 1955; Fell y Moore, 1966) los han descrito; algunos enfatizan en los tipos morfológicos y asignan niveles categóricos a cada taxón fósil descubierto, reconociendo 21 clases de equinodermos fósiles (Cuadro 1). Otros autores han desarrollado sus investigaciones buscando asentar similitudes fundamentales entre los taxones y han establecido un menor número de clases, tal es el caso de Paul y Smith (1988) quienes hicieron un análisis cladístico entre formas fósiles y recientes, lo cual da a conocer una hipótesis sobre la filogenia y clasificación del grupo.

Cuadro I. Clasificación del Phylum Echinodermata, con alcance estratigráfico y número de géneros
(Modificada de Sprinkle, 1980).

CLASIFICACION	ALCANCE ESTRATIGRAFICO
PHYLUM ECHINODERMATA de Brugière, 1791	
Subphylum CRINOZOA Matsumoto, 1929	
Clase CRINOIDEA Miller, 1821 (aprox. 1005 géneros)	Cámbr.M. Ord.I-Hol.
Clase PARACRINOIDEA Regnéll, 1945 Extinta (16-17 géneros)	Ord. M.-Sil. I.
Subphylum BLASTOZOA Sprinkle, 1973	
Clase EOCCRINOIDEA Jaekel, 1918 Extinta (32-33 géneros)	Cámbr.I.-Sil.I.
Clase RHOMBIFERA Zitell, 1879 Extinta (aprox. 60 géneros)	Ord.I.-Dev.I.
Clase DIPLOPORITA Müller, 1854 Extinta (aprox. 42 géneros)	Ord.I.-Dev.I.
Clase PARABLASTOIDEA Hudson, 1907 Extinta (3 géneros)	Ord. M.
Clase BLASTOIDEA Say, 1825 Extinta (aprox. 95 géneros)	Ord.M.?,Sil.M.-Pérm.I.
Subphylum ASTEROZOA Zitell, 1895	
Clase ASTEROIDEA de Blainville, 1830 (aprox. 430 géneros)	Ord. -Holoceno
Clase OPHIUROIDEA Gray, 1840 (aprox. 340 géneros)	Ord. -Holoceno
Subphylum ECHINOZOA Zitell, 1895	
Clase EDRIOASTEROIDEA Billings, 1858 Extinta (aprox. 35 géneros)	Cámbr.I.-Pens. M.
Clase EDRIOBLASTOIDEA Fay, 1962 Extinta (1 género)	Ord.I.-M.
Clase CYCLOCYSTOIDEA Miller y Gurley, 1895 Extinta (2 géneros)	Cámbr.M.-Dev.M.
Clase HELICOPLACOIDEA Durham y Caster, 1963 Extinta (3 géneros)	Cámbr. T.
Clase OPHIICISTOIDEA Sollas, 1899 Extinta (6 géneros)	Ord.I.-Mis. I.
Clase CONCENTRICYCLOIDEA Baker, 1986 (1 género)	Reciente.
Clase ECHINODEA Leske, 1778 (aprox. 785 géneros)	Ord.M.-Hol.
Clase HOLOTHUROIDEA de Blainville, 1834 (aprox. 200 géneros)	Ord.M.?-Hol.
Subphylum HOMALOZOA Whitehouse, 1941	
Clase STYLOPHORA Gill y Caster, 1960 Extinta (aprox. 32 géneros)	Cámbr.M.-Dev.M.
Clase HOMIOISTELEA Gill y Caster, 1960 Extinta (12-13 géneros)	Cámbr.I.-Dev. I.
Clase HOMOSTELEA Gill y Caster, 1960 Extinta (3 géneros)	Cámbr.M.
Clase CTENOCYSTOIDEA Robison y Sprinkle, 1969 Extinta (1 género)	Cámbr.M.

Todos los equinodermos son marinos y excepcionalmente viven en las desembocaduras de algunos esteros; la invasión al medio dulceacuícola fue restringida por su intercambio gaseoso a nivel epidérmico y por la ausencia de estructuras excreto-osmoregulatorias (Hyman, 1955). El grupo muestra una amplia variedad de estrategias alimentarias: alimentación por absorción corporal, alimentadores de depósito y suspensión, herbívoros, detritívoros, depredadores oportunistas, comensales y especialistas estrictos como es el caso de la estrella de mar *Solaster stimpsoni*, la cual es carnívora estricta que depreda a individuos de su misma especie (canibal) (Buitrón y Solís-Marín, 1993).

La gran mayoría de los equinodermos son estenohalinos y están adaptados a una salinidad normal (30-36 ppm); sin embargo, existen casos de adaptación a salinidades entre 20 y 40 ppm. Se encuentran altamente diversificados en aguas someras de las regiones tropical y subtropical del planeta; en general, decrecen en variedad y número en latitudes altas. Están distribuidos en todos los océanos a todas las profundidades, desde la zona litoral, hasta la hadal. Con excepción de algunos holoturoideos pelágicos y un género comensal de un pez teleósteo (*Rynkatropa pawsoni*) todos los equinodermos son bentónicos. En mares profundos, algunas veces constituyen más del 90% de la biomasa bentónica (Zenkevitch, 1963).

Dentro de la Clase Echinoidea, se encuentran representados los erizos regulares e irregulares. Los erizos regulares poseen formas globosas y espinas prominentes. Dentro del grupo de los erizos irregulares se encuentran las galletas de mar y los espatangoides, con formas de testa desde aplanadas, hasta acorazonadas. Dentro de el grupo de las galletas de mar, se encuentra la Familia Mellitidae Stefanini, 1911, la cual está compuesta por tres géneros de clipeasteroideos lunulados endémicos del nuevo mundo: *Encope*, *Leodia* y *Mellita*. Las especies del género *Mellita* se distribuyen en las zonas someras de los mares de América, desde Nantucket (E.U.A.) hasta Brasil en Atlántico, y en el Pacífico, desde el Golfo de California hasta Ecuador. La taxonomía de este género tan común ha tenido una historia de marcada confusión taxonómica desde hace casi 150 años.

Existe una considerable diversidad de formas entre los representantes del género *Mellita* en las costas del Continente Americano, lo anterior, aunado a la historia taxonómica marcadamente confusa

de este grupo de galletas de mar por más de 150 años, plantea la necesidad de conocer más ampliamente la sistemática y filogenia del género mencionado, lo cual, además de su valor intrínseco, puede dar bases para posteriores estudios biogeográficos y ecológicos. Es igualmente importante, delimitar las especies, utilizando caracteres morfológicos externos, para establecer así mismo, nuevas descripciones que permitan ubicar fácilmente a las especies integrantes de este género.

OBJETIVOS

General

Analizar la sistemática, distribución, morfología y relaciones filogenéticas de las especies que componen el género *Mellita* (Echinodermata: Echinoidea: Clypeasteroidea).

Particulares

Analizar la distribución de las especies del género *Mellita*.

Realizar un análisis estadístico de los principales morfoíndices con valor taxonómico de las especies del género *Mellita*, para establecer los límites de discriminación de las mismas con base en la morfología externa.

Elaborar una clave taxonómica para el género *Mellita*.

Proponer una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de las especies que conforman el género *Mellita*.

ANTECEDENTES

El género *Mellita* fue originalmente establecido por Klein (1734) para incluir a dos especies: *M. laevis* y *M. testudinata*. Leske (1778) renombró el género para incluir a *Echinodiscus bisperforatus* y a *E. quinquesperforatus* respectivamente, estas últimas especies fueron situadas taxonómicamente y durante diferentes años, en cinco géneros distintos, y referidas bajo nueve nombres científicos distintos. Finalmente, el género *Mellita* fue restablecido por L. Agassiz (1841) y en 1956 la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, aprobó colocar al género *Mellita* L. Agassiz, 1841 en la lista oficial de nombres genéricos con *E. quinquesperforatus* Leske, 1778 (= *M. quinquesperforata*) como la especie tipo (opinión 393 de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 1956).

Durante su historia taxonómica el género ha incluido, tanto especies con cinco lúnulas, como especies con seis lúnulas. En 1851 Gray (en Mortensen, 1948) erige el género *Leodia* para las formas con seis lúnulas, con *L. sexiesperforata* (Leske, 1778) como la especie tipo. Este género descrito por Gray, no fue reconocido por A. Agassiz. en 1874 y permaneció como un sinónimo posterior de *Mellita* hasta que Lambert y Thiéry en 1921 lo volvieron a colocar como un género válido y separado de *Mellita*. Lo anterior fue aceptado subsecuentemente por varios autores (Clark, 1940a; Cooke, 1942; Serafy, 1979; Hendler *et al.*, 1995), a diferencia de Mortensen (1948: 429) quien mantuvo al género *Leodia* como un subgénero de *Mellita*.

Existe una considerable diversidad de formas entre los representantes del género *Mellita* en las costas del Atlántico, pero ya A. Agassiz, (1872-1874) hacía referencia de la gran plasticidad fenotípica de ellas, y las refería como una sola especie: *M. testudinata*. Más adelante, Clark (1940a, b) no estuvo de acuerdo con lo anterior, y mencionaba que existían tres especies en esa zona, una de ellas representada por dos variedades. Caso (1946) realizó un estudio detallado sobre la distribución y morfología de *M. quinquesperforata* y *M. longifissa*. Durham (1955) hizo una clasificación de los clypeasteroideos, en la cual incluyó al género *Mellita*.

Hyman (1958) y Goodbody (1960) publicaron algunas notas sobre la biología de *M. quinquesperforata*. Cerame-Vivas y Gray (1964) analizaron la presencia de seis lúnulas en *Mellita*

quinquesperforata, sin hacer un análisis fino de caracteres. Ghiold y Hoffmann (1984) asumieron que existía una sola especie de *Mellita* de amplia distribución en las costas del Atlántico. Ebert y Dexter (1976) separaron a dos especies del Pacífico (*M. grantii* y *M. longifissa*) haciendo un análisis morfométrico, pasando por alto a dos especies (*M. notabilis* y *M. kanakoffi*) que generalmente son mal identificadas y referidas todas como *M. longifissa*. Caso (1980a) describe una nueva especie de *Mellita* para las costas de México: *Mellita eduardobarrosoi*.

Smith y Ghiold (1982), Telford y Mooi (1986) y Telford (1988) realizan estudios sobre la evolución y función de las lúnulas en las galletas de mar de la Familia Mellitidae. Maluf (1989) en su revisión sobre la distribución de los equinodermos del Pacífico central, mencionó la existencia de cinco especies.

Harold y Telford (1990), realizan estudios sistemáticos del género y mencionan que en el Atlántico existen tres especies, *M. quinquesperforata* (Leske, 1778), *M. tennis* Clark, 1940 y *M. isometra* Harold & Telford, 1990, y que en el Pacífico existen cuatro especies del género: *M. grantii* Mortensen, 1948, *M. longifissa* Michelin, 1858, *M. notabilis* Clark, 1947 y *M. kanakoffi* Durham, 1961, ninguna de ellas hasta el momento se menciona con distribución anfiamericana.

Mooi y Harold (1994) realizaron observaciones sobre la anatomía de *M. quinquesperforata* (Leske) y designaron su neotipo.

MATERIAL Y METODOS

Material examinado. Para la realización del presente trabajo, se examinó la literatura disponible sobre el género *Mellita*, así como 896 ejemplares de distintas localidades de las costas de América, principalmente de México, cubriendo así las distintas zonas de distribución de las especies en los océanos Atlántico y Pacífico (Tabla 1). Parte del material referido a estas localidades se encuentra depositado en la Colección Nacional de Equinodermos "Dra. María Elena Caso Muñoz" del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos (LSEE) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). También se revisaron ejemplares de las colecciones de equinodermos del National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C.; Los Angeles County Museum of Natural History, Los Angeles, California; y la California Academy of Sciences, San Francisco, California. Cabe recalcar que también se trabajó con material fósil dada la escasez de registros recientes de *Mellita kanakoffi*, de la cual se midieron los ejemplares de la serie tipo en la colección de Los Angeles County Museum (Invertebrate Paleontology), en Los Angeles California, E.U.A. En la sección de material estudiado, las siglas de los nombres de las colecciones de equinodermos son los siguientes:

ICMyL-UNAM: Colección Nacional de Equinodermos "Dra. Ma. Elena Caso Muñoz" del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

USNM: United States National Museum, Smithsonian Institution.

CAS: California Academy of Sciences.

LACM: Los Angeles County Museum.

LACMIP: Los Angeles County Museum, Invertebrate Paleontology.

Tabla 1. Localidades de las cuales se analizaron ejemplares del género *Mellita*.

1. Playa El Pescador, Alto Golfo de California, Baja California, México.
2. San Felipe, Alto Golfo de California, Baja California, México.
3. Puerto Peñasco, Sonora, México.
4. Bahía de Yavaros, Sonora, México.
5. Playa Huatabampito, Sonora, México.
6. Bahía Adair, Sonora, México.
7. Bahía de La Paz, Baja California Sur, México.
8. Mazatlán, Sinaloa, México.
9. Cuyutlán, Colima, México.
10. Playa Puerta del Mar, Colima, México.
11. Faro de Buercías, Municipio de Aguila, Michoacán, México.
12. Playa Azul, Michoacán, México.
13. Playa El Almacén, Zihuatanejo, Guerrero, México.
14. Playa La Ropa, Zihuatanejo, Guerrero, México.
15. Playa Troncones, Guerrero, México.
16. Playa Encantada, Guerrero, México.
17. Acapulco, Guerrero, México.
18. Playa Copa Cabana, Acapulco, Guerrero, México.
19. Playa La Encantada, Acapulco, Guerrero, México.
20. Tapachula, Chiapas, México.
21. Playa San Benito, Chiapas, México.
22. La Escollera, Tamaulipas, México.
23. Tampico, Tamaulipas, México.
24. Playa Matamoros, Tamaulipas, México.
25. Tuxpan, Veracruz, México.
26. Barra Norte, Tuxpan, Veracruz, México.
27. Barra Sur, Tuxpan, Veracruz, México.
28. Playa Norte, Tuxpan, Veracruz, México.
29. Boca del Río, Veracruz, México.
30. El Morro de La Mancha, Veracruz, México.
31. Mocambo, Veracruz, México.
32. Nautla, Veracruz, México.
33. Barra de Zontecomapan, Veracruz, México.
34. Playa Escondida, Veracruz, México.
35. San Juan de Ulúa, Veracruz, México.
36. Tecolutla, Veracruz, México.
37. Playa de Costa Verde, Veracruz, México.
38. Playa de las Cabañas, Municipio de Catemaco, Veracruz, México.
39. Golfo de México, frente a Veracruz, México.
40. South Carolina, Hilton Head Islands, E.U.A.
41. New Port Beach, New Port Mesa, Orange County, California, E.U.A.
42. Sea Horse Key, Cedar Keys, Florida, E.U.A.
43. Tampa Bay, Florida, E.U.A.
44. Fort Meyers Beach, Lee County, Florida, E.U.A.
45. República del Salvador.
46. Guanacaste, Playa Tamarindo, Costa Rica.
47. Punta Arenas, Golfo de Nicoya, Costa Rica.
48. Sao Paulo, Brasil.
49. Cartagena, Colombia.
50. Puerto Rico.

Recolecta. Se realizaron distintas recolectas en las costas de México, en áreas de donde no se poseía ejemplares, dada su relativa facilidad de recolección, por sus hábitos de vida (en zonas someras intermareales arenosas), se hicieron recolectas en distintas localidades de México sin utilizar (en su mayoría) embarcaciones, sólo en casos especiales se hizo uso de uno de los buques oceanográficos del ICMYL., el B/O "Justo Sierra", para recolectar frente a las costas del Golfo de México (Veracruz). A continuación se da la lista de las localidades de la República Mexicana donde se realizaron recolectas de material de 1994 a 1996.

1. Playa El Pescador, Alto Golfo de California, Baja California.
2. San Felipe, Alto Golfo de California, Baja California.
3. Bahía de La Paz, Baja California Sur.
4. Cuytlán, Colima.
5. Playa Puerta del Mar, Colima.
6. Faro de Bucerías, Municipio de Aquila, Michoacán.
7. Playa Mexiquillo, Michoacán.
8. Playa Azul, Michoacán.
9. Playa Troncones, Guerrero.
10. Tampico, Tamaulipas.
11. Tuxpan, Veracruz.
12. Barra Norte, Tuxpan, Veracruz.
13. Barra Sur, Tuxpan, Veracruz.
14. Playa Norte, Tuxpan, Veracruz.
15. Golfo de México, frente a Veracruz (plataforma continental).

Morfología. Para observar algunas características morfológicas de las galletas de mar, como lo son las placas basicoronales, fue necesario lijar algunas testas con ayuda de una lija suave, de grano muy fino, lijando aproximadamente los primeros 1.5 mm de superficie. Luego se cubrió el ejemplar con una capa de solución con partes iguales de alcohol al 95% y Glicerol, esto permitió visualizar las placas de la testa que son de gran importancia taxonómica (Mooi y Harold, 1994). También fue necesario utilizar Rayos-X para la observación de algunos caracteres internos de las testas.

Morfometría. Para el análisis morfométrico se midieron 825 ejemplares siguiendo el método de Mooi y Harold (1994), tal método, permite estimar la variación de la forma de la testa, posición y dimensiones de las lúnulas, así como el ancho de los canales de drenaje de presión (terminología según Telford, 1988). Para minimizar el efecto de variación por talla, fueron seleccionados solamente especímenes con tallas de largo total de entre 40 y 85 mm. Las 33 variables y sus abreviaciones se enlistan en la Tabla 2. Para numerar las regiones corporales de las galletas de mar, se siguió el sistema de Lovén (1892), en el cual los ambulacros se designan con números romanos y los interambulacros con números arábigos (Fig. 1).

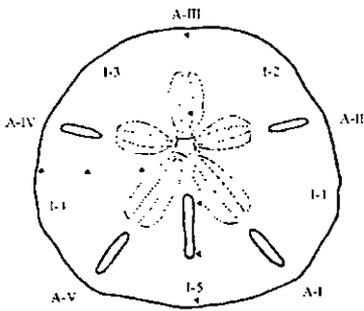


Fig. 1a.

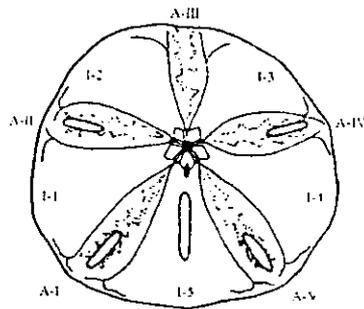


Fig. 1b.

Fig. 1. a). Caracteres principales del género *Mellita* considerados para la realización del análisis morfométrico. Superficie aboral. Los códigos alfa-numéricos se refieren a los radios de Lovén (1892). Las áreas encerradas con líneas gruesas son lúnulas; las áreas alargadas y punteadas son petaloides; el pentágono central, la madreporita; los triángulos oscuros son los lugares de donde se hicieron mediciones del grosor de la testa. b). Caracteres principales del género *Mellita* tomados en cuenta para la realización del análisis morfométrico. Superficie oral. Las líneas que se bifurcan son surcos ambulacrales; las áreas punteadas son los canales de drenaje de presión; boca central, rodeada de placas basicoronales, periprocto inmediatamente posterior a la boca.

Todas las medidas de los caracteres fueron obtenidas utilizando un verniere metálico (marca Helios), graduado en milímetros; una vez obtenidas las medidas, fueron transformadas a su logaritmo de base 10 para la realización del análisis estadístico. Los valores de las medidas más importantes, sin transformarlos a su logaritmo de base 10, están enlistados en la sección de sistemática como resumen morfométrico.

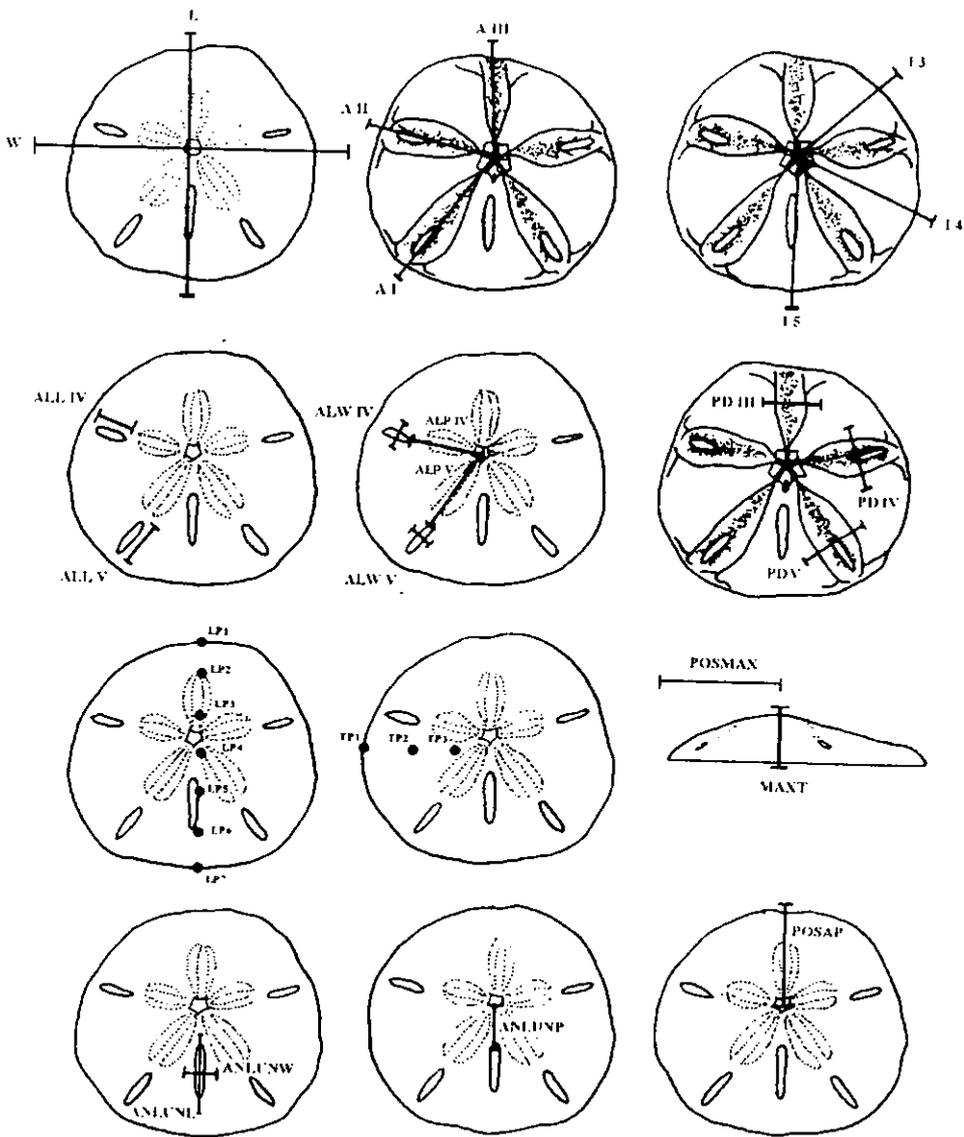


Fig. 2. Esquemización de los 33 caracteres empleados para la realización del análisis morfométrico del género *Mellita*.

Tabla 2. Caracteres y abreviaciones (en **negritas**) de los mismos, empleados para la realización de este trabajo.

L. Largo de la testa: desde el ámbito en el ambulacro III (anterior) al ámbito en el interambulacro 5.

W. Ancho de la testa: Perpendicular al eje antero-posterior.

A-I, A-II, A-III. Largo de los ambulacros: a lo largo de cada radio, desde el margen del peristoma al ámbito (medidos en posición oral).

I-3, I-4, I-5. Largo de los interambulacros: a través del interrradio desde el margen del peristoma al ámbito.

AL-L-IV, ALL-V. Largo de las lúnulas ambulacrales: medidas en la superficie aboral.

ALW-IV, ALW-V. Ancho de las lúnulas ambulacrales: medidas al punto medio de las lúnulas, en la superficie aboral.

ALP-IV, ALP-V. Posiciones de las lúnulas ambulacrales: distancia desde el margen adapical de la lúnula al centro de la madreporita.

PD-III, PD-IV, PD-V. Ancho de los canales de presión de drenaje: distancia máxima entre los surcos alimenticios primarios.

LP1, LP2, LP3, LP4, LP5, LP6, LP7. - Perfil longitudinal: grosor de la testa en 7 puntos equidistantes a lo largo del eje longitudinal, comenzando en el ámbito.

TP1, TP2, TP3. - Perfil transversal: grosor de la testa a lo largo de la mitad izquierda del eje transversal, a mitad del canino a lo largo del eje longitudinal y en el ámbito.

MAXT. - Grosor máximo: grosor vertical máximo de la testa en el eje antero-posterior.

POSMAX. - Posición de grosor máximo: distancia del punto MAXT desde el ámbito anterior.

ANLUNL. - Largo de la lúnula anal: medida en la superficie aboral.

ANLUNW. - Ancho de la lúnula anal: medida en el punto medio de la lúnula, en la superficie aboral.

ANLUNP. - Posición de la lúnula anal: distancia desde el margen adapical de la lúnula anal al centro de la madreporita.

POSAP. - Posición del sistema apical: distancia desde el centro de la madreporita al ámbito en el ambulacro III.

Procedimiento estadístico. Para evaluar las diferencias morfométricas entre los especímenes, estos fueron asignados *a priori* a su taxón de correspondencia, utilizando el criterio de Clark (1940a). Debido a la gran confusión que existe para distinguir entre las especies del Atlántico, y con el objeto de minimizar esta variación dentro del género, los grupos de especies fueron asignados a dos grupos distintos según su distribución geográfica (grupo del Pacífico y grupo del Atlántico). Para el manejo de los datos, se aplicó el programa SPSS (Statistical Package for the Social Sciences), versión 5.01 (Nie *et al.*, 1992) de ordenamiento multivariado, para correlacionar la matriz derivada de la prueba de transformación logarítmica (Log_{10}). Una vez realizado lo anterior, se hizo una matriz estandarizada de los datos, transformándolos en Log_{10} . Con ayuda de la matriz estandarizada de datos, se procedió a obtener los factores de covarianza de acuerdo a los grupos, lo anterior se realizó para evaluar las diferencias morfométricas con nivel de significancia más alto. Después se procedió a realizar un análisis discriminante canónico; este análisis se llevó a cabo con ayuda del programa STATGRAPHICS (versión 4). Para analizar la variación dentro de los grupos y la variación entre los grupos de datos, se realizó un análisis de componentes principales con los factores obtenidos a partir del análisis discriminante canónico. Todo lo anterior fue realizado con un grado de significancia (F) con un grado de confianza de 99.9%, con un error de significancia *P* menor de .0001 (este error de significancia lo da el programa empleado). Este tipo de metodología ha sido aplicada y revisada por Thorpe (1976) y Albrecht (1980).

Elaboración de la clave dicotómica. Para la elaboración de dicha clave, se emplearon principalmente los criterios de Clark (1940a). Para el arreglo sistemático se siguió la propuesta de Smith (1984).

Distribución. Para analizar la distribución geográfica de las especies del género, se tomaron en cuenta los datos de distribución de los ejemplares de las colecciones revisadas, además de los registros bibliográficos que existen para cada una de las especies.

Filogenia. El análisis filogenético se realizó mediante el método de las sistemática filogenética (Henning, 1966; Wiley, 1981; Brooks y McLennan, 1991; Wiley *et al.*, 1991).

Solo se utilizaron caracteres macromorfológicos, según (Wiley, 1981), éstos son cualitativos y desordenados, codificados de forma binaria o multiseriada. En la Tabla 3 se enlistan los caracteres y

estados de carácter, tomados en cuenta para la realización del análisis (terminología de Telford, 1988). En la sección de sistemática, dentro de la diagnosis, se presenta entre paréntesis el número de carácter empleado y su referencia dentro de la diagnosis. El análisis filogenético fue realizado utilizando el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) ver. 3.1.1 (Swofford, 1993) en una computadora Mcintosh LCIII. Se utilizaron 37 caracteres morfológicos, desordenados, binarios (35) y multiestado (2). Se analizaron las siguientes opciones: 1) caracteres: todos desordenados, o sólo el carácter 2 (multiestado) desordenado; 2) optimización: ACCTRAN, DELTRAN; 3) grupo externo: la condición plesiomórfica fue determinada por el estado observado en el género *Leodia*, de acuerdo al método del grupo externo (Nixon y Carpenter, 1993); 4) algoritmo para la construcción del cladograma: búsqueda exhaustiva, utilizando la máxima parsimonia.

Tabla. 3. Caracteres morfológicos empleados para la realización del análisis filogenético del género *Mellita* L. Agassiz. La esquematización de estos caracteres se representan en la Fig. 2. Los números entre paréntesis indican el estado de carácter, 0= plesiomórfico y 1,2= apomórfico.

- 1 Ontogenia de las lúnulas ambulacrales: formadas por muescas en el ámbito (0), formadas por perforación directa de la testa (1).
- 2 presencia (0) ó ausencia (1) de la lúnula III.
- 3 Placas posteriores a la lúnula anal: dos pares de placas posteriores a la lúnula anal (0); tres pares de placas aborales posteriores a la lúnula anal (1).
- 4 Anchura del interambulacro 5: punto más estrecho adyacente o en la región media de la lúnula anal (0); punto más estrecho del interambulacro 5 posterior a la lúnula anal (1).
- 5 Extremo de las espinas de la región anal: substancialmente más largas que las locomotoras (0); más cortas que las espinas locomotoras (1).
- 6 Ejes de las lúnulas: eje antero-posterior longitudinal de las lúnulas posteriores intersectando en la parte media o anterior del sistema apical (0); eje antero-posterior longitudinal de las lúnulas posteriores intersectando en la parte posterior del sistema apical (1).
- 7 Curvatura de las lúnulas: lúnulas posteriores rectas (0); lúnulas ambulacrales posteriores curvadas hacia la línea media (1).
- 8 Campos de espinas geniculadas: campos de espinas geniculadas con lóbulos que penetran dentro de los campos de las espinas locomotoras (0); estrechos, de borde suave que rodean el margen posterior de los surcos ambulacrales del ambulacro II y IV (1).
- 9 Borde de la testa: de forma pentagonal redondeada con largo y ancho casi igual (0); de forma rectangular con bordes redondeados, del 5 al 20% más ancho que largo (1).
- 10 Lúnulas pares anteriores: superficie aboral de las lúnulas, ambulacros II y IV, rodeada por tres placas grandes y una placa pequeña anterior distal, 4 placas grandes y una pequeña posterior (0); superficie aboral de las lúnulas, ambulacros II y IV rodeada por dos placas grandes y una pequeña placa anterior distal, 3 placas grandes y una pequeña posterior (1).
- 11 Curvatura de los petaloides: petaloides I y V rectos (0); petaloides I y V curvados hacia la línea media (1).
- 12 Surcos alimenticios II y IV: después de la bifurcación, la rama principal corre sólo levemente hacia el ámbito y gradualmente converge hacia el radio del ámbito (0); después de la bifurcación, la rama principal del surco alimenticio anterior en el ambulacro II y IV, se torna abruptamente adradial y corre cerca, casi paralelamente al ámbito después de la bifurcación mayor (1).

- 13 Canales de drenaje de presión: entran a las lúnula ambulacrales someramente (0); entran a las lúnulas ambulacrales profunda y anchamente, las áreas de espinas geniculadas entre ellos son prominentes (1).
- 14 Suturas de las lúnulas ambulacrales: suturas de las placas que entran a las lúnulas ambulacrales en ángulo abrupto, casi perpendicular al eje longitudinal de las lúnulas (0); suturas de las placas curvadas anteriormente, que se expanden a lo largo de los lados de las lúnulas antes de entrar a éstas (1).
- 15 Placas basicoronales: el largo de la placa interambulacral menor que o igual al largo de la placa ambulacral (0); placas basicoronales interambulacrales claramente más largas que las ambulacrales (1).
- 16 Canales de drenaje de presión: someros e inconspicuos (0); someros pero bien definidos (1).
- 17 Surcos alimenticios: surcos alimenticios casi rectos y cercanos a las lúnulas ambulacrales (0); surcos alimenticios sinuosos y divergentes (1).
- 18 Posición del periprocto en relación a la lúnula anal: periprocto anterior a la lúnula anal (0); periprocto incluido en el margen anterior de la lúnula anal (1).
- 19 Largo de la lúnula anal (%) con respecto al largo total de la testa: del 32 al 38% (0); del 22 al 27% (1); y del 18 al 19% (2).
- 20 Disyunción del interambulacro par: disyunto por dos pares de placas ambulacrales (0); disyunto por un solo par de placas ambulacrales (1).
- 21 Tamaño de las lúnulas pares posteriores, con respecto a la lúnula anal: mas largas que la lúnula anal (0); más chicas que la lúnula anal (1).
- 22 Posición de la divergencia de los surcos alimenticios en relación a la placa basicoronal: ramas principales de los surcos alimenticios I y V divergentes a la altura de la placa basicoronal (0); ramas principales de los surcos alimenticios I y V que divergen después de la placa basicoronal (1).
- 23 Localización del punto más alto de la testa, con respecto al sistema apical: posterior (0); anterior (1).
- 24 Tamaño de la testa en relación al tamaño de la linterna de Aristóteles: 9-10 veces (0); 5-6 veces (1).
- 25 Forma y grosor de las espinas de los bordes de las lúnulas ambulacrales: cortas, robustas y espatuladas (0); largas, delgadas y en forma de uso (1).

- 26 Posición de los campos de las espinas geniculadas: entre las ramas principales de los surcos alimenticios, ambulacro II y IV (0); distintas áreas de espinas geniculadas alternando con los canales de drenaje de presión (1).
- 27 Ausencia (0) o presencia (1) de espinas locomotoras en los ambulacros II y IV (a la altura del ámbito).
- 28 Areas entre los canales tributarios de drenaje de presión: entran a las lúnulas en forma de mesetas hundidas (0); planas o indistintas (1).
- 29 Máxima altura de la testa localizada exactamente o muy cerca del sistema apical (0); máxima altura ubicada en posición anterior al sistema apical (1).
- 30 Diferenciación de espinas: relativamente indiferenciadas (0); bien diferenciadas (1).
- 31 Extremo de las espinas de la región anal terminado en punta (0); de punta redondeada (1); de punta espatulada (2).
- 32 Borde interno de las lúnulas anteriores: recto (0) o festoneado (1).
- 33 Inserción de las espinas en los campos geniculados de la zona anterior (izquierda y derecha): sin hundimiento (0); con hundimiento (1).
- 34 Ancho de la lúnula anal, con respecto al ancho de las lúnulas anteriores pares: igual (0); mas ancha (1).
- 35 Extensión de la madreporita en el aparato apical: corta (0); alargada (1).
- 36 Ancho del borde anterior de la testa: delgado (0); ancho (1).
- 37 Peristoma reducido (0); no reducido (1).
-

Selección del grupo interno. El grupo interno esta integrado por las especies del género *Mellita*, compartiendo las siguientes sinapomorfias:

- a) lúnulas ambulacrales festoneadas,
- b) lúnula anal alargada,
- c) canales de drenaje de presión que penetran a la lúnula anal,
- d) paso de la primera parte del intestino a través de un canal especial en el macrosistema esponjoso de la testa,
- e) posición del periprocto en ó cerca de los extremos adorales del primer par de las placas post-basicoronales.

Selección del grupo externo. La familia Mellitidae es un grupo que contiene los géneros *Encope* (incluyendo *Mellitella*), *Leodia* y *Mellita*, el taxa más cercano (morfológicamente) a *Mellita* es el género *Leodia*, el cual posee solo una especie válida (*L. sexiesperforata* [Leske]), por tal razón fue seleccionado como grupo externo. Los caracteres que lo definen como grupo externo son:

- a) ambulacros pares separados por dos pares de placas ambulacrales,
- b) lúnulas ambulacrales formadas por perforación directa de la testa durante el desarrollo ontogenético,
- c) largo de las lúnulas pares posteriores mayor al de la lúnula anal,
- d) las ramas principales de los surcos ambulacrales I y V divergen en la placa basicoronal.

RESULTADOS

Sistemática

Orden Clypeasteroidea (L. Agassiz, 1835)

Familia Mellitidae Stefanini, 1911

Género *Mellita* L. Agassiz, 1841

sensu Durham, J. W. 1955: 172.

Diagnosis.- "Testa mediana o grande, delgada y aplanada. Márgenes delgados, contorno redondo o subpentagonal. La altura máxima de la testa, anterior, situada en el aparato apical. Lúnulas ambulacrales pares e interambulacral impar. Lúnulas angostas y alargadas, en el adulto normalmente cerradas. Aparato apical ligeramente anterior. Petaloides bien definidos, cerrados moderadamente. Petaloide anterior ligeramente más abierto que los otros. Petaloide anterior impar y posteriores pares aproximadamente de la misma longitud; petaloides pares anteriores más cortos. Poros externos de cada par ambulacral alargados, no subdivididos. Peristoma francamente anterior. Surcos ambulacrales alimenticios que se bifurcan exactamente por fuera de las placas basicoronales. Lúnula interambulacral posterior que se extiende cerca del peristoma sobre la superficie oral. Periprocto dentro de la parte anterior de la lúnula posterior sobre la superficie oral. Placas basicoronales pequeñas. Interambulacros pares no están en contacto con la hilera basicoronal, separados por un par de placas ambulacrales, con 3 placas basicoronales por columna sobre la superficie oral. Interambulacro posterior en contacto con las placas basicoronales. Periprocto parcialmente dentro de la placa basicoronal interambulacral. Las primeras placas basicoronales posteriores del interambulacro posterior, se extienden hasta cerca de la mitad de la lúnula. Ambulacros con 4 a 6 placas posteriores basicoronales por columna. 4 poros genitales.

Distribución estratigráfica.- del Mioceno al Reciente. Las especies de este género viven en las playas templadas y cálidas de América del Norte y América del Sur".

Mellita isometra Harold y Telford, 1990

(Figuras 3-4, Mapa 1)

Mellita quinquefora. - L. Agassiz y Désor, 1846: 177; Ravenel, 1848: 57.

Mellita mummularis. - Michelin, 1858: 43.

Mellita pentapora. - Lütken, 1864: 312; Clark, 1904: 322; Coe, 1912: 64; Clark y Twitchell, 1915: 63.

Mellita testudinata. - A. Agassiz, 1872-74: 3341; Rathbun, 1879: 12, 1886: 374; Grave, 1902: 183; Lambert y Thiéry, 1921: 876.

Mellita quinquesperforata. - Clark, 1911: 85; Clark, 1940a: 81; Mortensen, 1948: 863; Hyman, 1958: 34; Weihe y Gray, 1968: 295; Ghiold, 1979: 75; Alexander y Ghiold, 1980: 832; Telford, 1983: 274; Telford *et al.*, 1985: 274.

Mellita isometra. - Harold y Telford, 1990: 1002-1005; Hendler *et al.*, 1995: 632.

Descripción. Testa circular o pentagonal redondeada, moderadamente mas ancha que larga; raramente excediendo los 100 mm de largo; punto mas alto de la testa moderadamente anterior al sistema apical; lúnulas anteriores transversas o dirigidas hacia el sistema apical; lúnulas ambulacrales posteriores rectas, ejes longitudinales que se intersectan anteriormente o en el sistema apical; lúnulas pares iguales en tamaño a la lúnula anal; petaloides rectos, el I y V iguales en longitud al petaloide III; ramas principales de los surcos alimenticios muy divergentes y moderadamente sinuosos; surcos tributarios de los canales de drenaje de presión conspicuos, que desembocan en las lúnulas ambulacrales; linterna de Aristóteles relativamente grande, cerca de 1/4 a 1/3 de la longitud de la testa; espinas de la lúnula anal más largas que las locomotoras; placas basicoronales mas largas que las ambulacrales.

Resumen morfométrico (en mm). Alto de la testa de 1.0 a 1.04, raramente hasta 1.11; largo de el ambulacro III de 0.40 a 0.48; posición del ápice de la testa de 0.43 a 0.48; máximo grosor de la testa de 0.11 a 0.18; posición del máximo grosor de la testa de 0.38 a 0.49; largo de la lúnula ambulacral IV de 0.12 a 0.20; ancho de la lúnula ambulacral IV de 0.03 a 0.06; posición de la lúnula ambulacral IV de 0.27 a 0.32; largo de la lúnula anal de 0.17 a 0.25; ancho de la lúnula anal de 0.02 a

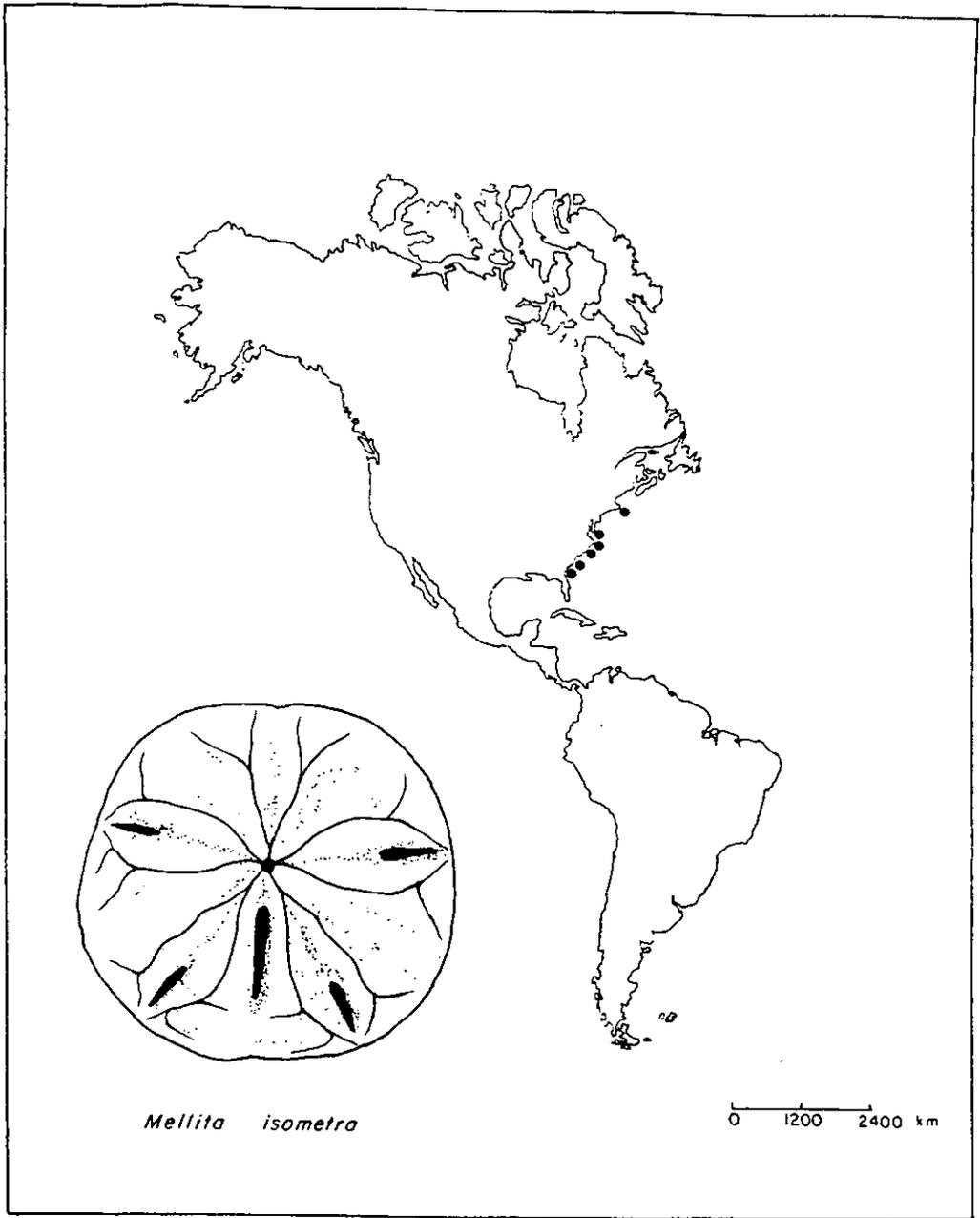
0.06; posición de la lúnula anal de 0.12 a 0.19.

Diagnosis. Testa circular o moderadamente pentagonal (8); posición del máximo grosor de la testa anterior al sistema apical (23); petaloides I, III, V de la misma longitud.

Material examinado. 18 ejemplares, South Carolina, Hilton Head Islands, CAS #103262; 1 ejemplar, South Carolina, Hilton Head Islands, ICMYL-UNAM 4.116.0.

Material tipo. El holotipo esta depositado en el Smithsonian, Washington, D.C., bajo el número de catálogo USNM E37948, Bird Shoal, Beaufort, Carolina del Norte.

Distribución. Costa este de Norte América, desde Nantucket, Massachusetts a Florida (Fort Lauderdale), E.U.A. (Mooi y Harold, 1994) (Mapa 1); habita principalmente en sedimentos silíceos, su distribución batimétrica va de 1 a 15 m.



Mellita isometra

0 1200 2400 km

Mapa 1. Distribución de *Mellita isometra* Harold y Telford, 1990.

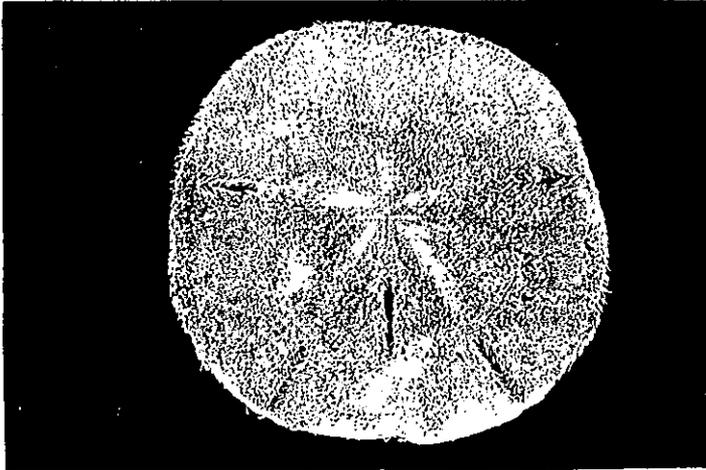


Fig. 3. *Mellita isometra* Harold y Telford, 1990. South Carolina, Hilton Head Islands, ICMYL-UNAM 4.116.0. vista aboral.

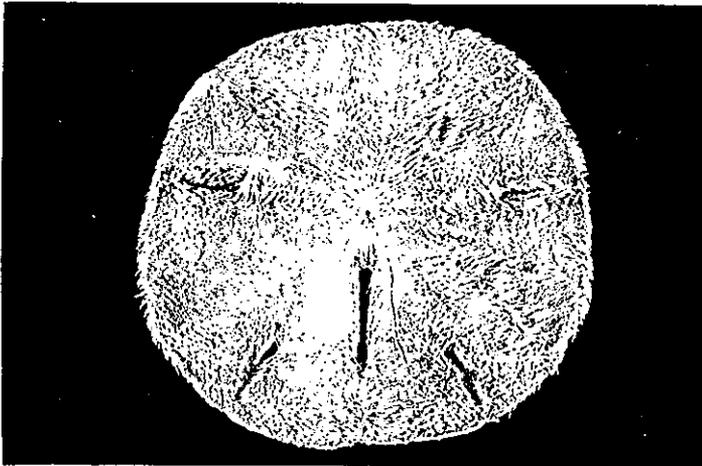


Fig. 4. *Mellita isometra* Harold y Telford, 1990. South Carolina, Hilton Head Islands, ICMYL-UNAM 4.116.0. vista oral.

Mellita tenuis Clark, 1940

(Figuras 5-6, Mapa 2)

Mellita quinquefora.- L. Agassiz y Désor, 1846: 84; Ravenel, 1848: 12.

Mellita mummularis.- Michelin, 1858: 321.

Mellita pentapora.- Lütken, 1864: 123; Clark, 1904: 32; Coe, 1912: 321; Clark y Twitchell, 1915: 284.

Mellita testudinata.- A. Agassiz, 1872-74: 212; Rathbun, 1879: 76, 1886: 27; Grave, 1902: 174; Lambert y Thiéry, 1921: 21.

Mellita quinquesperforata.- Clark, 1911: 163; Durham, 1966: 45; Moss y Lawrence, 1972: 173; Serafy, 1979: 382; Lane y Lawrence, 1982: 53.

Descripción. Testa casi circular con margen delgado; arriba de los 150 mm de largo; punto más alto de la testa localizado en una meseta, alrededor o posterior al sistema apical; borde de la testa delgado, ámbito bien definido, parte más delgada del ámbito localizada en interambulacro posterior; lúnulas relativamente cortas y estrechas; lúnulas pares más cortas que la lúnula anal; ejes longitudinales de las lúnulas ambulacrales posteriores que se intersectan en o anteriormente al sistema apical; lúnulas pares posteriores rectas; petaloides rectos, petaloides I y V aproximadamente 20% más largos que el petaloide III; canales principales de los surcos alimenticios muy divergentes y moderadamente sinuosos; surcos tributarios de los canales de drenaje de presión conspicuos, desembocan en las lúnulas ambulacrales; linterna de Aristóteles muy pequeña, diámetro 1/10 con respecto al largo total de la testa; peristoma no reducido; espinas de la lúnula anal más largas que las locomotoras; placas basicoronales más largas que las ambulacrales.

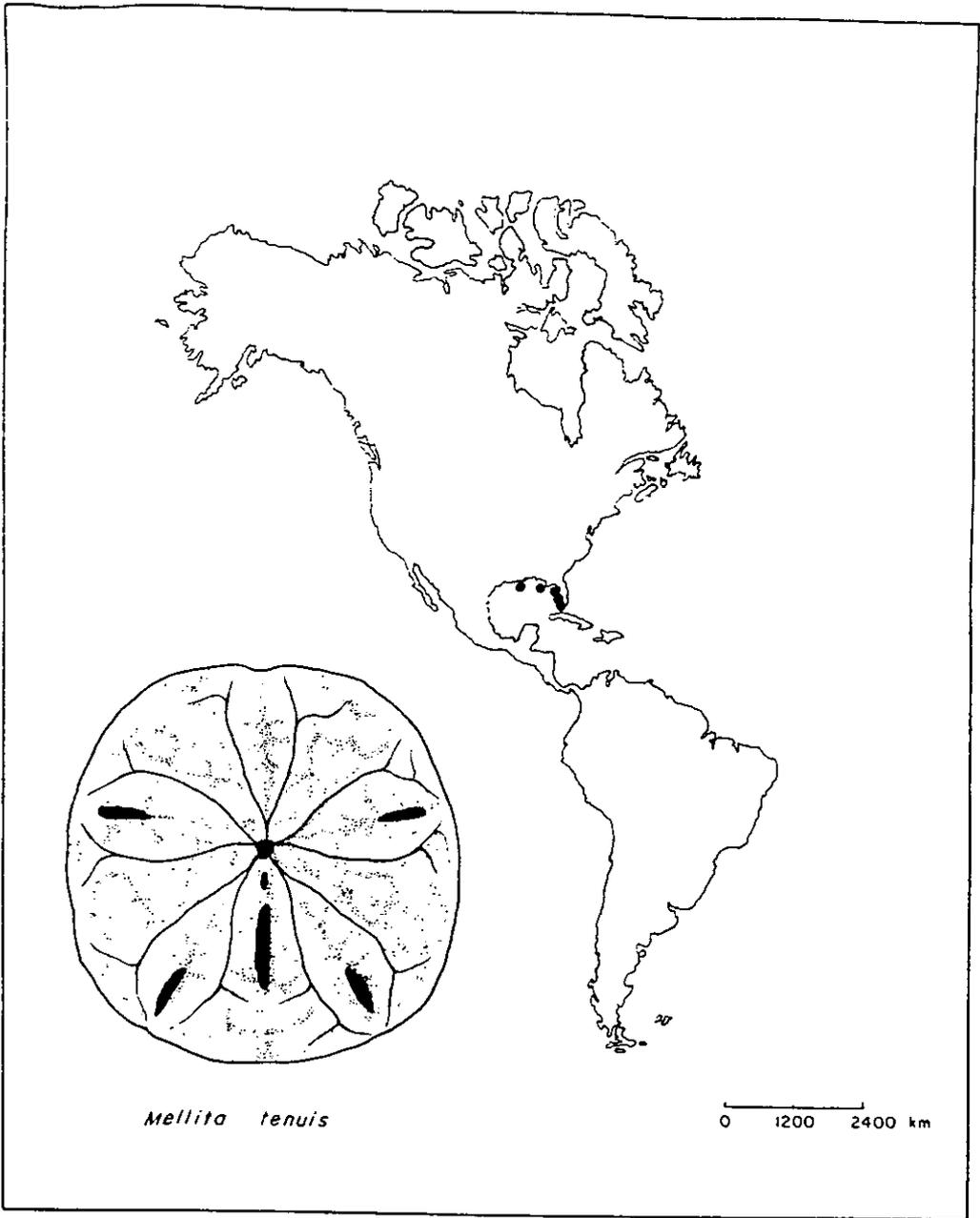
Resumen morfométrico (en mm). Alto de la testa de 1.0 a 1.09; largo de el ambulacro III de 0.42 a 0.46; posición del ápice de la testa de 0.43 a 0.49; máximo grosor de la testa de 0.09 a 0.12; posición del máximo grosor de la testa de 0.44 a 0.54; largo de la lúnula ambulacral IV de 0.05 a 0.14; ancho de la lúnula ambulacral IV de 0.02 a 0.04; posición de la lúnula ambulacral IV de 0.28 a 0.34; largo de la lúnula anal de 0.14 a 0.23; ancho de la lúnula anal de 0.02 a 0.08; posición de la lúnula anal de 0.12 a 0.21.

Diagnosis. Borde de la testa circular (9); punto más alto de la testa localizado en o posteriormente al sistema apical en una "ancha meseta" (23); petaloides I y V mas largos que el III; diámetro de la linterna de Aristóteles 1/10 del largo total de la testa (24).

Material examinado. 2 ejemplares, Tampa Bay, Florida, E.U.A., ICMYL-UNAM 4.89.2; 2 ejemplares Sea Horse Key, Cedar Keys, Florida, ICMYL-UNAM 4.89.1; 1 ejemplar, (sin localidad), ICMYL-UNAM 4.89.0; 4 ejemplares, Fort Meyer Beach, Lee County, Florida, CAS # 08742; 11 ejemplares, Tampa Bay, Florida, Colección particular de Martínez Jasso, C; 25 ejemplares, Isla Arena, Alabama, USNM E15913.

Material tipo. Clark (1940a) designó el holotipo que se encuentra depositado en el Smithsonian, Washington, D.C., bajo el número de catálogo USNM E5656, Sanibel Island, Florida, E.U.A.

Distribución. Noreste del Golfo de México (A. Agassiz, 1872-74), desde el sur de Florida (Naples) al oeste de Louisiana (Dulac Beach) (Moss y Lawrence, 1982; Serafy, 1979; Lane y Lawrence, 1982). Se traslapa muy moderadamente en sus zonas de distribución con *M. quinquesperforata* en la región del delta del Mississippi (Mapa 2). Habita principalmente sobre sedimentos de sílice, su distribución batimétrica va desde la zona de intermareal a los 3 m de profundidad.



Mapa 2. Distribución de *Mellita tenuis* Clark, 1940.

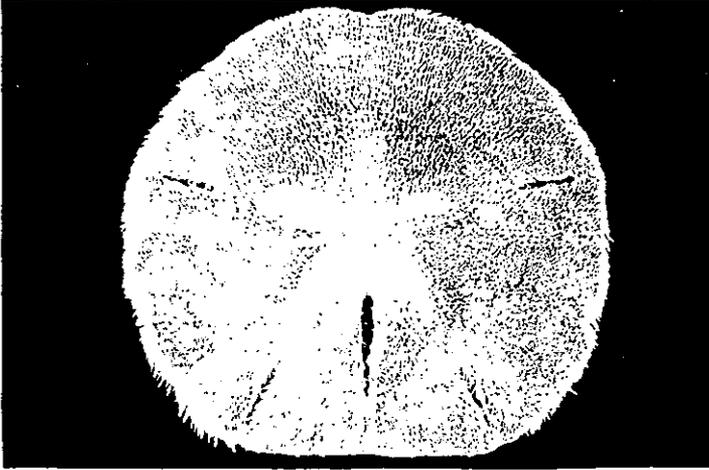


Fig. 5. *Mellita tenuis* Clark, 1940. Tampa Bay, Florida, E.U.A., ICMyl-UNAM
4.89.2, vista aboral

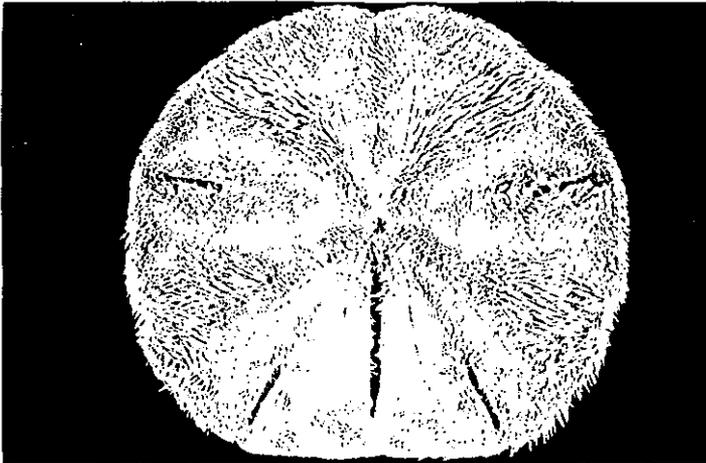


Fig. 6. *Mellita tenuis* Clark, 1940. Tampa Bay, Florida, E.U.A., ICMyl-UNAM
4.89.2, vista oral.

Mellita quinquiesperforata (Leske, 1778)

(Figuras 7-8, Mapa 3)

Echinodiscus quinquies perforatus. - Leske, 1778: 197.

Echinus pentaporus. - Gmelin, 1788: 3189.

Clypeaster pentaporus. - Lamarck, 1801: 349.

Scutella quinquefora. - Lamarck, 1816: 9.

Scutella pentapora. - Blainville, 1830: 223.

Mellita quinquefora. - L. Agassiz, 1841: 36.

Mellita testudinata. - L. Agassiz, 1841: 40.

Mellita mummularia. - L. Agassiz y Desor, 1847: 139.

Mellita testudinea. - Gray, 1855: 22.

Mellita pentapora. - Lütken, 1864: 107.

Mellita quinquiesperforata. - Clark, 1911: 599.

Mellita quinquiesperforatus. - Clark, 1925: 174.

Mellita lata. - Clark, 1940: 437.

Mellita latiambulacra. - Clark, 1940: 439.

Descripción. Testa rectangular, mucho más ancha que larga (9-29%); largo máximo de la testa por arriba de los 100 mm; punto más alto de la testa muy anterior al sistema apical, curvándose abruptamente hacia abajo en dirección al margen anterior; la orientación de las lúnulas anteriores varia desde muy transversales a casi paralelas con respecto a las lúnulas posteriores; eje longitudinal de las lúnulas posteriores intersecta posteriormente al sistema apical en el eje antero-posterior de la testa; lúnulas posteriores curvadas hacia la línea media; lúnula anal más larga que las lúnulas anteriores y posteriores; petaloides I y V rectos; ramas principales de los surcos alimenticios muy divergentes y moderadamente sinuosos; surcos tributarios de los canales de drenaje de presión, se insertan a las lúnulas ambulacrales conspicuamente; linterna de Aristóteles grande, de 1/5 a 1/4 del diámetro de la testa; espinas robustas, especialmente las que rodean a las lúnulas ambulacrales por la parte aboral, las cuales poseen forma de remo; espinas del borde aboral de la lúnula anal más cortas que las espinas orales de función locomotora; placas interambulacrales basicoronaes más largas que las ambulacrales.

Resumen morfométrico (en mm). Alto de la testa de 1.09 a 1.29; largo de el ambulacro III de 0.38 a 0.46; posición del ápice de la testa de 0.35 a 0.49; máximo grosor de la testa de 0.10 a 0.15; posición del máximo grosor de la testa de 0.29 a 0.46; largo de la lúnula ambulacral IV de 0.13 a 0.27; ancho de la lúnula ambulacral IV de 0.03 a 0.06; posición de la lúnula ambulacral IV de 0.22 a 0.37; largo de la lúnula anal de 0.17 a 0.33; ancho de la lúnula anal de 0.03 a 0.06; posición de la lúnula anal de 0.11 a 0.20.

Diagnosis. Perfil anterior de la testa marcadamente inclinado; posición del máximo grosor de la testa generalmente anterior al sistema apical (23); testa muy ancha (9); espinas espatuladas únicamente en los márgenes aborales de las lúnulas (25).

Material examinado. 2 ejemplares, Tamaulipas, ICMyL-UNAM 4.87.28; 1 ejemplar, Tuxpan, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.20; 2 ejemplares, Tampico, Tamaulipas, ICMyL-UNAM 4.87.4; 2 ejemplares, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.19; 21 ejemplares, Tuxpan, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.18; 20 ejemplares, Barra del Río, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.6; 4 ejemplares, Tecolutla, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.12; 2 ejemplares, Barra Sur, Tuxpan, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.25; 2 ejemplares, Tuxpan, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.17; 6 ejemplares, Tuxpan, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.15; 19 ejemplares Barra de Zontecomapan, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.0; 1 ejemplar, Playa Mocambo, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.26; 4 ejemplares, Playa de Tuxpan, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.16; 28 ejemplares, Boca del Río, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.1; 5 ejemplares, Playa Escondido, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.24; 1 ejemplar, Playa Mocambo, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.23; 73 ejemplares, Playa Norte, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.2; 5 ejemplares, Las Escolleras, Tamaulipas, ICMyL-UNAM 4.87.22; 1 ejemplar, Golfo de México, ICMyL-UNAM 4.87.21; 1 ejemplar, Barra Norte, Tuxpan, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.27; 43 ejemplares, Nautla, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.5; 24 ejemplares, Playa Mocambo, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.7; 7 ejemplares, Playa Mocambo, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.11; 6 ejemplares, Playa Norte, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.8; 3 ejemplares, Playa Mocambo, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.10; 46 ejemplares, Nautla, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.9; 86 ejemplares, Playa Las Cabañas, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.29; 4 ejemplares, Playa Norte, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.13; 10 ejemplares, Playa Lauro Villar, Matamoros, Tamaulipas, ICMyL-UNAM 4.87.30;

3 ejemplares, Tuxpan, Veracruz, ICMYL-UNAM 4.87.31; 24 ejemplares, Playa de Costa Verde, Veracruz, ICMYL-UNAM 4.87.14; Costa Rica, USNM E5655; 1 ejemplar, Sao Paulo, Brasil, USNM E536; 1 ejemplar, Cartagena, Colombia, USNM E8091; 1 ejemplar, Puerto Rico, USNM E6609. **NUEVOS REGISTROS:** 1 ejemplar, Playón Mexiquillo, México, ICMYL-UNAM 4.87.32; 8 ejemplares, Playón Mexiquillo, México, ICMYL-UNAM 4.87.33; 1 ejemplar.

Material tipo. Recientemente, Mooi y Harold (1994) nombraron un neotipo de esta especie, el cual se encuentra depositado en la California Academy of Sciences, Invertebrate Zoology (CASIZ), bajo el número de catálogo: 096152.

Distribución. Golfo de México, Centro y Sud América, desde el delta del Río Mississippi, a todo lo largo de la costa de Centro y Sud América, hasta el sur de Brasil (Mooi y Harold, 1994); Puerto Rico; Jamaica (Clark, 1940); República Dominicana; Trinidad Tobago. Habita generalmente sobre sedimentos terrígenos silíceos, a profundidades de 1 a 3 m, alrededor de la zona de rompiente. Según la distribución de los ejemplares analizados de las diferentes colecciones, existe un leve traslape en las zonas de distribución de *Mellita quinquesperforata* y *M. temis* en la región del delta del Mississippi (Mapa 3).



Mapa 3. Distribución de *Mellita quinquesperforata* (Leske, 1778).

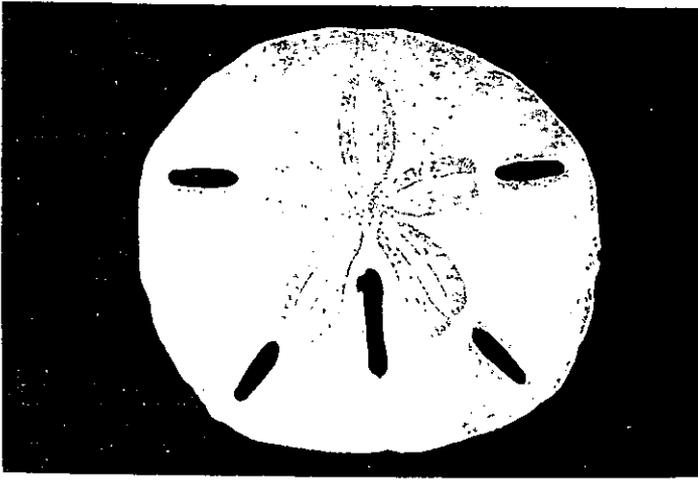


Fig 7 *Mellita quinquesperforata* (Leske, 1778). Barra del Río, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.6; vista aboral

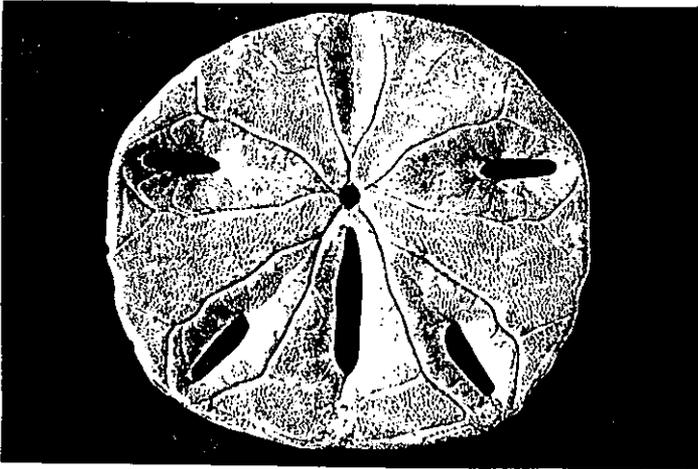


Fig 8. *Mellita quinquesperforata* (Leske, 1778). Barra del Río, Veracruz, ICMyL-UNAM 4.87.6; vista oral

***Mellita notabilis* Clark, 1947**

(Figuras 9-10, Mapa 4)

Mellita notabilis.- Durham, 1961: 65; Harold y Telford, 1990: 1020; Solís-Marín *et al.*, 1993: 139; Buitrón y Solís-Marín, 1993: 389.

Mellita eduardobarrosoi.- Caso, 1980a: 157; 1980b: 93; Ortiz, 1984: 11.

Descripción. Testa ligeramente más ancha que larga (11-19%), contorno redondeado anteriormente y truncado posteriormente; largo de la testa mayor a los 70 mm; punto más alto de la testa localizado anteriormente al sistema apical; lúnulas I y V más largas que las lúnulas II y IV; lúnulas ambulacrales posteriores curvadas hacia la línea media de la testa, eje longitudinal de las lúnulas posteriores que se intersecta posteriormente al sistema apical; petaloídes I y V más largos que el petaloíde III y curvados hacia la línea media de la testa; surcos alimenticios muy divergentes y extremadamente sinuosos; la característica más sobresaliente es la gran profundidad de los canales de drenaje de presión que llegan a las lúnulas ambulacrales, lo cual le da a los márgenes de las lúnulas (oral y aboralmente) una apariencia festoneada e irregular, espinas de los márgenes aborales de la lúnula anal más cortas que las locomotoras; placas basicoronales interambulacrales más largas que las ambulacrales.

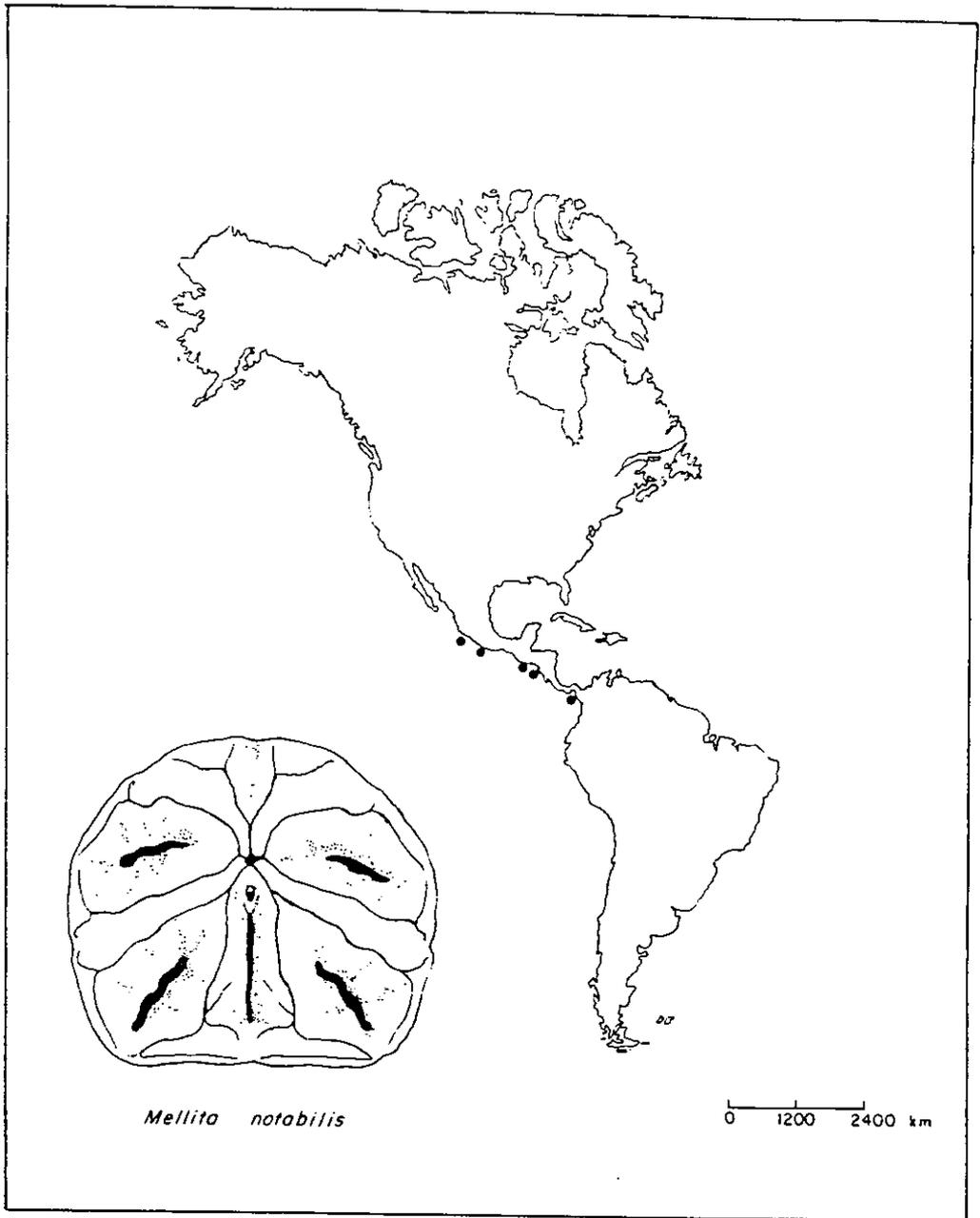
Resumen morfométrico (en mm). Alto de la testa de 1.11 a 1.19; largo de el ambulacro III de 0.35 a 0.39; posición del ápice de la testa de 0.42 a 0.45; máximo grosor de la testa de 0.10 a 0.13; posición del máximo grosor de la testa de 0.25 a 0.37; largo de la lúnula ambulacral IV de 0.18 a 0.22; ancho de la lúnula ambulacral IV de 0.02 a 0.03; posición de la lúnula ambulacral IV de 0.23 a 0.26; largo de la lúnula anal de 0.23 a 0.37; ancho de la lúnula anal de 0.02 a 0.03; posición de la lúnula anal de 0.09 a 0.13.

Diagnóstico. Canales de drenaje de presión muy marcados y hundidos (16); lúnulas festoneadas (32); combinación de los siguientes caracteres: testa muy ancha (9), lúnulas largas (21) y muy divergentes (6), canales alimenticios muy sinuosos (12).

Material examinado. 2 ejemplares, Playa Copa Cabana, Acapulco, Guerrero, ICMyL-UNAM 4.42.4; 2 ejemplares, El Revolcadero, Acapulco, Guerrero, ICMyL-UNAM 4.42.1; 1 ejemplar, Tapachula, Chiapas, ICMyL-UNAM 4.42.3; 1 ejemplar, Playa Encantada, Guerrero, ICMyL-UNAM 4.42.2; 4 ejemplares, Playa San Benito, Tapachula, Chiapas, ICMyL-UNAM 4.42.0; 2 ejemplares, Playón Mexiquillo, Michoacán, ICMyL-UNAM 4.88.3; 1 ejemplar, República del Salvador, ICMyL-UNAM 4.88.0; 1 ejemplar, Playa Encantada, Guerrero, ICMyL-UNAM 4.88.1; 1 ejemplar, Tapachula, Chiapas, ICMyL-UNAM 4.88.2; 1 ejemplar, Faro de Bucerías, Michoacán, ICMyL-UNAM 4.88.4; 4 ejemplares, Playa Azul, Michoacán, ICMyL-UNAM 4.88.7; 1 ejemplar, Playa Azul, Michoacán, ICMyL-UNAM 4.88.6; 1 ejemplar, Playa Troncones, Guerrero, ICMyL-UNAM 4.88.5; 17 ejemplares, Playa Azul, Michoacán, ICMyL-UNAM 4.88.8; 4 ejemplares, Playa Azul, Michoacán, USNM E32470.

Material tipo. El ejemplar tipo se encuentra depositado en Los Angeles County Museum, con el número de catálogo: LACM 1123.

Distribución. Costa central oeste de México (Playa Encantada y Playa del Revolcadero, Acapulco, Gro., Playa San Benito, Tapachula, Chiapas) y América Central, incluyendo El Salvador, Nicaragua y Panamá (Durham, 1961; Harold y Telford, 1990). Su distribución se traslapa con la de *M. longifissa* (Mapa 4). Habita en sedimentos silíceos, en este trabajo se reporta su intervalo batimétrico que va desde la línea intermareal a los 3 m.



Mapa 4. Distribución de *Mellita notabilis* Clark, 1947.

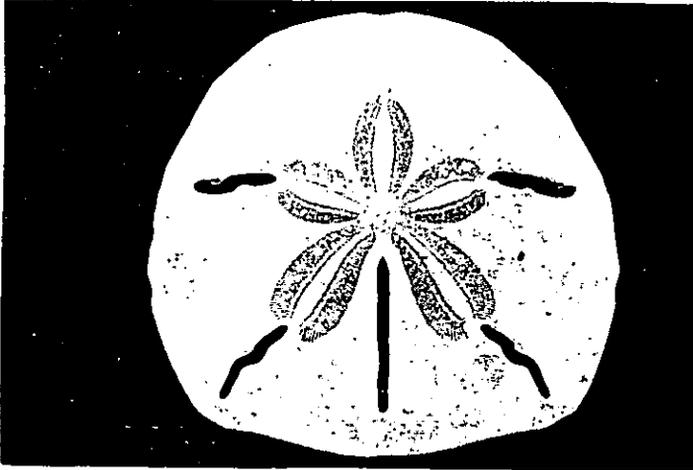


Fig 9 *Mellita notabilis* Clark, 1947 República del Salvador, ICMYL-UNAM
4.88.0, vista aboral

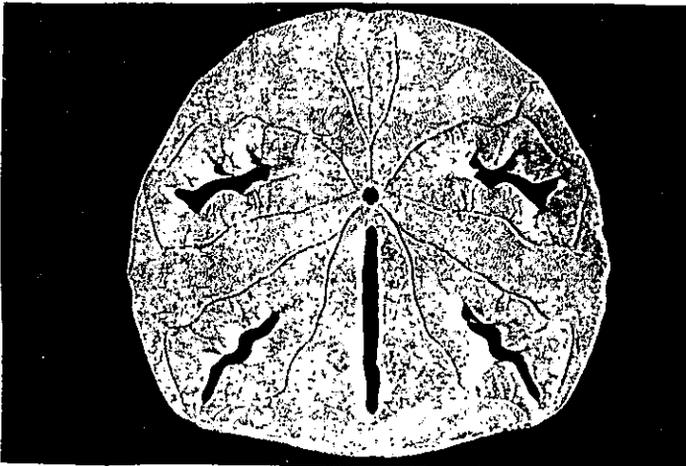


Fig 10 *Mellita notabilis* Clark, 1947 República del Salvador, ICMYL-UNAM
4.88.0, vista oral

***Mellita kanakoffi* Durham, 1961**

(Figuras 11-12, Mapa 5)

Mellita kanakoffi.- Durham, 1961: 51; Harold y Telford, 1990: 1023.

Descripción. Testa moderadamente más ancha que larga (4-8%), contorno de la testa de subrectangular a circular; largo de la testa por arriba de los 107.2 mm (de acuerdo a Durham, 1961); el punto más alto de la testa moderadamente anterior al sistema apical; lúnulas ambulacrales elongadas, aproximadamente iguales en lo largo; eje longitudinal de las lúnulas posteriores que se intersecta posteriormente al sistema apical; lúnulas ambulacrales posteriores y petaloides I y V curvados hacia la línea media; petaloides I, III y V del mismo largo.

Resumen morfométrico (en mm). Alto de la testa de 1.04 a 1.08; largo de el ambulacro III de 0.42 a 0.45; posición del ápice de la testa de 0.48 a 0.51; máximo grosor de la testa de 0.08 a 0.11; posición del máximo grosor de la testa de 0.38 a 0.48; largo de la lúnula ambulacral IV de 0.16 a 0.20; ancho de la lúnula ambulacral IV de 0.02 a 0.03; posición de la lúnula ambulacral IV de 0.21 a 0.27; largo de la lúnula anal de 0.25 a 0.31; ancho de la lúnula anal de 0.02 a 0.03; posición de la lúnula anal de 0.08 a 0.14.

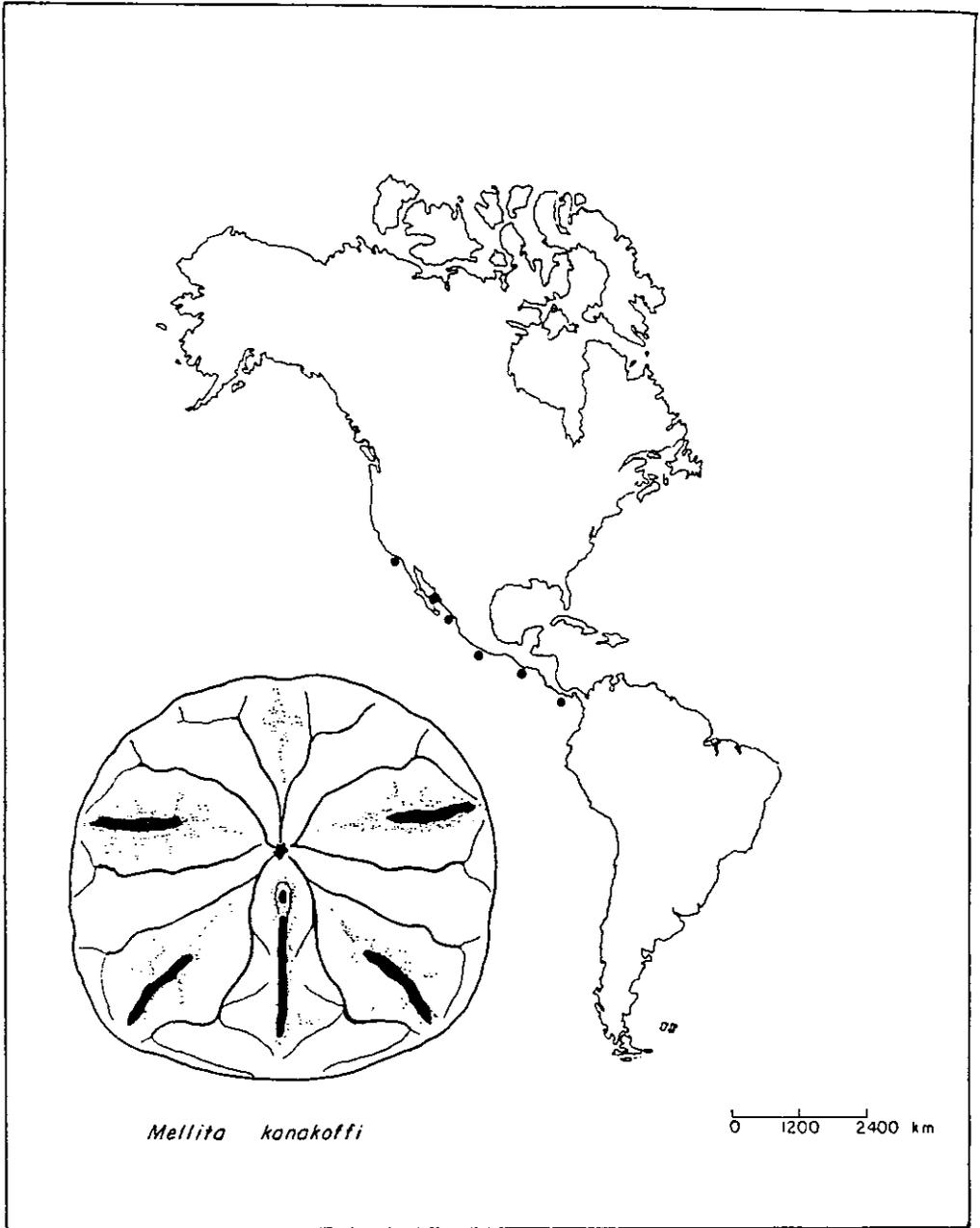
Diagnosis. Combinación de los caracteres: margen de la testa sinuoso; lúnula anal elongada (19) y surcos alimenticios divergentes (6) y sinuosos (12).

Material examinado.; 2 ejemplares, Costa Rica, Playa Tamarindo, CAS # 103107; 1 ejemplar, Costa Rica, Punta Arenas, CAS no catalogado; 10 ejemplares, Palos Verdes, California (fósiles), LACMIP 66-2; 1 ejemplares, Palos Verdes, California (Holotipo, fósil), LACMIP 1121; 1 ejemplar, Playa Huatabampito, Sonora, ICMYL-UNAM 4.60.0

Material tipo. El holotipo se encuentra depositado en Los Angeles County Museum, Invertebrate Paleontology section, con el número de catálogo: LACMIP 1121. La localidad tipo es,

New Port Beach, New Port Bay Mesa, Orange County, California, en la Formación Arena Palos Verdes.

Distribución. Se conoce desde Guaymas, Sonora, hasta Panamá (Durham, 1961; Harold y Telford, 1990), el registro fósil de la especie pertenece al Pleistoceno Tardío de Newport Beach y Wilmington, California, esta especie comparte su área de distribución con *M. longifissa* y *M. grantii* (Mapa 5).



Mapa 5. Distribución de *Mellita kanakoffi* Durham, 1961.

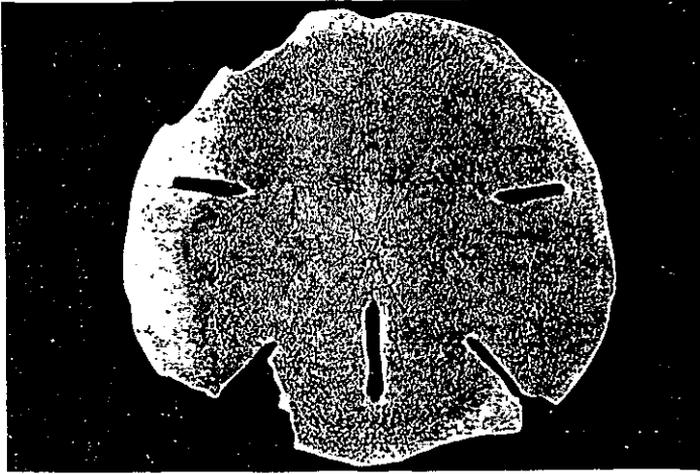


Fig. 11. *Mellita kanakoffi* Durham, 1961. Playa Huatabampito, Sonora, ICMYL-UNAM 4 60 0; vista aboral

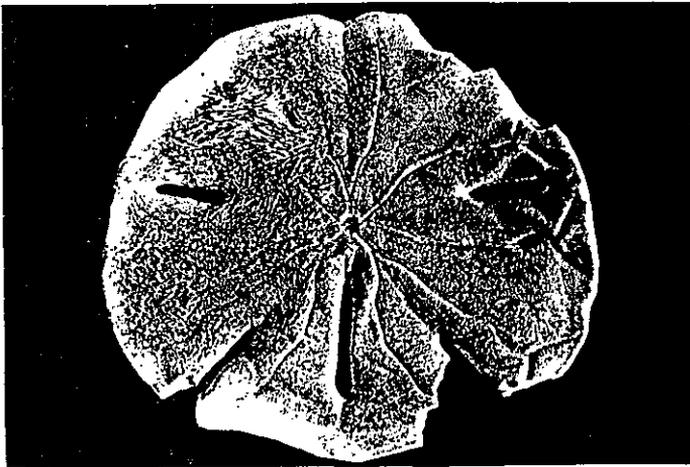


Fig. 12. *Mellita kanakoffi* Durham, 1961. Playa Huatabampito, Sonora, ICMYL-UNAM 4 60 0; vista oral.

Mellita longifissa Michelin, 1858

(Figuras 13-14, Mapa 6)

Mellita longifissa. - Verrill, 1868: 677; 1871: 492; Caso, 1946: 65; Durham, 1961: 32; Harold y Telford, 1990: 1007.

Descripción. Testa más ancha que larga (11-21%); largo de la testa arriba de los 75 mm; domo de la testa bajo; parte más ancha de la testa situada anteriormente del sistema apical, margen anterior de la testa curvado suavemente hacia el frente; todas las lúnulas pares largas, delgadas y curvadas, la lúnula anal rodeada por 7 a 8 placas aboralmente (de 5 a 6 en otras especies); eje longitudinal de las lúnulas posteriores intersectándose posteriormente al sistema apical; lúnulas ambulacrales posteriores curvadas hacia la línea media; petaloides posteriores marcadamente curvados hacia la línea media de la testa; surcos alimenticios que no se divergen fuertemente, canales de drenaje de presión someros e inconspicuos, los canales tributarios no llegan a las lúnulas ambulacrales; espinas del margen aboral de la lúnula anal más cortas que las locomotoras (orales); placas basicoronales interambulacrales menos largas o iguales a las placas ambulacrales.

Resumen morfométrico (en mm). Alto de la testa de 1.11 a 1.21; largo de el ambulacro III de 0.36 a 0.46; posición del ápice de la testa de 0.43 a 0.53; máximo grosor de la testa de 0.10 a 0.14; posición del máximo grosor de la testa de 0.41 a 0.48; largo de la lúnula ambulacral IV de 0.20 a 0.30; ancho de la lúnula ambulacral IV de 0.02 a 0.04; posición de la lúnula ambulacral IV de 0.22 a 0.28; largo de la lúnula anal de 0.23 a 0.43; ancho de la lúnula anal de 0.02 a 0.05; posición de la lúnula anal de 0.08 a 0.14.

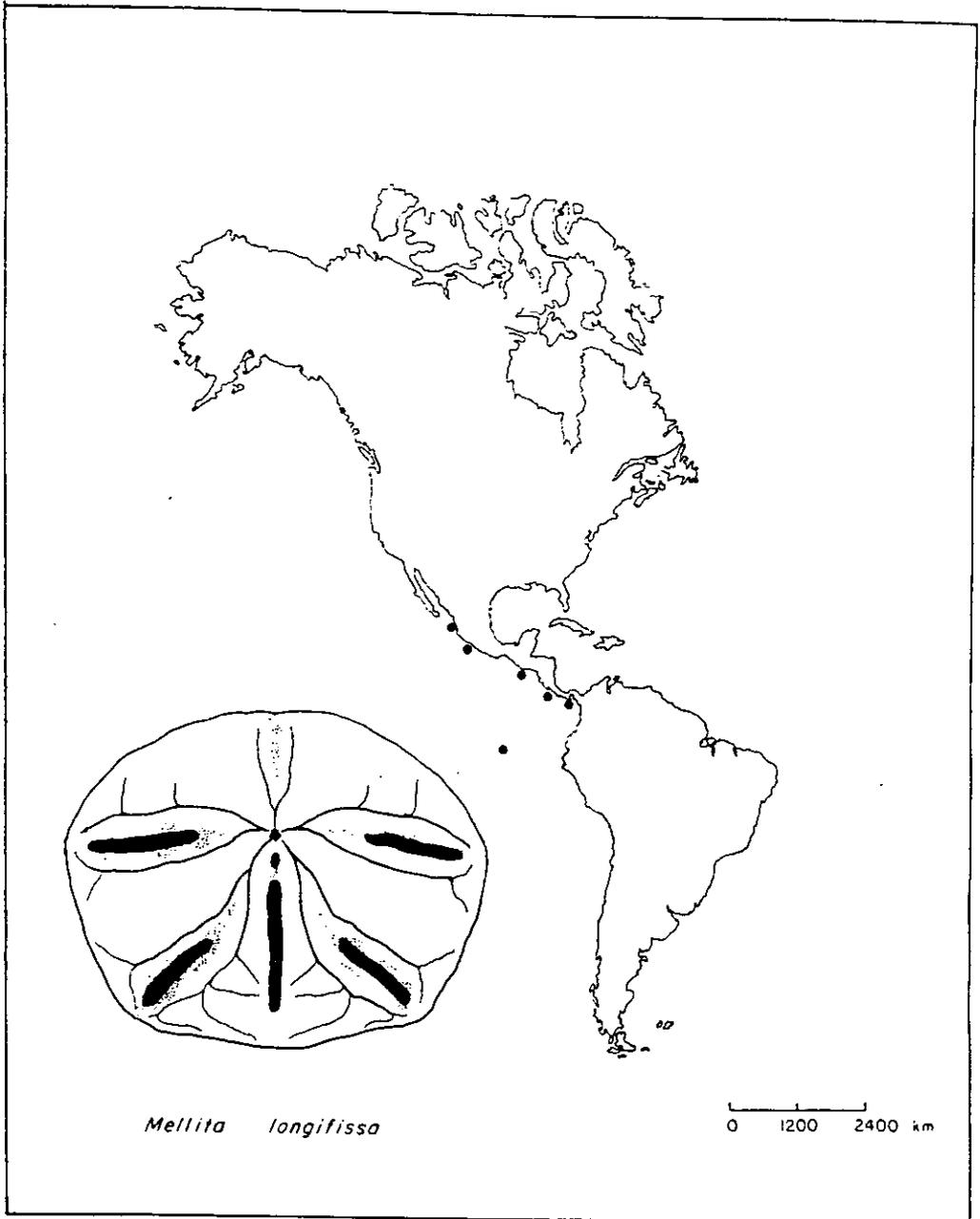
Diagnosis. Lúnula anal muy larga, arriba del 43% del largo total de la testa, margen anterior de la lúnula anal casi en contacto con el sistema apical (19); petaloides posteriores curvados hacia la línea media (11); surcos alimenticios muy estrechos y divergentes, levemente sinuosos (17).

Material examinado. 116 ejemplares, Puerta del Mar, Cuyutlán, Colima, ICMyL-UNAM 4.41.9; 57 ejemplares, Cuyutlán, Colima, ICMyL-UNAM 4.41.0; 8 ejemplares, Tapachula, Chiapas,

ICMyL-UNAM 4.41.2; 7 ejemplares, Playa San Benito, Tapachula, Chiapas, ICMyl-UNAM 4.41.1; 2 ejemplares, República del Salvador, ICMyl-UNAM 4.41.7; 3 ejemplares, Playa La Ropa Zihuatanejo, Guerrero, ICMyl-UNAM 4.41.3; 6 ejemplares, Playa San Benito, Tapachula, Chiapas, ICMyl-UNAM 4.41.5; 8 ejemplares, Cuyutlán, Colima, ICMyl-UNAM 4.41.8; 21 ejemplares, Puerta del Mar, Cuyutlán, Colima, ICMyl-UNAM 4.41.11; 2 ejemplares, Playa del Almacén, Zihuatanejo, Guerrero, ICMyl-UNAM 4.41.3.

Material tipo. No existe. Durham (1961) ilustra en su trabajo un hipotipo de esta especie que se encuentra depositado en la California Academy of Sciences, San Francisco California con el número de catálogo: CAS 12369, la morfología de este ejemplar esta acorde con la primera descripción de la especie que hizo Michelin (1858).

Distribución. Desde el Pacífico central de México hasta Panamá, incluyendo las islas Galápagos (Caso, 1946; Durham, 1961; Harold y Telford, 1990). Mortensen (1948) coloca su límite sur hasta Ecuador, y Clark (1948) menciona su límite norte en la costa oeste de Baja California en la Bahía San Juanico (Mapa 6). Habita en sedimentos de sílice en la zona intermareal, el límite batimétrico de distribución de esta especie se establece a los 5 m.



Mapa 6. Distribución de *Mellita longifissa* Michelin, 1858.

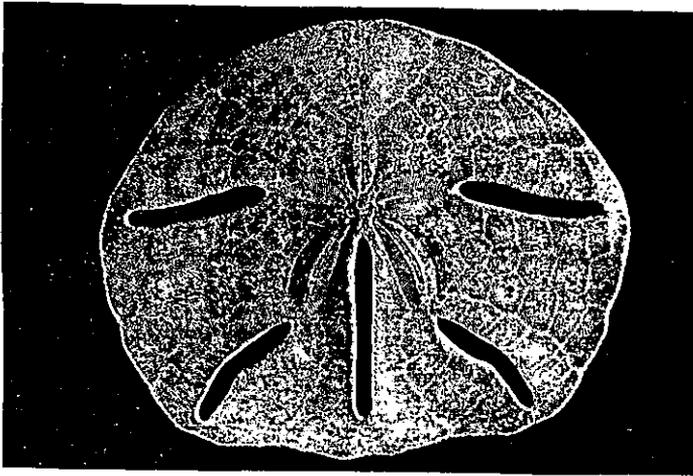


Fig. 13 *Mellita longifissa* Michelin, 1858 Puerta del Mar, Cuyutlán, Colima, ICMYL-UNAM 4-41.9; vista aboral.

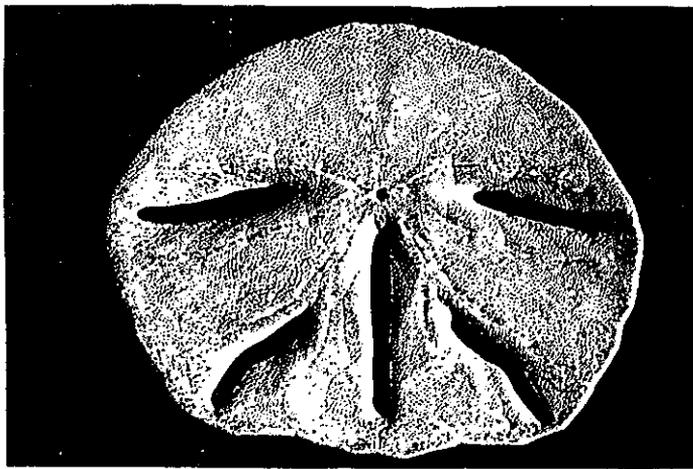


Fig. 14 *Mellita longifissa* Michelin, 1858 Puerta del Mar, Cuyutlán, Colima, ICMYL-UNAM 4-41.9; vista oral

Mellita grantii Mortensen, 1948

(Figuras 15-16, Mapa 7)

Mellita grantii.- Durham, 1961: 55; Ebert y Dexter, 1976: 271; Caso, 1980b: 77; Harold y Telford, 1990: 1018.

Descripción. Testa relativamente pequeña (raramente excede los 50 mm); moderadamente más ancha que larga (1-10%), subrectangular; parte más alta de la testa localizada en el sistema apical; eje longitudinal de las lúnulas posteriores que se intersecta posteriormente al sistema apical; lúnulas ambulacrales posteriores curvadas hacia la línea media; lúnula anal que se extiende anteriormente hasta el principio de los petaloides posteriores; petaloides relativamente pequeños, con el petaloide III ocupando el 12% aproximadamente del largo de la testa; los petaloides I y V se curvan hacia la línea media de la testa; surcos alimenticios muy similares a *M. longifissa*, pero no son divergentes y sinuosos; canales de drenaje de presión someros e inconspicuos, sin canales tributarios que lleguen hasta las lúnulas ambulacrales; el periprocto se localiza a la mitad del espacio entre el margen de la lúnula anal y el peristoma; poca diferenciación de las espinas del cuerpo, solo las espinas del margen aboral de la lúnula anal son más cortas que las locomotoras; placas basicoronales interambulacrales de menor tamaño o iguales a las ambulacrales.

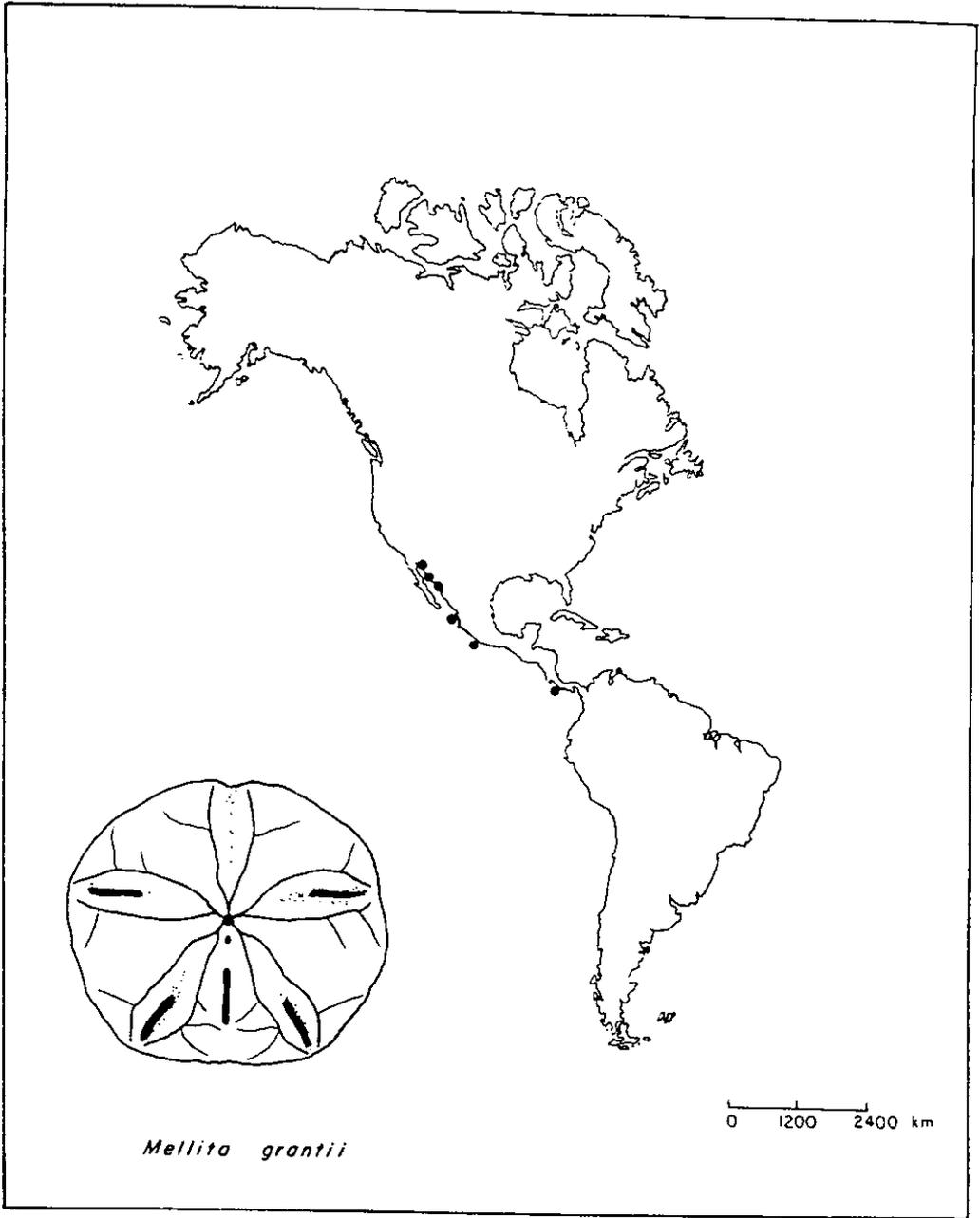
Resumen morfométrico (en mm). Alto de la testa de 1.01 a 1.10; largo de el ambulacro III de 0.44 a 0.47; posición del ápice de la testa de 0.46 a 0.51; máximo grosor de la testa de 0.10 a 0.15; posición del máximo grosor de la testa de 0.41 a 0.50; largo de la lúnula ambulacral IV de 0.12 a 0.19; ancho de la lúnula ambulacral IV de 0.02 a 0.04; posición de la lúnula ambulacral IV de 0.27 a 0.32; largo de la lúnula anal de 0.18 a 0.23; ancho de la lúnula anal de 0.02 a 0.04; posición de la lúnula anal de 0.15 a 0.22.

Diagnosis. Máximo grosor de la testa localizado en el sistema apical (29); periprocto localizado anteriormente de la lúnula anal, sin entrar en contacto con ella (18). Estas dos características al parecer, son suficientes para distinguir entre *M. grantii* y *M. longifissa*, aún cuando se estén identificando juveniles, que es cuando se cae en el error de confundir a estas dos especies.

Material examinado. 29 ejemplares, Playa El Pescador, Alto Golfo de California, ICMYL-UNAM 4.43.5; 2 ejemplares, Bahía de Yavaros, Sonora, ICMYL-UNAM 4.43.0; 2 ejemplares, Mazatlán, Sinaloa, ICMYL-UNAM 4.43.4; 7 ejemplares, Puerto Peñasco, Sonora, ICMYL-UNAM 4.43.1; 12 ejemplares, Laguna de Yavaros, Sonora, ICMYL-UNAM 4.43.2; 3 ejemplares, San Felipe, Golfo de California, ICMYL-UNAM 4.43.3; 1 ejemplar, Bahía de La Paz, Baja California Sur, ICMYL-UNAM 4.43.8; 4 ejemplares, Mazatlán, Sinaloa, ICMYL-UNAM 4.43.6; 12 ejemplares, Mazatlán, Sinaloa, ICMYL-UNAM 4.43.7; 3 ejemplares, Bahía de Los Angeles, Golfo de California, USNM 8988; 1 ejemplar, Sonora (31°19'24", 113°35'30"), USNM E31562; 15 ejemplares, Bahía Adair, Sonora, Golfo de California, USNM E28226.

Material tipo. El holotipo está depositado en el Zoologisk Museum de Copenhagen, Dinamarca; el número de catálogo es: ZMUC EE220-1, recolectado en San Felipe, Baja California, México.

Distribución. Desde la parte norte del Golfo de California, hasta Panamá (Durham, 1961; Ebert y Dexter, 1976; Caso, 1980b; Harold y Telford, 1990). Se distribuye alopatricamente hacia el sur del Golfo de California con *M. longifissa* o *M. kanakoffi* (Mapa 7). Habita la zona intermareal en un tipo de sedimento de sílice, el límite batimétrico de distribución de esta especie se establece a los 3 m.



Mapa 7. Distribución de *Mellita grantii* Mortensen, 1948.

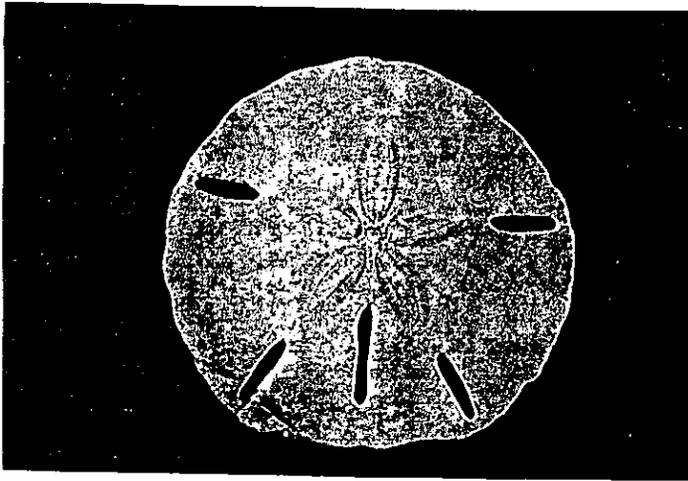


Fig 15 *Mellita grantii* Mortensen, 1948. Playa El Pescador, Alto Golfo de California, ICMyL-UNAM 4 43 5, vista aboral.

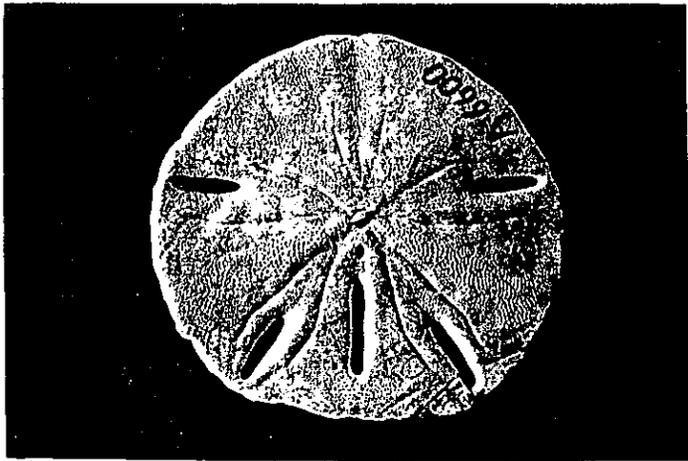


Fig 16 *Mellita grantii* Mortensen, 1948. Playa El Pescador, Alto Golfo de California, ICMyL-UNAM 4 43 5, vista oral.

Análisis estadístico. El análisis estadístico aplicado evaluó la variación morfológica de los 33 caracteres medidos, lo que sirvió para distinguir a las especies del género *Mellita* de las costas del continente Americano.

A continuación en la Tabla 4, se enlista a las especies y el número de ejemplares que se midieron de cada una de ellas para la realización del análisis estadístico:

Tabla 4. Especies y número de ejemplares que se midieron de cada una de ellas para la realización del análisis estadístico.

Espece	Número de ejemplares
<i>Mellita isometra</i>	18
<i>Mellita tenuis</i>	20
<i>Mellita quinquiesperforata</i>	459
<i>Mellita notabilis</i>	33
<i>Mellita kanakoffi</i>	13
<i>Mellita longifissa</i>	229
<i>Mellita grantii</i>	79
TOTAL:	851

Para cada grupo de datos por zona (Atlántico y Pacífico) se obtuvo la matriz derivada de la prueba de transformación logarítmica (Log_{10}) y su matriz estandarizada de los datos en su transformación a Log_{10} . Con lo anterior, se procedió a sacar los factores de covarianza de acuerdo a los grupos, lo anterior se realizó para evaluar las diferencias morfométricas con nivel de significancia más alto (Tabla 5).

Tabla 5. Niveles de significancia correspondientes a el grupo de datos analizados para las costas del Atlántico y del Pacífico. Las variables se encuentran abreviadas del lado izquierdo. *= Niveles de significancia altos.

Variable	Factor	
	Atlántico	Pacífico
L.	0.7272	0.5066
W.	0.6863	0.5064
A-I.	0.7330	0.5509
A-II.	0.6992	0.5041
A-III.	0.7038	0.4879
I-3.	0.7379	0.5120
I-4.	0.6864	0.5233
I-5.	0.7129	0.5043
ALL-IV.	0.4531	0.4235
ALL-V.	0.5139	0.3867
ALW-IV.	0.4755	0.4047
ALW-V.	0.3911	0.3440
ALP-IV.	0.7781*	0.5251
ALP-V.	0.7539*	0.5810
PD-III.	0.7210	0.3771
PD-IV.	0.7518*	0.1982
PD-V.	0.7593*	0.2881
LP1.	0.4128	0.7536*
LP2.	0.5826	0.6114
LP3.	0.6146	0.6126
LP4.	0.6163	0.6303
LP5.	0.5618	0.6784
LP6.	0.4221	0.7710*
LP7.	0.2544	0.8648*
TP1.	0.4161	0.8261*
TP2.	0.5436	0.7206*
TP3.	0.5607	0.6607
MAXT.	0.6154	0.6079
ANLUNL.	0.6404	0.4564
ANLUNW.	0.2336	0.2356
ANLUNP.	0.7450	0.4998
POSAP.	0.7349	0.5129
POSMAXT.	0.7326	0.4239

Los caracteres empleados en el análisis morfológico que mostraron mayor nivel de significancia para las especies del Atlántico fueron (las abreviaciones se dieron en la Tabla 2):

ALP-IV y ALP-V, que representan las posiciones de las lúnulas ambulacrales, la distancia desde el margen adapical de cada lúnula ambulacral al centro de la madreporita.

PD-IV y PD-V, que representan el ancho de los canales de presión de drenaje, la distancia máxima entre los surcos alimenticios primarios.

ANLUNP, que representa la posición de la lúnula anal, la distancia desde el margen adapical de la lúnula anal al centro de la madreporita.

Los caracteres de nivel de significancia más altos para las especies del Pacífico fueron:

LP1, LP6 y LP7, que representan el perfil longitudinal de la testa, el grosor de la testa en 7 puntos equidistantes a lo largo del eje longitudinal, comenzando en el ámbito.

TP1 y TP2, que representan el perfil transversal de la testa, el grosor de la misma a largo de la mitad izquierda del eje transversal, a mitad del camino a lo largo del eje longitudinal y en el ámbito.

Todos los datos de las variables con niveles de significancia alta resultantes del primer análisis morfométrico, fueron sometidos a el análisis de discriminación canónica, el propósito de esto fue:

- 1) probar la proposición de que todo el grupo está formado por 7 especies morfológicamente distintas,
- 2) examinar esas diferencias morfológicas,
- 3) obtener por medio de estos datos las variables canónicas para construir las gráficas de componentes principales.

Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales demostró que la variación morfológica es discontinua a través de todo el grupo y existen diferencias muy marcadas entre las 7 especies del género.

En el análisis de componentes principales del grupo del Atlántico (Fig. 17), la primer variable canónica reúne más del 89% de la varianza entre grupos de datos (correlación canónica= 0.96; valor eigen= 13.10), y la segunda (correlación canónica= 0.78; valor eigen= 1.61) reúne el resto de la varianza (11%). Ambas variables tienen valores de significancia de $F= (P 0.0001)$. En orden de importancia decreciente, la variable canónica 1 estuvo muy influenciada por los caracteres TP3, I-5, A-V, A-III y TP2. En la variable 1, el discriminante más importante de los tres grupos está compuesto por las caracteres de la forma del perímetro de la testa y el perfil cerca de los márgenes laterales. La variable canónica 2 está principalmente influenciada por los caracteres A-III, I-3, W, I-5 y PD-V. Además, estas variables canónicas están parcialmente influenciadas por los largos de los ambulacros e interambulacros lo cual también contribuye a la separación de los taxa del Atlántico.

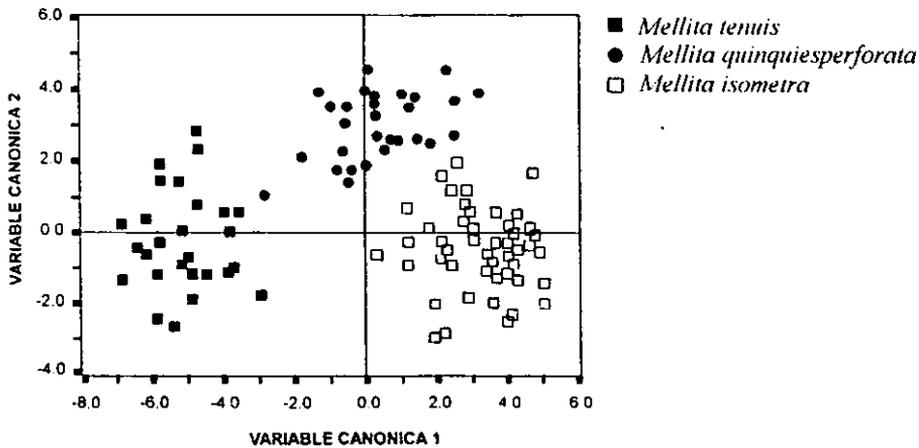


Fig. 17. Representación esquemática de los componentes 1 y 2 (variables canónicas) de los grupos de datos morfométricos para el grupo de *Mellita* del Atlántico.

El grupo A está formado por los especímenes de *Mellita tenuis*, la cual está bien caracterizada dentro del análisis de componentes principales (delimitado en los resultados dentro de la variable canónica 2 entre -2.5 y 3, y dentro de la variable canónica 1 entre -7.0 y -3.0), el grupo B (formado por *M. quinquesperforata*) es el más distinto de los grupos del Atlántico. El grupo C esta formado por los especímenes de *M. isometra*. En este análisis se puede observar claramente que las especies del Atlántico se pueden separar morfológicamente sin llegar a traslaparse (Fig. 17), solamente existe una leve aproximación en un grupo de especímenes entre *M. tenuis* y *M. quinquesperforata*.

Los resultados del análisis de componentes principales del grupo del Pacífico (Fig. 18), muestran que la primer variable canónica reúne más del 76% de la varianza entre grupos de datos (correlación canónica= 0.93; valor eigen= 12.09), y la segunda (correlación canónica= 0.65; valor eigen= 1.52) reúne el resto de la varianza (24%). Ambas variables tienen valores de significancia de $F=(P 0.0001)$. En orden de importancia decreciente, la variable canónica 1 estuvo muy influenciada por los caracteres TP3, A-V, A-III y TP2. En la variable 1, el discriminante más importante de los tres grupos está compuesto por las caracteres de la forma del perímetro de la testa, el perfil cerca de los márgenes laterales y la posición de la parte más alta de la testa (POSMAX). La variable canónica 2 está influenciada por las medidas de los caracteres A-III, I-3, I-5 y PD-V. Dentro del grupo D, el grupo de valores correspondientes a los datos morfológicos de *M. educardobarrosoi* Caso, coinciden con las variables de *M. notabilis*.

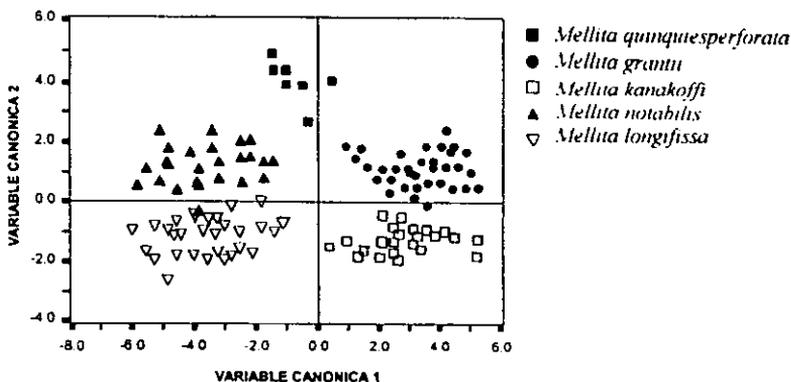


Fig. 18. Representación esquemática de los componentes 1 y 2 (variables canónicas) de los grupos de datos morfométricos para el grupo de *Mellita* del Pacífico.

Para *M. quinquesperforata*, (Fig. 17, grupo B) se detectó que las variables del perfil anterior de la testa y la posición del máximo grosor de la testa fueron las variables de mayor significancia. Para *M. temis* (Fig. 17, grupo A), se observó que las variables borde de la testa y punto más alto de la testa fueron las variables con mayor significancia dentro del análisis canónico. Para *M. isometra* (Fig. 17, grupo C), las variables de mayor significancia fueron aquellas que están asociadas a la posición del máximo grosor de la testa en los planos longitudinal y lateral.

Para *M. longifissa* (Fig. 18, grupo E) la variable de agrupación más importante fue el largo de la lúnula anal. Para *M. grantii* (Fig. 18, grupo B) fue la ubicación de la parte más alta de la testa y su relación con el sistema apical. Para *M. notabilis* (Fig. 18, grupo D), las variables más importantes para su agrupación fueron los valores de ancho de los canales de drenaje de presión. Para *M. kanakoffi* (Fig. 18, grupo C), la combinación de caracteres: margen de la testa y largo de la lúnula anal fueron los de mayor significancia de agrupación.

Existen dos poblaciones anómalas de *Mellita* detectadas en dos puntos distintos de América, una en el Pacífico (Playa Puerta del Sol, Cuyutlán, Colima, México) de *M. longifissa* y otra en el Atlántico (Dulac Beach, Louisiana, E.U.A) de *M. temis*; en tales poblaciones, existen individuos con una lúnula desarrollada en el interambulacro III. Este carácter al parecer, aparece esporádicamente con una frecuencia de 1 por cada 10 especímenes de la población.

Clave para las especies del género *Mellita* L. Agassiz, 1841

- 1.A. Punto más estrecho del interambulacro 5 posterior a la lúnula anal; lúnulas anteriores dirigidas hacia adelante (raramente orientadas transversalmente); espinas de la orilla de la lúnula anal más largas que las espinas locomotoras; ejes de las lúnulas ambulacrales que se intersectan a mitad o anteriormente al sistema apical; lúnulas posteriores rectas..... 2
- 1.B. Punto más estrecho del interambulacro 5 adyacente a la región media del interambulacro 5; espinas de la orilla de la lúnula anal más cortas que las espinas locomotoras; eje longitudinal de la lúnula posterior que se intersecta en el eje antero-posterior de la testa posteriormente al sistema apical; lúnulas ambulacrales posteriores curvadas hacia la línea media..... 3
- 2.A. Borde de la testa: circular, punto más alto de la testa localizado en o posteriormente al sistema apical en una "ancha meseta"..... *M. tenuis* Clark, 1940
- 2.B. Borde de la testa: pentagonal, punto más alto de la testa localizado anteriormente del sistema apical *M. isometra* Harold y Telford, 1990
- 3.A. Borde de la lúnula ambulacral con espinas densas, robustas, en forma de remo; petaloides rectos, no curvados hacia la línea media..... *M. quinquesperforata* (Leske, 1778)
- 3.B. Borde de la lúnula ambulacral con espinas densas, largas y relativamente delgadas; petaloides 1 y 5 curvados hacia la línea media..... 4
- 4.A. Ramas principales de los surcos ambulacrales, generalmente rectos, poco divergentes, cercanos a las lúnulas ambulacrales; placa interambulacral basicoronal menos larga o igual a lo largo de a placa ambulacral; canales de drenaje de presión someros y conspicuos, sin flujo notorio a la lúnula ambulacral..... 5
- 4.B. Ramas principales de los surcos ambulacrales sinuosas, muy divergentes, placas basicoronaes interambulacrales claramente más largas que las ambulacrales; canales de drenaje de presión distintivos, con flujos o desembocadura a lo largo de los flancos de la lúnula ambulacral..... 6
- 5.A. Forma de la línea de la testa subrectangular, de 1 a 10% más ancha que larga; punto más alto de la testa situado en ó cerca del sistema apical, espinas relativamente indiferenciadas; periprocto anterior a la lúnula anal..... *M. grantii* Mortensen, 1948
- 5.B. Forma de la línea de la testa ancha, rectangular, del 11 al 21% más ancha que larga; punto más alto de la testa anterior al sistema apical; espinas bien diferenciadas, espinas de la línea del ámbito y lúnulas robustas, aplanadas y espatuladas, espinas aborales distintas, romboidales; el periprocto se traslapa con el margen anterior de la lúnula anal *M. longifissa* Michelin, 1858
- 6.A. Forma de la línea de la testa subrectangular de 4 al 8% más ancha que larga, parte posterior no truncada; canales de drenaje de presión que fluyen hacia dentro de las lúnulas ambulacrales de profundidad moderada y áreas del interveno que no se levantan en prominentes..... *M. kanakoffi* Durham, 1961
- 6.B. Forma de la línea de la testa rectangular mucho más ancha que larga (del 11 al 19%) y posteriormente truncada; flujo de los canales de drenaje de presión dirigidos a las lúnulas ambulacrales muy profundos, áreas intervenales que se levantan muy evidentemente dando a los márgenes de las lúnulas una apariencia sinuosa *M. notabilis* Clark, 1947

Distribución

El análisis de la distribución geográfica del grupo muestra que el género *Mellita* está formado por 7 especies de distribución restringida al Continente Americano, cuatro de ellas se distribuyen en aguas del Pacífico americano (*M. grantii*, *M. longifissa*, *M. notabilis* y *M. kanakoffi*), dos en el Atlántico (*M. isometra* y *M. tenuis*), y una en ambas costas (*M. quinquesperforata*). Las especies del Pacífico se traslapan en casi toda su zona de su distribución, y no así las especies del Atlántico, las cuales se distribuyen en zonas con traslapes discretos.

M. isometra se distribuye en la Costa este de Norte América, desde Nantucket, Massachusetts a Florida (Fort Lauderdale), E.U.A. (Mapa 1); habita principalmente sobre sedimentos silíceos, su área de distribución no se traslapa con la de otras especies. *M. tenuis* habita en el este del Golfo de México, desde el sur de Florida (Naples) al oeste de Louisiana (Dulac Beach), su área de distribución se traslapa muy moderadamente con el área de distribución de *M. quinquesperforata* en la región del delta del Mississippi (Mapa 2), donde habita principalmente sobre sedimentos de sílice, es en esta zona donde se observa la particularidad de la aparición de la 6a. lúnula, considerado en este trabajo como una reversión de carácter (homoplasia) en relación a *M. longifissa* del Pacífico y a el grupo externo, el género *Leodia*. La zona de distribución de *M. quinquesperforata* abarca el Golfo de México, Centro y Sud América, desde el delta del Río Mississippi, a todo lo largo de la costa de Centro y Sud América, hasta el sur de Brasil; Puerto Rico; Jamaica; República Dominicana; Trinidad Tobago, habitando generalmente sobre sedimentos terrígenos silíceos (Mapa 3). *M. notabilis* se distribuye en la Costa central oeste de México (Playa Encantada y Playa del Revolcadero, Acapulco, Gro., Playa San Benito, Tapachula, Chiapas) y América Central, incluyendo El Salvador, Nicaragua y Panamá. Su distribución se traslapa con la de *M. longifissa* (Mapa 4). *M. kanakoffi* se distribuye desde Guaymas, Sonora, hasta Panamá, el registro fósil de la especie pertenece al Pleistoceno Tardío de Newport Beach y Wilmington, California, esta especie comparte su área de distribución con *M. longifissa* y *M. grantii* (Mapa 5). *M. longifissa* se distribuye desde el Pacífico central de México, hasta Panamá, incluyendo las islas Galápagos. Mortensen (1948) coloca su límite sur hasta Ecuador, y Clark (1948) menciona su límite norte en la costa oeste de Baja California en la Bahía San Juanico (Mapa 6).

M. grantii se distribuye desde la parte norte del Golfo de California, hasta Panamá. Se distribuye alopátricamente hacia el sur del Golfo de California con *M. longifissa* o *M. kanakoffi* (Mapa 7).

Análisis filogenético

La matriz de datos codificada utilizada para el análisis filogenético se presenta en la Tabla 6. El análisis de el género, utilizando las opciones mencionadas en la metodología, produjo un solo cladograma más parsimonioso (Fig. 19), con un índice de consistencia de 0.81, un índice de retención de 0.78, un índice de homoplasia de 0.18 y un índice reponderado de 0.63; el cladograma posee 46 pasos para los 37 caracteres. Doce de los 46 cambios resultaron ser homoplasias; 3 de éstos cambios fueron el resultado de homoplasias como pérdidas evolutivas, las cuales se indican como reversiones en el cladograma (Fig. 19), los caracteres morfológicos que presentaron reversiones fueron:

- la inserción de las espinas en los campos geniculados de la zona anterior (izquierda y derecha) de la testa (carácter No. 33), cambió del estado de carácter "con hundimiento" a "sin hundimiento" (1 → 0). *M. quinquesperforata*, *M. grantii* y *M. kanakoffi* presentan esta reversión de estado de carácter.
- el ancho del borde anterior de la testa (carácter No. 36), cambió del estado de carácter "ancho" a "delgado" (1 → 0). *M. longifissa* y *M. grantii* presentan este tipo de reversión de estado de carácter.

Tres caracteres más, presentaron homoplasias como paralelismos:

- forma de la terminación de las espinas de la región anal (carácter No. 31): de punta redondeada, este estado de carácter lo presentan *M. isometra* y *M. tenuis*, así como *M. kanakoffi*.
- ancho de la lúnula anal con respecto al ancho de las lúnulas anteriores pares (carácter No. 34): más ancha, este estado de carácter lo presentan *M. isometra* y *M. tenuis*, así como *M. longifissa*.

- extensión de la madreporita en el aparato apical (carácter No. 35): alargada, este estado de carácter lo presentan *M. tenuis*, *M. notabilis*, así como *M. longifissa*.

El cladograma obtenido apoya la monofilia del género *Mellita* con base en 5 sinapomorfias:

1. ontogenia de las lúnulas ambulacrales festoneadas, formadas por perforación directa de la testa (carácter No. 1).
2. ausencia de la lúnula III (carácter No. 2).
3. disyunción del interambulacro par (carácter No. 20): dada solo por un par de placas ambulacrales.
4. tamaño de las lúnulas pares posteriores con respecto a la lúnula anal (carácter No. 21): más chicas que la lúnula anal.
5. posición de la divergencia de los surcos alimenticios en relación a la placa basicoronal (carácter No. 22): con las ramas principales de los surcos alimenticios I y V que divergen después de la placa basicoronal.

Tabla 6. Matriz de datos para las siete especies del género *Mellita* y el grupo externo, el género *Leodia*.

Taxa	Caracteres
<i>Leodia</i>	0000000000?000000?000000000000000000
<i>Mellita quinquesperforata</i>	1100111110000000000111001100000010010
<i>Mellita tenuis</i>	1111000000000000000111110000001001111
<i>Mellita isometra</i>	1111000000000000000111000000001001011
<i>M. longifissa</i>	1100111111100111100111000000002101100
<i>M. grantii</i>	110011111100111110111000000112110000
<i>M. notabilis</i>	11001111111100002111000011000100110
<i>M. kanakoffi</i>	110011111111000001111000000001110010

0= condición plesiomórfica; 1,2= condición apomórfica. ?=datos faltantes.

El cladograma resultado de este análisis (Fig. 19), propone la hipótesis de que *M. isometra* y *M. tenuis* son especies hermanas, compartiendo 3 sinapomorfias:

- 1.- presencia de tres pares de placas aborales posteriores a la lúnula anal,
- 2.- localización del punto más estrecho del interambulacro 5 posterior a la lúnula anal,
- 3.- peristoma no reducido.

Juntas son el grupo hermano del resto de las especies del género *Mellita*, las cuales comparten 5 sinapomorfias:

- 1.- las espinas de la región anal son más cortas que las espinas locomotoras,
- 2.- el eje antero-posterior longitudinal de las lúnulas posteriores se intersecta en la parte posterior del sistema apical,
- 3.- las lúnulas ambulacrales posteriores están curvadas hacia la línea media,
- 4.- los campos de espinas geniculadas son estrechos, de borde suave y rodean el margen posterior de los surcos ambulacrales del ambulacro II y IV,
- 5.- la forma rectangular de la testa, con bordes redondeados, del 5 al 20% más ancho que largo.

La especie tipo *M. quinquesperforata*, de la cual su taxonomía se ha confundido por muchos años, es el grupo hermano de todas las especies del Pacífico, lo anterior, apoyado en 2 autapomorfias:

- 1.- las espinas de los bordes de las lúnulas ambulacrales son largas, delgadas y en forma de uso,
- 2.- distintas áreas de espinas geniculadas alternando con los canales de drenaje de presión.

El grupo de las especies del Pacífico, es un grupo monofilético apoyado en 3 sinapomorfias:

- 1.- área de la superficie aboral de las lúnulas pares anteriores, en los ambulacros II y IV, rodeada por 3 placas grandes y una pequeña,
- 2.- los petaloides I y V están curvados hacia la línea media,
- 3.- el borde interno de las lúnulas anteriores es festoneado.

Dentro de este grupo de especies, existen dos linajes: el primero, se encuentra formado por *M. notabilis* y *M. kanakoffi*, las cuales comparten 3 sinapomorfias:

- 1.- los surcos alimenticios II y IV, después de la bifurcación, la rama principal del surco alimenticio anterior en el ambulacro II y IV, se torna abruptamente adradial y corre cerca, casi paralelamente al ámbito después de la bifurcación mayor,
- 2.- los canales de drenaje de presión entran a las lúnulas ambulacrales profunda y anchamente, las áreas de espinas geniculadas entre ellos son prominentes,
- 3.- el largo de la lúnula anal (%) con respecto al largo total de la testa, va del 18 al 19%.

Los dos especies anteriores conforman el grupo hermano de *M. longifissa* y *M. grantii*, el cual comparte 5 sinapomorfias:

- 1.- suturas de las placas en las lúnulas ambulacrales, con placas curvadas anteriormente,
- 2.- placas basicoronales interambulacrales claramente más largas que las ambulacrales,
- 3.- canales de drenaje de presión someros pero bien definidos,
- 4.- surcos alimenticios sinuosos y divergentes,
- 5.- extremo de las espinas de la región anal con punta espatulada.

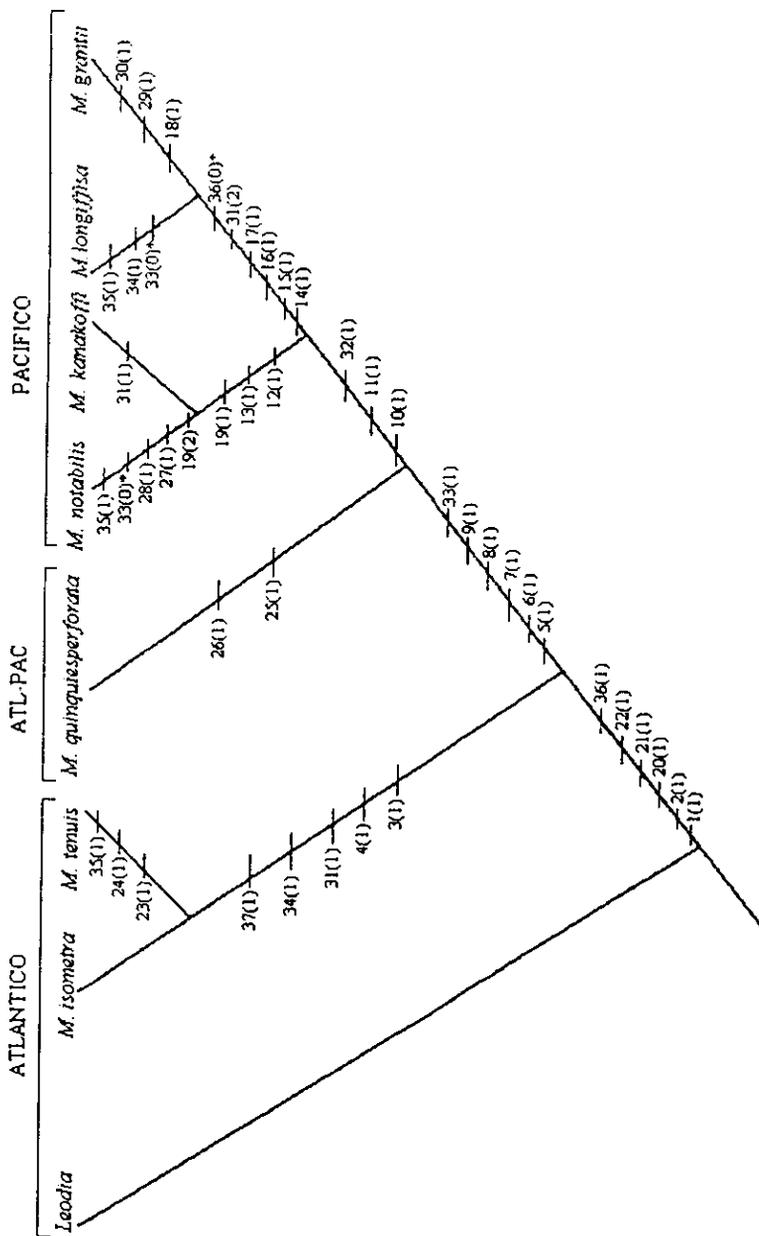


Fig. 19. Cladograma en el que se hipotizan las relaciones filogenéticas y la distribución geográfica (optimizada) del género *Mellita*. Se indica el número de carácter y entre paréntesis, el estado de carácter apomórfico. Las homoplasias (reversiones evolutivas) se indican con un asterisco.

La figura 19 representa la optimización del cladograma del género *Mellita* y de la distribución geográfica de las 7 especies que lo conforman. Se propone una hipótesis que solo puede ser explicada con la ayuda de la vicarianza.

Los intervalos de distribución de las especies de la Familia Mellitidae son relativamente estáticos, de ahí que la explicación de la amplia distribución actual a través de eventos de dispersión es una explicación poco probable.

El ancestro representativo fósil, mas temprano, del grupo de las melitas, es el clado Melitido-monoforesstérico, que solo se conoce para los sedimentos de las costas del Atlántico. El género fósil *Monophoraster* y su posible grupo relacionado, el género *Karlaster*, se conocen solo en depósitos del Mioceno en el Atlántico de América del Sur (Chile, Argentina y Brasil) (Durham, 1966). A pesar de que el género *Leodia* está restringido al Océano Atlántico, los géneros *Mellita* y *Encope*, representantes también de la Familia Mellitidae, son especialmente abundantes en el Atlántico y el Pacífico. El abundante registro fósil de la Familia Mellitidae en América, sugiere que su distribución geográfica actual ya estaba dada desde el Mioceno.

Debido al amplio intervalo de distribución que presentaba el género, separó al ancestro común del clado *isometra-temis* del clado *quinquesperforata*, mas el grupo de las melitas del Pacífico. Así, dentro del Atlántico, la población fue dividida en dos componentes: norte y sur; los últimos, se extendieron hasta la costa del Pacífico Este. Otros taxa animales (especialmente los moluscos extintos y recientes) muestran un patrón similar norte-sur. Vermeij y Petuch (1986) dividieron las faunas del Mioceno-Pleistoceno del puente de Panamá para proponer la existencia de dos grandes provincias: la Provincia Caloosahatquiana de las Carolinas, Florida, Yucatán y norte de Cuba, y la Provincia Gatuniana con los componentes, tanto del Pacífico (del Golfo de California a Perú) como del Atlántico (Nicaragua, y de las Indias Occidentales hasta Brasil). Los límites de estas provincias han sido ya objeto de discusión; Woodring (1965) menciona la existencia de una vasta Provincia Caribeña a mitad de el Mioceno, tal provincia abarcaba la gran mayoría de la Provincia Gatuniana (*sensu* Vermeij y Petuch, 1986) y mucho de la Provincia Gatuniana del Atlántico, también se extendía hacia el norte incluyendo Cuba, la Hispaniola, Puerto Rico y las Indias Occidentales. A pesar de la inexactitud de los límites de

tales provincias, existe un abundante registro fósil y otras evidencias que apoyan su existencia. Woodring (1965) subestimó la edad de su provincia del "Mioceno medio", la cual, Stanley y Campbell (1981) la menciona como del Plioceno.

El surgimiento del Istmo de Panamá en el Plioceno, hace 3.5 o 2.5 millones de años (Vermeij y Petuch, 1986), separó las melitas trans-Panámicas en una población atlántica y una población pacífica, la existencia de una población relicto de *M. quinquesperforata* en el Pacífico tropical de México (Michoacán), apoya lo anterior. Las cuatro especies de distribución Pacífico poseen amplios intervalos de distribución que se traslapan. La presencia de *M. grantii* dentro del Golfo de California, sugiere que ese sitio es un lugar de especiación alopátrica, y esto se ha probado para otros invertebrados marinos (Ekman, 1953). En tal caso, la subsecuente colonización hacia el sur de *M. grantii*, pudo haberse facilitado por la reorganización de la circulación regional de las masas oceánicas durante el Neogeno Tardío (ver Durham y Allison, 1960).

Dentro la región del Atlántico, el surgimiento de la Península de Florida separó a las melitas de la Provincia Caloosahatchiana en dos poblaciones: una costera del este, que se distribuyó de Florida a Virginia (E.U.A.), y otra de la Costa del Golfo, que se distribuyó de Florida a Louisiana (E.U.A.). Swift *et al.*, (1986) han demostrado que existieron y se mantuvieron, conexiones marítimas durante el Pleistoceno; por esta razón, se puede argumentar que el aislamiento geográfico final de las poblaciones de *M. tenuis* y *M. isometra* fue realmente un fenómeno reciente. El tipo de sedimentos finos presentes en el Delta del Mississippi, además de la baja salinidad de la región deltáica, mantienen el aislamiento de *M. quinquesperforata* (al oeste) y *M. tenuis* (al este), aunque se han reportado recolectas de algunos ejemplares de *M. tenuis* de la parte occidental del Delta, en la Playa Dulac (Harold y Telford, 1990). Los límites distribucionales de *M. tenuis* sugieren que las sus poblaciones se han mantenido aisladas, en gran medida, por la influencia de la circulación de giro del Golfo de México. Los patrones de tal circulación ya han sido detallados por Nowlin (1971). Telford y Mooi (1986) observaron que las especies de *Mellita* ocupaban principalmente, sedimentos silíceos de origen terrígeno, con un tamaño medio de partículas (100-500 μm). La punta de la Península de Florida posee sedimentos de grano fino y arenas de carbono biogénico que se extienden a lo largo de sus islas en esa zona, de ahí que se mantenga una barrera de aislamiento para *M. tenuis* (del lado del Golfo) y *M. isometra* (del lado del

Atlántico). Es extraño que pequeñas variaciones geográficas, con un tipo de sedimento favorable, por sí solas sean una barrera eficiente para la dispersión y difusión de las galletas de mar. Este hecho debe, por lo contrario, actuar en conjunto con la circulación regional que establece límites de la distribución de las especies del género *Mellita*.

DISCUSION

La taxonomía del género *Mellita* ha tenido una historia de marcada confusión taxonómica desde hace casi 150 años. El género *Mellita* L. Agassiz, 1841 comprende siete especies americanas vivientes, contrario a lo mencionado por varios autores, entre ellos, Caso (1946, 1961, 1980a, b) quien menciona la existencia de 9 especies. El género había incluido desde el pasado tres especies problemáticas que poseen seis lúnulas, tales especies han sido subsecuentemente sinonimizadas e incluidas en el género *Leodia* junto con la especie típica del mismo: *L. sexiesperforata* (Leske, 1778). En el caso de *Mellita erythraea* (Gray, 1851): esta especie fue sinonimizada por Mortensen (1948) una vez que revisó los ejemplares de Gray, quien además añade que la localidad "Mar Rojo" es obviamente errónea. *Mellita pacifica* (Verrill, 1868): de esta especie solo se describieron 2 especímenes, un adulto (102 mm) y un juvenil (55 mm) (Mortensen, 1948). Mortensen consideró que esta era *Mellita* por la presencia de tan solo 4 gonoporos, más tarde Harold y Telford (1990) analizan las excelentes figuras de Mortensen (1948:IV.2.pl.LX) y se dan cuenta de que lo que Mortensen describió como una nueva especie, era en realidad una especie del grupo de *Encope*: *E. micropora*. *Mellita platensis* Bernasconi, 1947: esta especie ha sido sinonimizada por Brito (1979) como *Leodia sexiesperforata*, la descripción original y las fotografías no dejan lugar a dudas.

Harold y Telford (1990), en su trabajo sistemático del género, mencionan que en el Atlántico existen tres especies, *M. quinquiesperforata* (Leske, 1778), *M. tenuis* Clark, 1940 y *M. isometra* Harold y Telford, 1990, y que en el Pacífico existen cuatro especies del género: *M. grantii* Mortensen, 1948, *M. longifissa* Michelin, 1858, *M. notabilis* Clark, 1947 y *M. kanakoffi* Durham, 1961, sin mencionar a ninguna especie con distribución Atlántico-Pacífico. En el presente estudio se amplía el intervalo de distribución de *M. quinquiesperforata* a las costas del Pacífico mexicano, siendo así una especie de distribución anfiamericana.

La historia taxonómica de *M. quinquiesperforata* es complicada. Leske (1778) basó su descripción en la descripción y figuras del original de Klein (1734) y Lamarck (1816) se refirió a las ilustraciones de Klein; es decir, no fue hasta que A. Agassiz (1872-1874) tomó la primera decisión de resolver este problema de índole taxonómico que se venía perpetuando desde la descripción original, y

decidió que todas las especies de *Mellita* de la región del Atlántico de América pertenecían a una sola especie (*M. testudinata*). Existe una variación morfológica importante en esta especie. Harold y Telford (1990) sinonimizaron *Mellita lata* Clark, 1940 y *Mellita latiambulacra* Clark, 1940 con *Mellita quinquesperforata*, además elevan a la subespecie *Mellita quinquesperforata* var. *temis* Clark, 1940 a nivel específico. Para la costa Este de los Estados Unidos de Norteamérica describen una nueva especie *Mellita isometra* Harold y Telford, 1990. Lo anterior limitó el nombre *M. quinquesperforata* a las poblaciones que están desde la costa del delta del Mississippi, a lo largo de Sudamérica y Central hasta el Sur de Brasil.

M. quinquesperforata es la especie tipo del género y la más ampliamente distribuida. Su nombre científico ha sido utilizado para nombrar una gran variedad de taxa, en particular, a la especie fósil *M. ampla* Ravenel, 1848 (del Este de los E.U.A.) que fue colocada como sinónima de *M. quinquesperforata* por Harold y Telford (1990). En el presente trabajo, se sugiere mantener a *M. ampla* como un taxón separado y distinto de *M. quinquesperforata*.

La distribución batimétrica (de hasta los 550 m) propuesta por Tommasi (1974) para *M. quinquesperforata*, es errónea, ya que seguramente se refiere a la testa de un ejemplar muerto; esto suele suceder en las recolectas en plataforma y mar profundo, donde se capturan organismos muertos provenientes de zonas someras que son acarreados por las corrientes de marea hacia zonas de mayor profundidad. Durante la realización del presente trabajo, al hacer las observaciones sobre el patrón esquelético de *M. quinquesperforata*, para su inclusión dentro de los caracteres morfológicos tomados en cuenta, se pudo constatar que el dibujo que incluye Durham en su trabajo (1955: fig. 17A) es erróneo, por presentar mal interpretado el patrón de conjunción entre placas de la lúnula anal.

En particular, en lo referente a la sistemática de *Mellita longifissa*, se puede decir que el análisis realizado a la descripción que hizo Mortensen (1948) de esta especie, sugiere que incluyó a *M. notabilis* y *M. karakoffi* en sus descripciones, sin establecer bien, por lo mismo, los límites de especie. La única variación geográfica de *Mellita longifissa*, al parecer, se encuentra en las islas Galápagos; al momento sólo se ha recolectado un ejemplar que está depositado en la California Academy of Sciences de San Francisco, California (CAS 065604), el cual se caracteriza por tener las lúnulas ambulacrales

relativamente cortas y rectas a diferencia de la forma común que posee lúnulas anchas y curvadas hacia la línea media de la testa. En las localidades analizadas del estado de Colima, se observa la aparición de una sexta lúnula en los ejemplares de esa zona (aproximadamente en 2 de cada 10 ejemplares analizados). Este fenómeno se presenta de igual manera en la especie del Atlántico *M. temis*, a la altura de la región del delta de Mississippi (Pawson com. pers.).

Como lo señalaron Campos *et al.*, (1992), la distribución de *M. longifissa* dentro del Golfo de California debe ser revisada, Caso (1946, 1961, 1980a, b) señala que la distribución de esta especie va desde el Golfo de California a Panamá, los registros dentro de esta zona son dudosos, hasta la fecha no se han podido comprobar las menciones hechas por Caso (1980a), Brusca (1980) y Pohle (1989).

Caso (1980a) describe una nueva especie de *Mellita* para las costas de México: *Mellita eduardobarrosoi*, sin tomar en cuenta las observaciones hechas por Durham (1961) sobre la forma de las lúnulas anteriores de *M. notabilis*, las cuales son festoneadas, con hundimientos muy marcados hacia dentro de las lúnulas, es exactamente en este carácter que Caso (1980a) se basa principalmente para describir a *M. eduardobarrosoi*; hasta 1990 Harold y Telford la sinonimizan con *M. notabilis*, sin revisar los ejemplares de la serie tipo. En este estudio se ratifica la propuesta de Harold y Telford (1990) para mantener a *M. eduardobarrosoi* como sinónima de *M. notabilis*.

Varios autores han demostrado que los equinodermos poseen gran plasticidad morfológica durante su ontogenia (Marcus, 1983). Staton *et al.*, (1979) mostraron una población de galletas de mar (*Dendraster excentricus*) de la costa oeste de los Estados Unidos de América que muestra una morfología particular aparentemente relacionada con algunos parámetros ambientales como lo son, el tipo de sedimento, profundidad, distancia de la costa, embate de las olas, etc., de igual manera, se espera que lo mismo esté sucediendo con las especies del género *Mellita*, particularmente a *M. longifissa* en las costas del estado de Colima.

Los caracteres mas significativos para reconocer a las especies del Pacífico han sido: el perfil longitudinal de la testa y el grosor de la misma, esto al parecer, indica las principales diferencias entre los taxa de esta zona. Se espera que al incrementar el número de ejemplares procesados el análisis

incluya como caracteres de alto nivel de significancia la posición y orientación de las lúnulas. Para las especies del Atlántico, los caracteres de nivel de significancia más altos han sido las posiciones de las lúnulas ambulacrales, la distancia desde el margen apical de cada lúnula ambulacral al centro de la madreporita, el ancho de los canales de presión de drenaje, la distancia máxima entre los surcos alimenticios primarios y la posición de la lúnula anal. Todo lo anterior, modifica considerablemente las diagnósis existentes de cada una de las especies (Leske, 1778; Michelin, 1858; Clark, 1940a, 1947; Mortensen, 1948; Durham, 1961; Harold y Telford, 1990) agregando, de igual manera, algunos caracteres.

Se han propuesto numerosas técnicas de ordenación (Crisci y López, 1983). En este caso, se utilizó en Análisis de Componentes Principales, que parte de una matriz estandarizada de valores de los factores que poseen niveles de significancia altos, dentro del grupo de datos analizados, en el que la representación gráfica final se refiere a las relaciones entre las OTUs. Este análisis da la posibilidad de poder expresar toda o casi toda la información presente en un conjunto de datos, en un número menor de variables canónicas. Para encontrar un patrón de relaciones entre la totalidad de las OTUs se usó este método de ordenación, el cual, como ya se mencionó, reduce sin gran pérdida de información el número de dimensiones y de esa manera facilita la representación de los caracteres empleados.

El número de componentes depende del número de caracteres originales. Cada componente tiene una parte de la variabilidad total de los caracteres. El primer componente es el que tiene la mayor variabilidad, el resto se distribuye en los otros componentes, disminuyendo su valor progresivamente. Cada componente contiene información de todos los caracteres, pero en diferente proporción. La contribución individual de un carácter a un componente principal está expresada por el coeficiente de regresión del componente con respecto a ese (valor eigen). Todos los caracteres contribuyeron a todos los componentes pero de manera diferencial, es decir, un carácter dado pudo ser importante para el primer componente pero insignificante para el segundo.

Al realizar el análisis morfológico entre *M. quinquesperforata* y *M. isometra*, se pudo observar que a pesar de ser especies con poblaciones bien separadas, el análisis de los individuos fue problemático, especialmente con los de tallas mayores de los 80 mm de largo total de la testa. Para

delimitar morfológicamente a *M. quinquiesperforata* de *M. isometra*, existieron dificultades para utilizar los caracteres dados por Harold y Telford (1990), particularmente en la morfología de las espinas, ángulos de las lúnulas posteriores y talla de los petaloides. Los resultados obtenidos en este trabajo sugiere que la variación de estos últimos caracteres en la especie ocurren en los especímenes de la parte noroeste del Golfo de México, incluyendo la localidad tipo de *M. quinquiesperforata* (Veracruz, México).

Muchas de las características de *M. grantii*, según el análisis morfológico, parecen ser pedomórficas, como lo son, la ausencia de diferenciación de espinas en el cuerpo, posición de la altura más alta de la testa localizada en el sistema apical, largo y ancho de la testa aproximadamente iguales. Campos *et al.*, (1992) menciona que es apremiante mencionar las diferencias entre *M. grantii* y *M. longifissa*, lo que no realizó Ebert y Dexter (1976) en su análisis morfológico, en este trabajo se establece la diferencia básica entre estas dos especies, la diferencia más aparente entre su *M. grantii* y *M. longifissa*, es que el petaloide III ocupa el 12% aproximadamente del largo de la testa en *M. grantii* y del 20 al 25% en *M. longifissa*.

Existe una considerable diversidad de formas entre los representantes del género *Mellita* en las costas del Atlántico; pero ya A. Agassiz (1872-1874) hacía referencia de la gran plasticidad fenotípica de ellas, y las refería como una sola especie: *M. testudinata*. Más adelante, Clark (1940a,b) no estuvo de acuerdo con lo anterior, y mencionó que existían tres especies en esa zona, una de ellas representada por dos variedades.

La Familia Mellitidae es un grupo monofilético que contiene los géneros *Encope* (incluyendo *Mellitella*), *Leodia* y *Mellita* (Mooi, 1987). El grupo hermano de la Familia Mellitidae es el plesión Monophorasteridae, que contiene un sólo género *Monophoraster* del Mioceno de Argentina y Chile (Mooi, 1987). Las sinapomorfias entre las familias Mellitidae y Monophorasteridae son: a) presencia de la lúnula anal en el interambulacro 5, b) interambulacro posterior continuo, y c) ausencia de podios no respiratorios en las zonas interporíferas de los petaloides (Mooi, 1987; Telford, 1988). Las autapomorfias de Monophorasteridae son: a) interambulacros pares continuos, b) interambulacros muy estrechos en el ámbito; las autapomorfias de Mellitidae son: a) lúnulas ambulacrales festoneadas,

b) lúnula anal alargada, c) canales de presión que penetran a la lúnula anal, d) paso de la primera parte del intestino a través de un canal especial en el macrosistema esponjoso de la testa, e) posición del periprocto en ó cerca de los extremos adorales del primer par de las placas post-basicoronaes.

La mayoría de los filogenetistas usan el grupo externo como un criterio para determinar la polaridad o la dirección evolutiva de los estados de caracteres cuando están construyendo una matriz polarizada; no obstante, el software para los algoritmos seguidos en el **Paup**, usan el grupo externo como una forma de distribuir parsimoniosamente los caracteres en los cladogramas, lo que da como resultado árboles mas cortos (con el menor número de pasos) (Nixon y Carpenter, 1993).

Las diferencias entre los cladogramas producto de la optimización ACCTRAN y DELTRAN solo difieren en la secuencia de 3 caracteres que presentan homoplasias (2, 19 y 33).

Harold y Telford (1990), y Mooi y Harold (1994) fueron los últimos en hacer una revisión taxonómica del género *Mellita*, describiendo su historia taxonómica, su sistemática y su distribución en el continente americano; sin embargo, no mencionan la existencia de una especie del género *Mellita* con distribución anfiamericana. En el desarrollo de esta investigación, se pudo constatar, que *M. quinquesperforata* es una especie anfiamericana, la cual se distribuye tanto en el Pacífico (en una población relicto) como en el Atlántico. En este trabajo, debido los patrones de distribución descubiertos para *M. quinquesperforata*, se plantea que es una especie relicto en el Pacífico, que ha sobrevivido en una o varias pequeñas poblaciones dentro de refugios en la costa del Pacífico mexicano.

M. quinquesperforata, como una de las especies tropicales del género, así como sus patrones de distribución, se piensa que se originó durante el Terciario cuando sus poblaciones del Pacífico y del Atlántico de América fueron repetidamente aisladas y conectadas debido a los cambios paleogeográficos en la distribución de la tierra y el mar causada por eventos orogénicos en esa época. Los acontecimientos bio-geológicos que se presentaron durante el Terciario son considerados como las causas históricas principales de la diferenciación biótica a través de la formación de barreras de aislamiento entre porciones de biotas que eran de distribución continua, las cuales fueron subsecuentemente subdivididas en el curso del tiempo. Así se formaron zonas de refugio con especies

relicto, los procesos en la formación de los refugios pleistocénicos fueron eventos de vicarianza porque se dio una fragmentación previa por medio de barreras en los intervalos de disposición de especies de amplia distribución.

Las especies del Terciario presumiblemente sobrevivieron relativamente sin cambios hasta hoy como especies relicto, las cuales se consideran como especies que han quedado aisladas de su área de distribución normal, generalmente son pruebas de cambios climáticos.

Sabemos que hay especies con poblaciones que actualmente sólo viven en una parte muy reducida de la tierra, en calidad de reliquias, estos organismos relictos tuvieron en otro tiempo una distribución mas amplia, pero sus áreas de distribución han disminuido, se han dividido o desplazado debido a cambios en las condiciones ambientales. En consecuencia, ahora solo pueden sobrevivir en lugares particularmente favorables (refugios). Esta teoría fue generalmente aceptada por varios autores como Croizat (1958, 1983) y Emsley (1965).

La presencia de *M. grantii* dentro del Golfo de California sugiere que es un sitio de especiación alopátrica, lo cual también sucede con muchos otros invertebrados marinos que habitan en esta zona (Ekman, 1953).

CONCLUSIONES

Existen 7 especies taxonómicamente válidas del género *Mellita* en las costas de América, las cuales son reconocibles morfológicamente.

Con base en la evidencia disponible, se concluye que cuatro especies habitan solamente en el lado del Pacífico del Istmo de Panamá (*M. notabilis*, *M. kanakoffi*, *M. longifissa* y *M. grantii*), otras dos en el lado del Atlántico (*M. isometra* y *M. tenuis*), y una última se distribuye tanto en el Pacífico (en una población relicto) como en el Atlántico (*M. quinquesperforata*).

La distribución de las especies es alopatrica y existen zonas de solapamiento, no hay evidencia de hibridación.

La variación morfológica es discontinua a través de todo el grupo y existen diferencias muy marcadas entre las 7 especies del género.

Los caracteres de nivel de significancia más altos para reconocer a las especies del Pacífico son: el perfil longitudinal de la testa y el grosor de la misma. Para las especies del Atlántico, los caracteres de nivel de significancia más altos son: las posiciones de las lúnulas ambulacrales, la distancia desde el margen apical de cada lúnula ambulacral al centro de la madreporita, ancho de los canales de presión de drenaje, la distancia máxima entre los surcos alimenticios primarios y la posición de la lúnula anal.

Los caracteres morfológicos diagnósticos más importantes de las especies son: inclinación del perfil anterior de la testa, posición del máximo grosor de la testa, forma de las espinas en los márgenes aborales de las lúnulas, longitud de los petaloides I y V y orientación de las lúnulas ambulacrales en relación al eje antero-posterior.

El género *Mellita* es un grupo monofilético que contiene las especies *M. isometra*, *M. tenuis*, *M. quinquesperforata*, *M. notabilis*, *M. kanakoffi*, *M. longifissa* y *M. grantii*. El grupo hermano del género *Mellita* es el género *Leodia*, que contiene una sola especie, *Leodia sexesperforata* del

Atlántico de América. Las autapomorfias del género *Mellita* son: a) carencia de la lúnula III, b) lúnulas ambulacrales festoneadas, c) lúnula anal alargada, d) canales de presión que penetran a la lúnula anal, e) paso de la primera parte del intestino a través de un canal especial en el macrosistema esponjoso de la testa y f) posición del periprocto en ó cerca de los extremos adorales del primer par de las placas post-basicoronales.

BIBLIOGRAFIA

Agassiz, A. 1872-74. Revision of the Echini III. Catalog. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, 744 pp.

Agassiz, A. y Valentin, G. 1838-42. Monographies d'Echinodermes vivants et fossiles, Nos. 1-4, 155 pp.

Agassiz, L. E. 1835. Prodrome d'une monographie des radiates ou Echinodermes. Mémoires de Société des Sciences Naturelles. Neuchatel, 1: 168-199.

Agassiz, L. E. 1841. Des Scutelles. Monographies d'Echinodermes vivants et fossiles (Seconde Monogr. Scute.) II. Echinites. Famille de Clypeasteroides. Des Scutelles. Neuchatel, 151 pp.

Agassiz, L. E. y E. Désor. 1846. Catalogue raisonné des familles, des genres et des espèces de la classe des Echinodermes. Annales des Sciences Naturelles, 3(6):305-374.

Albrecht, G. H. 1980. Multivariate analysis and the study of form, with special reference to canonical variate analysis. *American Zoologist*, 20:679-693.

Alexander, D. E. y Ghiold, J. 1980. The functional significance of the lunules in the sand dollar, *Mellita quinquesperforata*. *Biological Bulletin*, 159:561-570.

Bernasconi, I. 1947. Una nueva especie de *Mellita* en la República de Argentina. *Physis*, 20: 117-118.

Blainville, H. M. D. 1830. Zoophytes. Dictionnaire des Sciences Naturelles. Paris: Le Normant, 60: 169-245.

Brito, I. M. 1979. Clypeastroides Cenozoicos do Brasil (Echinodermata, Echinoidea). Anais Do Academia Brasileira de Ciencias, 51: 729-740.

Brooks, D. R. y D. McLennan. 1991. Phylogeny, ecology, and behaviour. A research program in comparative biology. The University of Chicago Press, Illinois., 434 pp.

Brusca, R. C. (Ed.) 1980. A Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. 2nd. Ed. Univ. Arizona Press, Tucson., 513 pp.

Brusca, R. C. y Brusca, G. J. 1990. Invertebrates. Sinauer Associates Incorporated Publications. Massachussets., 922 pp.

Buitrón-Sánchez, B. E. y Solis-Marin, F. A. 1993. La biodiversidad en los equinodermos fósiles y recientes de México. Volumen Especial (XLIV) Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 209-231 pp.

Campos, E., de Campos, A. R. y J. Ramírez, 1992. Remarks on distribution and host for symbiotic crustaceans of the mexican Pacific (Decapoda and Isopoda). Proceedings of the Biological Society of Washington, 105(4): 753-759.

Caso, M. E. 1946. Contribución al conocimiento de los Equinodermos de México. distribución y morfología de *Mellita quinquiesperforata* (Leske), *M. lata* Clark y *M. longifissa* Michelin. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, 18 (1-2):247-259.

Caso, M. E. 1961. Los Equinodermos de México. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 338 pp.

Caso, M. E. 1980a. Contribución al estudio de los Echinozoa de México. La Familia Mellitidae Stefanini. Descripción de una nueva especie del género *Mellita*, *Mellita eduardobarrosoi* sp. nov. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 7 (2): 141-180.

Caso, M. E. 1980b. Los equinoideos del Pacífico de México. Parte 3. Orden Clypeasteroidea. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación especial, (4): 1-252.

Cerame-Vivas, M. J. y Gray, I. E. 1964. The presence of a sixth lunule in the sand dollar *Mellita quinquesperforata*. Bulletin of Marine Science of the Gulf and the Caribbean, 14(2):303-305.

Clark, H. L. 1904. The echinoderms of the Woods Hole Region. Bulletin of the United States Fish Commission, 22: 545-576.

Clark, H. L. 1911. The genera of Recent clypeasteroids. Annals Magazine of Natural History, series, 8, 7: 593-605.

Clark, H. L. 1925. Catalogue of the recent sea urchins. British Natural History Museum, 250 pp.

Clark, H. L. 1940a. A keyhole Urchins (*Mellita*). Proceedings of the United States National Museum, 3099, 89: 435-444.

Clark, H. L. 1940b. Notes on Echinoderms from the West Coast of Central America. Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. No. 21. Zoologica (New York) 25:331-352.

Clark, H. L. 1947. A new and remarkable keyhole urchin, *Mellita notabilis* n. sp. Bulletin of Southern California Academy Sciences, 46(2):77-78.

Clark, H. L. 1948. A report of the Echini of the warmer Eastern Pacific, based on the collections of the "Velero" III. Allan Hancock Pacific Expedition, 8 (5):225-351.

Clark, W. B. y Twitchell, M. W. 1915. The Mesozoic and Cenozoic Echinodermata of the United States. United States Geological Survey, Monograph, 54: 1-341.

Coe, W. R. 1912. Echinoderms of Connecticut. Connecticut State Geology Natural History Survey, Bulletin, 19: 1-152.

Cooke, C. W. 1942. Cenozoic irregular echinoids of eastern United States. Journal of Paleontology, 16: 1-62.

Crisci, J. V. y López, A. A. F. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. OEA. 133 pp.

Croizat, L. 1958. Panbiogeography. An introductory synthesis of zoogeography, phytogeography and geology; with notes on evolution, systematics, ecology, anthropology, etc. Vols. 1, 2a y b. Publicados por el autor. Caracas.

Croizat, L. 1983. Vicariance/vicariism, panbiogeography, vicariance biogeography, etc.: a clarification. Systematic Zoology, 31(3): 291-304.

Durham, J. W. 1955. Classification of Clypeasteroid Echinoids. University of California. Publications in Geology Sciences, 31(4):73-198.

Durham, J. W. 1961. The Echinoid *Mellita* in the Pacific Coast Cenozoic. Contr. Sci., Los Angeles County Museum, 48:1-12.

Durham, W. J. 1966. Evolution among the Echinoidea. Biology Review, 41: 368-391.

Durham, J. W. y Allison, E. C. 1960. The geologic history of Baja California and its marine faunas. *Systematic Zoology*, 9: 47-91.

Ebert, T. A. y Dexter, M. D. 1976. Morphological comparison of *Mellita grantii* and *Mellita longifissa*. *Ciencias Marinas*, 3(2): 8-17.

Ekman, S. 1953. *Zoogeography of the sea*. London: Sidwick and Jackson Editors, 417 pp.

Emsley, M. G. 1965. Speciation in *Heloburns* (Lepidoptera, Nymphalidae): morphology and geographic distribution. *Zoologica*, 50: 191-254.

Fell, H. B. y Moore, R. C. 1966. General features and relationships of echinozoans. U108-U118. En Moore, R. C. (de.). *Treatise on invertebrate paleontology. Part U. Echinodermata*. 3(1). Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas, 695 pp.

Frizzell, D. y Exline, H. 1955. Monograph of fossil holothurians sclerites. *Bulletin of Missouri University School of Metallurgy and Mines, Technical Series*, 89: 1-204.

Ghiold, J. 1979. Spine morphology and its significance in feeding and burrowing in the sand dollar *Mellita quinquesperforata* (Echinodermata: Echinoidea). *Bulletin of Marine Science*, 29: 481-490.

Ghiold, J. 1988. Species distributions of irregular echinoids. *Biology Oceanography*, 6: 79-162.

Ghiold, J. y Hoffman, A. 1984. Clypeasteroid echinoids and historical biogeography. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie, Monatshefte*, 9: 529-538.

Gmelin, J. F. 1788. *Linnaei Systema Naturae*. 8th.edition, 3200 p.

Goodbody, I. 1960. The feeding mechanism in the sand dollar. *Biological Bulletin*, 119 (1): 80-86.

Grave, C. 1902. Some points in the structure and development of *Mellita testudinata*. Notes from the Biological Lab. Johns Hopkins University Circulars, 21(157):57-59.

Gray, J. E. 1855. Catalogue of Recent Echinida in the British Museum (Natural History). London: British Museum of Natural History, 69 pp.

Harold, A. S. y M. Telford. 1990. The biology of the genus *Mellita* (Echinoidea: Clypeasteroidea). *Journal of Natural History*, 25: 387-406.

Hendler, G., Miller, J. E., Pawson, D. L. y P. M. Kier. 1995. Sea stars, sea urchins & allies: Echinoderms of Florida & the Caribbean. Smithsonian Institution Press, 390 pp.

Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana, Illinois. 263 pp.

Hyman, L. H. 1955. The invertebrates: Echinodermata. The coelomate bilateria. Vol. IV. McGraw Hill, 763 pp.

Hyman, L. H. 1958. Notes on the biology of the five-junuled san dollar. *Biological Bulletin*, 114: 54-56.

Klein, T. 1734. Naturalis dispositio Echinodermatum. Gedani: T. J. Schreiber, 30-31 pp.

Lane, J. E. y J. M. Lawrence. 1982. Food, feeding and absorption efficiencies of the sand dollar *Mellita quinquesperforata* (Leske). *Estuarine Coastal Shelf Science*, 14: 421-431.

- Lamarck, J. B. 1801. *Systema des animaux sans vertebres*. Paris: (reprinted by impression Anastaltique, Culture et Civilisation, Bruxelles, 1969), 432 pp.
- Lamarck, J. B. 1816. *Histoire Naturelle des Animaux sans vertebres*. III. Paris. 130 pp.
- Lambert, J. y Thiéry, P. 1921. *Essai de nomenclature raisonnées des Échinides*. Chaumont, 607 pp.
- Leske, N. G. 1778. *Additamenta ad Jacob Theodory Klein Naturalem Dispositionem Echinodermatum et Lucubratiunculam de Aculeis Echinorum Marinorum*. Upsala, 216 pp.
- Lovén, S. 1892. *Echinologica*. Bihang Svenska Vetenskap Akademie Handlingar, 18: 1-73.
- Lütken, C. F. 1864. *Bidrag til Kundskab om Echiniderne*. Copenhagen, 139 pp.
- Maddison, W. P.; J. Donoghue y D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology*, 33: 83-103.
- Maluf, L. I. 1989. *Composition and distribution of the Central Eastern Pacific Echinoderms*. Natural History Museum of Los Angeles California. Technical reports, (2): 242 pp.
- Marcus, N. H. 1983. Phenotypic variability in echinoderms. In M. Jangoux and J. M. Lawrence (Eds.) *Echinoderm Studies*, Vol. 1. Rotterdam: A. A. Balkema, 203 pp.
- Michelin, M. H. 1858. Du genre *Mellita* Famille des Clypeastroides. *Revue et Magasin de Zoologie*, 8: 2-7.
- Mooi, R. J. 1987. A cladistic analysis of the sand dollars (Clypeasteroidea: Scutellina) and the interpretation of heterochronic phenomena. Tesis Doctoral, University of Toronto, 204 pp.

Mooi, R. y Harold, A. S. 1994. Anatomical observations of the sand dollar *Mellita quinquesperforata* (Leske, 1778) (Echinodermata: Echinoidea) and the designation of a neotype. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 107(4):751-759.

Mortensen, T. 1948. A monograph of the Echinoidea. Number 2 volume 4: Clypeastroida, Clypeastridae, Arachnoididae, Fibularidae, Laganidae and Scutellidae., Copenhagen: C. A. Reitzel Publishers, 471 pp.

Moss, J. E. y J. M. Lawrence. 1972. Changes in carbohydrate, lipid, and protein levels with age and season in the san dollar *Mellita quinquesperforata* (Leske). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 8: 225-239.

Nie, H. Norman; C. Hadlai Hull; J. G. Jenkins; Steinbrenner, K. y D. H. Bent. 1992. *Statistical Package for the Social Sciences*. MacGraw Hill, 4a. Edic., 675 pp.

Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. 1993. On Outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.

Nowlin, W. D. 1971. Water masses of general circulation of the Gulf of Mexico. *Oceanology International Offshore Technology*, 6: 28-33.

Ortiz, M. 1984. Los erizos irregulares (Echinoidea, Irregularia) mas comunes del Pacifico de Nicaragua. *Revista de Investigaciones Marinas*, 5: 91-94.

Paul, C. R. C. y A. B. Smith. 1988. *Echinoderm phylogeny and evolutionary biology*. Liverpool Geological Society, Claredon Press, 373 pp.

Pohle, G. 1989. Development and morphology of laboratory-reared larvae of *Dissodactylus nitidus*, 1840 (Decapoda: Brachyura), with a discussion of phylogenetic aspects in the Pinnotheridae. *Journal of Crustacean Biology*, 9: 278-296.

Rathbun, R. 1879. List of the Brazilian Echinoderms. Transactions of the Connecticut Academy, 5: 139-158.

Rathbun, R. 1886. Catalogue of the recent Echini in the United States National Museum. Proceedings of the United States National Museum 1886, 255-293.

Ravenel, E. 1848. Echinidae Recent and Fossil of South Carolina. Charleston, South Carolina, 4 pp.

Serafy, D. K. 1979. Memoirs of the Hourglass Cruises. V (III): Echinoids (Echinodermata: Echinoidea). St. Petersburg, Florida Department of Natural Resources, 120 pp.

Smith, A. B. 1984. Echinoid Palaeobiology. Special topics in Palaeontology. London, Press. 632 pp.

Smith, A.B. y J. Ghiold. 1982. Roles for holes in sand dollars (Echinoidea): a review of lunule function and evolution. Paleobiology, 8(3): 242-253.

Solis-Marín, F. A.; M. D. Herrero-Pérezrui; A. Laguarda-Figueras y J. Torres-Vega. 1993. Asteroideos y Equinoideos de México (Echinodermata). pp 91-105 En Biodiversidad Marina y costera de México. S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Com. Nal. Biodiversidad. CIQRO, México, 865 pp.

Solis-Marín, F. A. y Laguarda Figueras A. 1997. Historia de la sistemática de los equinodermos: de Ostrakoderma a Echinodermata. Revista Quetzal, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, 7:13-15.

Sprinkle, J. 1980. An overview of the fossil record. Echinoderms. Notes for a short course. Coedit. Broadhead, T.W. y Waters J.A. Univ. Tennessee Department of Geology Science. Studies in Geology, 3: 235 pp.

Stanley, S. M. y Campbell, D. L. 1981. Neogene Mass extinction of Western Atlantic Molluscs. *Nature*, 239: 457-459.

Stanton, R. J., Dodd, J. R. y Alexander, R. R. 1979. Eccentricity in the clypeasteroid echinoid *Dendraster*: environmental significance and application in Pliocene paleoecology. *Lethaia*, 12: 457-459.

Stefanini, G. 1911. Osservazione sulla distribuzione geografica, sulle origine e sulla filogenesi degli Scutellidae. *Bolletini di Società Geol. Italiana*, 30: 739-754.

Swift, C. C., Gilbert, C. R., Bortone, S. A., Burgess, G. H. y Verger, R. W. 1986. Zoogeography of the fresh water fishes of the southeaster United States: Savannah River to Lake Ponchartrain. In C. H. Hocutt y E. O. Wiley (eds.). *The Zoogeography of North American Freshwater Fishes*. New York. John Wiley, 866 pp.

Swofford, D. L. 1993. Phylogenetic analysis using parsimony. Version 3.1.1. Illinois Natural History Survey, Urbana Illinois.

Telford, M. 1983. An experimental analysis of lunule function in the sand dollar *Mellita quinquesperforata*. *Marine Biology*, 76: 125-134.

Telford, M. 1988. Ontogenetic regulatory mechanisms and evolution of mellitid lunules (Echinoidea, Clypeasteroidea). *Paleobiology*, 14 (1): 52-63.

Telford, M., Mooi, R. y O. Ellers. 1985. A new model of podial deposit feeding in the sand dollar *Mellita quinquesperforata* (Leske): the sieve hypothesis challenged. *Biological Bulletin*, 169: 431-448.

Telford, M. y R. Mooi. 1986. Resource partitioning by sand dollars in carbonate and siliceous sediments: evidence from podial and particle dimensions. *Biological Bulletin*, 171: 197-207.

Thorpe, R. S. 1976. Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. *Biological Reviews*, 51: 407-452.

Tommasi, L. R. 1974. Observacoes sobre la distribuicao batimétrica de seis espécies de equinodermes na regiao da desembocadura do Rio Doce. *Revista Brasil. Biologica*, 34(2): 187-190.

Verrill, A. E. 1868. Notes on Radiata. Number 3. On the geographic distribution of the echinoderms of the west coast of America. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 1: 323-351.

Verrill, A. E. 1871. Notes on Radiata. Number 8. Additional observations on echinoderms chiefly from the Pacific coast of America. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 1: 568-593.

Vermeij, G. J. y Petuch, E. J. 1986. Differential extention in tropical American molluscs: endemism, architecture and the Panama land bridge. *Malacologia*, 27: 29-41.

Watrous, L. E. y Q. Wheeler. 1981. The out group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*, 30: 1-11.

Weihe, S. C. y I. E. Gray. 1968. Observations on the biology of the san dollar *Mellita quinquesperforata* (Leske). *Journal of the Elisa Mitchell Scientific Society*, 84: 315-327.

Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics. The theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. University of Kansas, L., 439 pp.

Wiley, E. O., D.S. Causey, D. R. Brooks y V. A. Funk. 1991. *The Compleat Cladist. A primer of Phylogenetic Procedures*. Museum of Natural History. The University of Kansas. Lawrence, 158 pp.

Woodring, W. P. 1965. Endemism in the Middle Miocene Caribbean molluscan faunas. *Science*, 148: 961-963.

Zenkevitch, L. 1963. *Biology of the seas of the U.S.S.R.* Allen and Unwin Editors, London, 955 pp.