



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



RELACIÓN HETEROCRÓNICA ENTRE
Rhyncholampas pacificus (A. Agassiz, 1863) Y *Cassidulus*
caribaeorum Lamarck, 1801

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestro en ciencias
(Biología Marina)

presenta

ALEJANDRA MARTÍNEZ MELO

Director de Tesis: Dr. Francisco A. Solís Marín

Comité Tutoral: Dra. Gloria Alencaster Ybarra

Dra. Blanca E. Buitrón Sánchez

Dr. Alfredo Laguarda Figueras

Dr. Daniel Piñero Dalmau

México D.F., 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DO THE EVOLUTION – PEARL JAM

I'm ahead, I'm a man,
I'm the first mammal to wear pants.
I'm at peace with my lust,
I can kill 'cause in God I trust;
It's Evolution, Baby!

I'm at peace, I'm the man
buying stocks on the day of the crash.
On the loose, I'm a truck.
All the rolling hills, I'll flatten 'em out,
It's Herd Behavior!
It's Evolution, Baby!

Admire me, admire my home,
admire my son, he's my clone.
This land is mine, this land is free,
I'll do what I want but irresponsibly.
It's Evolution, Baby!

I'm a thief, I'm a liar;
there's my church, I sing in the choir:
"Hallelujah Hallelujah!!"

Admire me, admire my home,
admire my son, admire my clones.
'cause we know, appetite for a nightly feast.
Those ignorant indians got nothin' on me
Nothin', why?
Because... It's Evolution, Baby!

I am ahead, I am advanced,
I am the first mammal to make plans.
I crawled the earth, but now I'm higher.
2010, watch it go to fire.

It's Evolution, Baby!

Do The Evolution!

Hoy no es personal...

**Por las personas que perdimos la fe y la recuperamos
Por las personas que aún en los momentos más difíciles tratamos de mantener una
sonrisa y nuestro apoyo a los demás.
Por las personas que aún en el caos seguimos soñando, creando y esperando.
Por las personas que aún siguen siendo humanos.**

Por los que aún creemos en el futuro.

A pesar de todo...

AGRADECIMIENTOS PROFESIONALES

Dr. Francisco A. Solís Marín, gracias por su dirección durante la realización de esta tesis, todo el apoyo para conseguir la información necesaria y

Dr. Alfredo Laguarda Figueras y Dra. Blanca E. Buitrón

Dra. Gloria Alencaster Ybarra y Dr. Daniel Piñero Dalmau

A todas las personas que colaboraron con las recolectas. Club tío Kuri y los Suizos

Cynthia Ahearn y Dr. David Pawson.

Dra. Perrillat, Dr. Smithsonian y L. Zachos.

Dra. Laura Sanvicente

Scott Whitaker Biol. Brian Urbano.

M. en C. Magali Honey, Biol. Erick García y Biol. Julio Arriaga.

Dr. Hirilaos Lessios y Dr. Rich Mooi.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Amá, Apá y Bro.

Mando

Muriel y Nena

Los Ahearn

Rafa, Olga, Cyn, Tona, Nancy, Brian.

Club sorbinos del tío Kuri

Labo

Vero, Arte, Marisol

Potosinos

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	2
Erizos Pantropicales	2
Heterocronía	3
Orden Cassiduloidea	10
OBJETIVOS	14
Objetivo General	14
Objetivos Particulares	14
HIPÓTESIS	14
CAPÍTULO I. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	15
Justificación	16
Objetivo	16
Material y Método	16
Resultados	17
Sinonimias	18
Similitud Morfológica	19
Taxonomía de Casiduloides	21
Conclusiones	24
CAPÍTULO II. MORFOMETRÍA	26
Justificación	27
Objetivo	28
Material y Método	28
Resultados y Discusión	29
<i>Cassidulus caribaeorum</i> y	
“ <i>Rhyncholampas</i> ” <i>pacificus</i>	29
Otros Casiduloides	38
Conclusiones	40
CAPÍTULO III. SISTEMÁTICA MOLECULAR	42
Justificación	43
Objetivo	43
Material y Método	43
Resultados	44
Conclusiones	45
CONCLUSIONES GENERALES	47

ANEXO A. DESCRIPCIONES DE ESPECIES DEL ORDEN

CASSIDULOIDA Claus, 1880 <i>sensu</i> Suter, 1994	55
Familia Apatopygidae Kier, 1962	55
Género <i>Apatopygus</i> Hawkins, 1920, p. 393	55
<i>Apatopygus recens</i> (M. Edwards, 1863)	55
Familia Echinolampadidae Gray, 1851	57
Género <i>Conolampas</i> (A. Agassiz, 1883)	57
<i>Conolampas sigsbei</i> (A. Agassiz, 1878)	57
Género Echinolampas Gray, 1825	58
<i>Echinolampas alexandri</i> de Lorient, 1876	59
<i>Echinolampas appendiculata</i> Emmons, 1858	60
<i>Echinolampas crassa</i> (Bell, 1880)	61
<i>Echinolampas depressa</i> (Gray, 1851)	62
<i>Echinolampas koreana</i> H. L. Clark, 1925	63
<i>Echinolampas ovata</i> (Leske, 1778)	63
<i>Echinolampas sternopetala</i> A. Agassiz & H. L. Clark, 1907	65
Género Santeelampas Cooke, 1959	65
<i>Santeelampas oviformis</i> (Conrad, 1850)	66
Familia Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847	67
Género <i>Cassidulus</i> Lamarck, 1801	67
<i>Cassidulus caribaeorum</i> Lamarck, 1801	68
<i>Cassidulus conradi</i> (Conrad, 1850)	70
<i>Cassidulus ellipticus</i> (Kew, 1920)	71
<i>Cassidulus sabitonensis</i> (Kellum, 1926)	72
Género Eurhodia Haime, 1853	73
<i>Eurhodia holmesi</i> Twitchell, 1915	73
<i>Eurhodia relictata</i> Mooi, 1990	74
<i>Eurhodia rugosa</i> (Ravenel, 1848)	74
<i>Eurhodia trojanus</i> (W. Cooke, 1942)	75
Género <i>Oligopodia</i> Duncan, 1889	76
<i>Oligopodia epigonus</i> (v. Martens, 1865)	76
Género <i>Rhyncholampas</i> A. Agassiz, 1869	77
<i>Rhyncholampas ayresi</i>	78
<i>Rhyncholampas carolinensis</i> (Twitchell, 1915)	78
<i>Rhyncholampas evergladensis</i> (Mansfield)	79
<i>Rhyncholampas georgiensis</i> (Twitchell)	79
<i>Rhyncholampas gouldii</i> (Bouvé, 1846)	80
<i>Rhyncholampas pacificus</i> (A. Agassiz, 1863)	81

<i>Rhyncholampas rodriguezi</i> (Roig, 1926)	82
Familia Pliolampadidae Kier, 1962	83
Género <i>Gitolampas</i> Gauthier, 1889	83
<i>Gitolampas cuvieri</i> (Münster)	84
Anexo Familia Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847	84
Género <i>Echanthus</i> Cooke, 1942	84
<i>Echanthus placenta</i> Dames	85
ANEXO B. PARÁMETROS Y RESULTADOS DE LOS DIFERENTES ANÁLISIS DISCRIMINANTES	86
<i>Cassidulus caribaeorum</i> y <i>Rhyncholampas pacificus</i>	86
Géneros <i>Cassidulus</i> y <i>Rhyncholampas</i>	87
Géneros <i>Cassidulus</i> , <i>Eurhodia</i> y <i>Rhyncholampas</i>	88
Familia Echinolampadidae, Géneros <i>Echinolampas</i> y <i>Santeelampas</i>	89
ANEXO C. MORFOLOGÍA DE <i>Cassidulus caribaeorum</i> y <i>Cassidulus pacificus</i>	91
Periprocto	91
Peristoma	93
Sistema Apical	95
ANEXO D. GLOSARIO	97

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cenogénesis.	4
Figura 2. Desviació.	4
Figura 3. Variación adulta.	5
Figura 4. Reducción.	5
Figura 5. Aceleración.	6
Figura 6. Progénesis y Neotenia.	6
Figura 7. Retardo.	7
Figura 8. Hipermorfosis.	7
Figura I.1. Cladograma morfológico a nivel genérico (Suter, 1994a).	22
Figura I.2. Cladograma a nivel específico (Suter, 1994b).	23
Figura I.3. Clado B (Wilkinson, Suter y Shires, 1996).	24
Figura II.1. Mediciones a tomar para cada ejemplar.	29
Figura II.2. Análisis discriminante entre <i>C. caribaeorum</i> y <i>R. pacificus</i> .	30
Figura II.3. BOa VS PA.	31
Figura II.4. Análisis discriminante de los géneros <i>Cassidulus</i> y <i>Rhyncholampas</i>	32
Figura II.5. Ancho y Alto del periprocto. Géneros <i>Cassidulus</i> y <i>Rhyncholampas</i> .	33
Figura II.6. Provincia Caribeña del Terciario.	34
Figura II.7. Alometrías entre los caracteres distintivos de ambas especies.	36
Figura II.8. Predesplazamiento.	37
Figura II.9. Análisis dicriminante con los géneros <i>Cassidulus</i> , <i>Eurhodia</i> y <i>Rhyncholampas</i> .	39
Figura II.10. Análisis discriminante de la Familia Echinolampadidae, géneros <i>Echinolampas</i> y <i>Santeelampas</i> .	40
Figura III.1. Citocromo Oxidasa I. Máxima Parsimonia Bootstrap.	44
Figura III.2. Citocromo Oxidasa I. Neighbor Joining Bootstrap.	45
Figura III.3. Citocromo Oxidasa I. Neighbor Joining Bootstrap Consensus.	45

Figura A.1. <i>Apatopygus recens</i> .	56
Figura A.2. <i>Conolampas sigsbei</i> .	58
Figura A.3. <i>Echinolampas alexandri</i> .	60
Figura A.4. <i>Echinolampas appendiculata</i> .	61
Figura A.5. <i>Echinolampas crassa</i> .	62
Figura A.6. <i>Echinolampas depressa</i> .	63
Figura A.7. <i>Echinolampas ovata</i> .	64
Figura A.8. <i>Echinolampas sternopetala</i> .	65
Figura A.9. <i>Santeelampas oviformis</i> .	67
Figura A.10. <i>Cassidulus caribaeorum</i> .	69
Figura A.11. <i>Cassidulus conradi</i> .	70
Figura A.12. <i>Cassidulus ellipticus</i> .	71
Figura A.13. <i>Cassidulus sabitonensis</i> .	72
Figura A.14. <i>Eurhodia holmesi</i> .	74
Figura A.15. <i>Eurhodia rugosa</i> .	75
Figura A.16. <i>Eurhodia trojanus</i> .	76
Figura A.17. <i>Oligopodia epigonus</i> .	77
Figura A.18. <i>Rhyncholampas ayresi</i> .	78
Figura A.19. <i>Rhyncholampas carolinensis</i> .	79
Figura A.20. <i>Rhyncholampas evergladensis</i> .	79
Figura A.21. <i>Rhyncholampas georgiensis</i> .	80
Figura A.22. <i>Rhyncholampas carolinensis</i> .	81
Figura A.23. <i>Rhyncholampas pacificus</i> .	82
Figura A.24. <i>Rhyncholampas rodriguezii</i> .	83
Figura A.25. <i>Gitolampas cuvieri</i> .	84
Figura A.26. <i>Echanthus placenta</i> .	85
Figura C.1. Periprocto; <i>Cassidulus caribaeorum</i> .	91
Figura C.2. Periprocto; <i>Cassidulus pacificus</i> .	92
Figura C.3. Peristoma; <i>Cassidulus caribaeorum</i> .	93
Figura C.4. Peristoma; <i>Cassidulus pacificus</i> .	94
Figura C.5. Sistema apical; <i>Cassidulus caribaeorum</i> .	95
Figura C.6. Sistema apical; <i>Cassidulus pacificus</i> .	96

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Categorías de Heterocronía	8
Tabla I.1. Géneros y especies recientes de la Familia Cassidulidae	21
Tabla B.1. Coeficientes Estandarizados de la Función Canónica Discriminante; <i>C. caribaeorum</i> y <i>R. pacificus</i> .	86
Tabla B.2. Variables en el análisis; <i>C. caribaeorum</i> y <i>R. pacificus</i> .	87
Tabla B.3. Coeficientes Estandarizados de la Función Canónica Discriminante; géneros <i>Cassidulus</i> y <i>Rhyncholampas</i> .	87
Tabla B.4. Variables en el análisis; géneros <i>Cassidulus</i> y <i>Rhyncholampas</i> .	88
Tabla B.5. Coeficientes Estandarizados de la Función Canónica Discriminante; géneros <i>Cassidulus</i> , <i>Eurhodia</i> y <i>Rhyncholampas</i> .	88
Tabla B.6. Variables en el análisis; géneros <i>Cassidulus</i> , <i>Eurhodia</i> y <i>Rhyncholampas</i> .	89
Tabla B.7. Coeficientes Estandarizados de la Función Canónica Discriminante; géneros <i>Echinolampas</i> y <i>Santeelampas</i> .	89
Tabla B.8. Variables en el análisis; géneros <i>Echinolampas</i> y <i>Santeelampas</i> .	90

INTRODUCCIÓN

El Orden Cassiduloidea (Echinoidae: Echinodermata) es un grupo parafilético (Kier, 1962) que cuenta con 800 especies descritas, de las cuales la mayoría son fósiles (Mooi, 1990). La Familia Cassidulidae, Familia tipo del Orden contiene, entre otros géneros a *Cassidulus* y *Rhyncholampas*, los cuales han tenido múltiples problemas taxonómicos desde la proposición del género *Rhyncholampas* por A. Agassiz en 1863. Estos problemas se basan principalmente en que *C. caribaeorum* y *R. pacificus*, ambas especies tipo de sus respectivos géneros, tienen morfologías muy similares.

Algunos autores han realizado cladogramas del Orden basándose en datos morfológicos para conseguir la monofilia del taxón, llegando siempre a la conclusión de que los géneros *Cassidulus* y *Rhyncholampas* se encuentran fuertemente emparentados (Kier, 1962; Mooi, 1990; Suter 1994a, b y c; Wilkinson *et al*, 1996). Esta conclusión se ve reafirmada por una serie de autores que han mencionado que las únicas diferencias entre *C. caribaeorum* y *R. pacificus* son el tamaño y las alometrías que derivan del desarrollo ontogénico (Verrill, 1867; Clark, 1925; Mortensen, 1948; Kier, 1962; Carter, 1987 y Smith, 2005).

Cassidulus caribaeorum habita en las Indias Occidentales, mientras que *Rhyncholampas pacificus*, como su nombre lo indica, se localiza en la costa Occidental del Océano Pacífico desde las costas de Sinaloa, México hasta Panamá. Debido a que éstas especies son tan similares y habitan áreas que hace aproximadamente 3 m.d.a. se encontraban comunicadas por el canal de Panamá, podría sugerir un evento de especiación que relacione a ambas especies, como se supone han hecho otros equinoideos de aguas someras (Lessios, 1981; Lessios, 1998; Lessios y Cunningham, 1990; Bermingham, y Lessios, 1993; González y Lessios, 1999; McCartney *et al*. 2000; Lessios *et al*, 2001; Lessios *et al*, 2003; Zigler y Lessios, 2003; Zigler y Lessios, 2004).

Heterocronía significa “los cambios en un tiempo relativo de aparición y tasa de desarrollo para caracteres ya presentes en el ancestro y que se puede dar de dos maneras: Aceleración o Retardación de la ontogenia” (Gould, 2003). Debido a las relaciones morfológicas, taxonómicas y geográficas entre *C. caribaeorum* y *R. pacificus* me atrevo a suponer una relación heterocrónica entre ellas, es decir, que el cambio en la ontogenia de *R. pacificus* produjo la especiación dando origen a *C. caribaeorum*.

Conocer más acerca de la relación evolutiva entre *Cassidulus caribaeorum* y *Rhyncholampas pacificus* ayudará a conocer más de los procesos de especiación, sobretodo con los que tienen que ver con el Istmo de Panamá, zona considerada como uno de los más grandes experimentos de especiación en el mundo (Lessios, 1998).

ANTECEDENTES

ESPECIACIÓN DE ERIZOS PANTROPICALES

Lessios, en 1981, comienza preguntándose qué tan rápido divergen las poblaciones que fueron separadas por una barrera. Un claro ejemplo de ellas son las poblaciones que fueron separadas al emerger el Istmo de Panamá y cerrarse el paso entre el Pacífico y el Atlántico Tropical, por lo que realiza un estudio comparando morfológicamente tres géneros de erizos regulares pantropicales: *Eucidaris*, *Diadema* y *Echinometra*. Realiza un análisis morfométrico usando 23 caracteres con 20 organismos de cada población, además de hacer una diferenciación electroforética de 13 enzimas. Lessios concluye que, debido a la emersión del Istmo de Panamá en el Plioceno se han formado pares de especies gemelas; dichas especies han mostrado tener casi las mismas diferencias enzimáticas entre poblaciones de una especie que entre especies; con el análisis discriminante de los datos morfométricos concluye que sí hay diferencias morfológicas que puedan separar las poblaciones de especies, pero dichas diferencias no son substanciales haciendo comparaciones entre especies.

En 1984, Lessios realiza un estudio con las especies *Diadema antillarum* y *Diadema mexicana*, observando las épocas de desove; con ello se reconoce que los periodos reproductivos de ambas especies no se sobrelapan, por lo que no se podrían dar híbridos si es que en algún momento las poblaciones se volvieran simpátricas. Pero en 1990 Lessios y Cunningham mencionan que en el género *Echinometra* sí se sobrelapan las épocas de desove, por lo que sugieren la incompatibilidad gamética como aislante interespecífico; es por ello que se dan a la tarea de cruzar gametos de distintas especies, pero notaron que la tasa de fecundación heteroespecífica fue la misma que la homoespecífica; así como con los análisis morfométricos concluyen que no hay diferencias entre especies notablemente mayores que las diferencias entre poblaciones de la misma especie, esto hace suponer la existencia de alguna barrera precigótica para la futura fusión.

Bermingham y Lessios publican en 1993 un trabajo en el que tratan de conocer la tasa de variación de proteínas y ADN mitocondrial en erizos separados por el Istmo de Panamá trabajando una vez más con los géneros *Diadema*, *Echinometra* y *Eucidaris*; dan a conocer la distancia genética de 34 loci para *Diadema*, 31 para *Echinometra* y 25 en *Eucidaris*. Las distancias genéticas transmíticas fueron al menos 10 veces más grandes que las distancias genéticas intraespecíficas para *Echinometra* y *Eucidaris*, más no para *Diadema*, en el cual las distancias genéticas transmíticas no eran significativamente distintas a las distancias poblacionales, lo cual sugiere dos

opciones: 1) Las especies del género *Diadema* tienen una velocidad de cambio 10 veces más pequeña que los otros géneros o 2) que las especies de dicho género se separaron después que las de los géneros *Echinometra* y *Eucidaris*.

HETEROCRONÍA

Haeckel en 1866 propuso la teoría de la recapitulación, en la que sugiere que la ontogenia recapitula la filogenia. Menciona que los embriones de animales superiores presentan estadios similares a estadios adultos de animales inferiores. Esta teoría se presta a muchas controversias, e incluso personas de la misma corriente que Haeckel, los *Naturphilosophen*, han dado muy diversas interpretaciones a la misma; el Némesis de Haeckel, Karl Ernst von Baer, también pertenecía a los *Naturphilosophen*.

Von Baer estuvo durante toda su vida en contra de la teoría de la recapitulación haciendo dos importantes estatutos que la contradicen. El primero menciona que el desarrollo significa individualización y va de lo general a lo particular significando una diferenciación de algo único que parte de un estado común a todos. El segundo estatuto se refiere a que la recapitulación solo permite un camino para la metamorfosis y las anomalías tendrían que ser regresiones en la metamorfosis, porque al ser una metamorfosis lineal solo se puede mover hacia adelante o hacia atrás, nunca a los lados. Debido a todos los trabajos que von Baer hizo acerca de la teoría de la recapitulación, basándose en la embriología de los animales pudo hacer los ahora considerados más importantes trabajos de embriología en la historia. Así mismo redacta su propia teoría en donde menciona que los embriones de diferentes organismos en los primeros estadios son muy similares a otros, tanto así que no pueden ser identificadas sin que se sepa su origen.

La recapitulación que establece Haeckel (1866) se basa en dos procesos:

1. Adición binomial: Cuando al desarrollo del ancestro se le suman estadios ontogénicos.
2. Condensación: Cuando los estadios ancestrales se condensan estableciéndose como estadios previos en el descendiente.

Y son justo éstos cambios en la ontogenia los que explican la heterocronía; es decir, la evolución ocurre de dos formas: Por aparición de caracteres por efectos ambientales o por cambios en un tiempo relativo de aparición y tasa de desarrollo para caracteres ya presentes en el ancestro. Esta última es la definición de la heterocronía (de Beer, 1958 en McNamara, 1986). Es muy importante hacer notar que la heterocronía se refiere a los procesos que involucran un cambio ontogénico, no el resultado de dichos

procesos, puesto que un resultado puede darse de distintas formas. Lessios (1990) concluye que, se cumpla o no la recapitulación, la influencia de la filogenia sobre la ontogenia se encuentra en muchos trabajos publicados.

Las ocho categorías de heterocronía que propone De Beer (Gould, 2003) son:

- **CENOGÉNESIS.** Ocurre cuando un caracter aparece en los estadios juveniles del organismo ancestral y solo en los estadios juveniles del descendiente, produciendo adaptaciones juveniles o cenogénesis, sin afectar la filogenia (Fig. 1). Este tipo de mutaciones no pueden dar como resultado una heterocronía debido a que no altera el tiempo de aparición de dicho caracter en la ontogenia, solo cuando aparece dicho caracter.

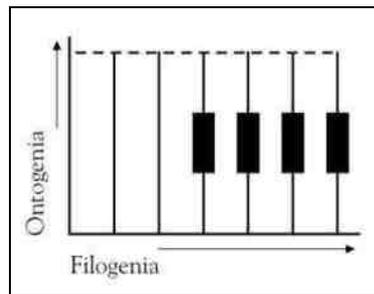


Fig. 1. Cenogénesis (Tomado de Gould, 2003).

- **DESVIACIÓN.** Se define cuando un caracter que se presenta en un estadio juvenil de un ancestro aparece en los estadios juveniles o adultos del descendiente, produciendo una sustitución de una nueva condición adulta y resultando en una desviación progresiva en la ontogenia del descendiente con respecto a la del ancestro (Fig. 2). Este nuevo caracter que produce efectos sobre los siguientes estadios del descendiente, es solo una desviación entre el ancestro y el descendiente, no la incorporación de caracteres juveniles en estadios adultos por heterocronía. Sin haber desplazamiento de un caracter no hay heterocronía.

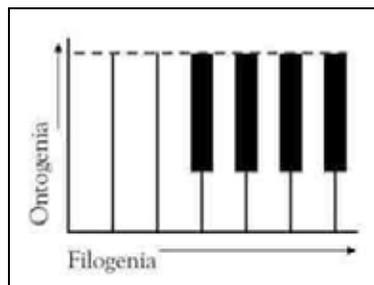


Fig. 2. Desviación (Tomado de Gould, 2003).

- **VARIACIÓN ADULTA.** Se dice de un caracter que ocurre en los estadios adultos del ancestro y reaparece en los estadios adultos del descendiente, dando como resultado las diferencias que se observan entre individuos, variedades y razas (Fig. 3). Cuando aparece una característica nueva en el estadio adulto es simplemente una desviación que tiene un efecto morfológico muy pequeño, aparece muy tarde en la ontogenia y no lo hace previamente a la reproducción (similar a la reducción y la desviación).

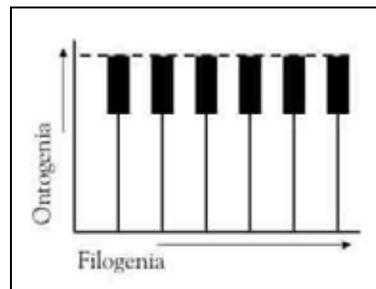


Fig. 3. Variación adulta
(Tomado de Gould, 2003).

- **REDUCCIÓN.** Ocurre cuando un caracter presente en los estadios juveniles y adultos del ancestro aparece solo en estadios juveniles del descendiente, resultando en una reducción del caracter a un vestigio (Fig. 4).

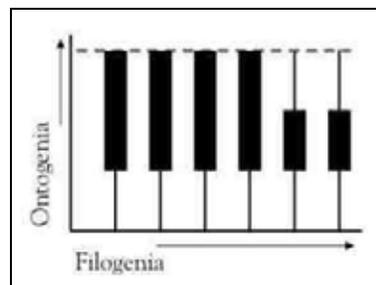


Fig. 4. Reducción (Tomado de
Gould, 2003).

- **ACELERACIÓN.** Se dice cuando un caracter se presenta en los estadios adultos del ancestro y en los estadios juveniles del descendiente, provocando la presencia cada vez más temprana del caracter ancestral (Fig. 5); ejemplo clásico de heterocronía la cual produce paralelismo.

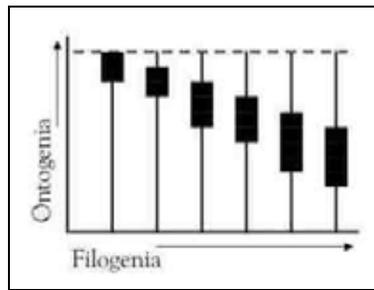


Fig. 5. Aceleración (Tomado de Gould, 2003).

- **PROGÉNESIS y NEOTENIA.** Ocurre cuando un carácter que se presenta en estadios juveniles del ancestro, se presenta en los estadios adultos del descendiente por un retardo relativo del desarrollo de algunas estructuras (Fig. 6). La progénesis son casos de pedomorfosis producidos por maduración acelerada y un corte precoz de la ontogenia; la neotenia son casos que involucran la retardación del desarrollo somático. De Beer (1958) los mezcla porque son resultados del mismo proceso: Aceleración.

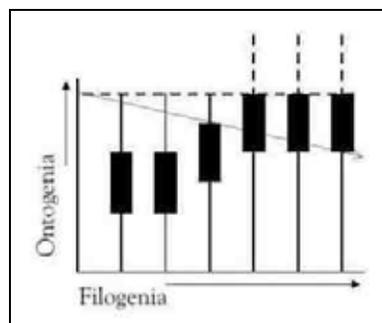


Fig. 6. Progénesis y Neotenia (Tomado de Gould, 2003).

- **RETARDO.** Ocurre cuando un carácter que aparece en estadios adultos del ancestro se presenta en los últimos estadios ontogénicos del descendiente, dando como resultado una reducción del carácter hasta tomar forma vestigial (Fig. 7). Gould (2003) lo considera otro caso de neotenia. Si los caracteres juveniles se retardan, los caracteres adultos serán desplazados gradualmente al final de la ontogenia hasta ser eliminados de la misma.

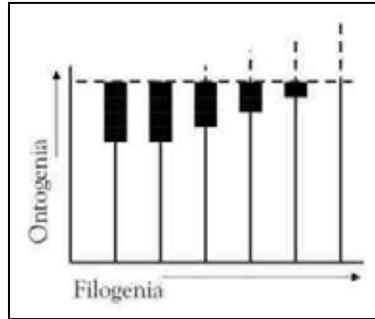


Fig. 7. Retardo (Tomado de Gould, 2003).

- **HIPERMORFOSIS.** Ocurre cuando un carácter presente en los estadios adultos del ancestro se presenta al mismo tiempo en el descendiente pero, al alargarse la ontogenia, deja de aparecer en el mismo estadio resultando en un solapamiento (Fig. 8). Esta prolongación de la ontogenia resulta de la retardación y maduración.

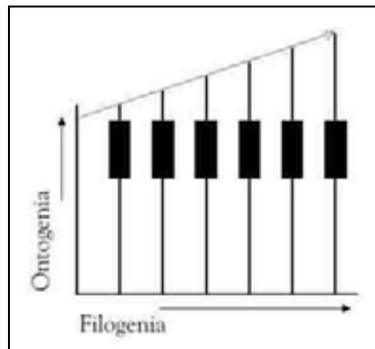


Fig. 8. Hipermorfosis (Tomado de Gould, 2003).

Gould (2003) solo acepta las últimas cuatro categorías como admisibles con dos bases comunes: aceleración y retardo (Tabla 1). Menciona que el paralelismo entre la ontogenia y la filogenia se produce por heterocronía y ésta a su vez proviene de la aceleración y retardo.

Tabla 1. Categorías de heterocronía (Gould, 2003).

Tiempo		Categoría según de Beer	Resultado Morfológico
Atributos somáticos	Órganos reproductivos		
Acelerados	---	Aceleración	Recapitulación (por Aceleración)
---	Acelerados	Progénesis	Pedomorfosis (por Truncación)
Retardados	---	Neotenia	Pedomorfosis (por Retardación)
---	Retardados	Hipermorfosis	Recapitulación (por Prolongación)

Recientemente algunas revisiones apuntan a los problemas que conlleva un análisis morfométrico somero para identificar procesos heterocrónicos.

Godfrey y Sutherland (1995) parten de que los procesos heterocrónicos involucran cambios en tres parámetros del desarrollo: tiempo de comienzo, tiempo de término y tasa de crecimiento, y éstos cambios pueden afectar el fenotipo del descendiente. Sin embargo muchas veces no se pueden obtener los datos de edad, pero utilizar el tamaño como un *proxy* de la edad es muy riesgoso, ya que el tamaño no necesariamente se encuentra directamente relacionado con la edad. Al analizar datos morfométricos para solucionar procesos heterocrónicos se deben tomar decisiones muy críticas con respecto a los patrones de crecimiento y la relación tamaño/edad; sugieren que estos estudios no se tomen como base única para reconocer heterocronías a menos que se tenga la información completa de la edad de los organismos para poder graficarla contra el desarrollo de los difentes caracteres. Algunos autores (Alberch *et al.*, 1979; McKinney, 1986, 1988; McNamara, 1986, Gould, 2003) mencionan que, al faltar datos de la edad se pueden utilizar los datos de tamaño, siempre y cuando se pueda corresponder con la edad.

Reilly, Wiley y Meinhardt (1997) mencionan cuatro problemas fundamentales del análisis heterocrónico: 1) El uso inconsistente de los términos (ej. neotenia y progénesis), 2) El término “Forma terminal” ha sido usado de tal manera que falla al separar la ontogenia somática de la ontogenia reproductiva, 3) Los patrones y procesos se han confundido, 4) El modelo debe ser limitado a patrones filogenéticos, sin embargo ha sido utilizado para realizar comparaciones intraespecíficas. Al ver el problema que hay entre los diferentes conceptos que se tienen para los resultados de los procesos heterocrónicos, se dan a la tarea de describir los conceptos *paedotipia*, *peratipia*, *isotipia*, *paedogénesis*, *peragénesis* e *isogénesis* tratando de dar una respuesta a la confusión que existe entre diferentes términos o incluso diferentes definiciones para el mismo término.

A pesar de todas las controversias, Gould (2003) menciona que la heterocronía representa el camino más fructífero para extraer información sobre la recapitulación mediante datos clásicos de macroevolución y morfología.

Dentro de los trabajos más importantes que conjugan los conceptos heterocrónicos y la evolución de equinoideos se encuentra la tesis doctoral de Richard Mooi (1987) en la que interpreta el surgimiento de un nuevo taxón de clypesateroides enanos originados pedomórficamente. Poco después, McNamara (1988), utilizando la primera edición del trabajo de Gould (1977) como referencia, publica un capítulo explicando cómo la heterocronía en erizos regulares derivó en alometrías que dieron origen a los erizos irregulares, todo ello mediante el desplazamiento diferenciado de las placas esqueléticas.

ORDEN CASSIDULOIDA

La Clase Echinoidea Leske, 1778, cuenta con aproximadamente 900 especies recientes (Hyman, 1955). Son equinodermos de forma globosa, oval o discoidal, orientados con la superficie oral hacia el sustrato, provistos de dos a cinco gónadas (generalmente cinco) y cubierto con espinas sobre la testa que forma el endoesqueleto, el cual consta de placas calcáreas unidas estrechamente y arregladas en 20 meridianos: 10 ambulacrales y 10 interambulacrales, de las cuales las más notorias se encuentran perforadas por poros que permiten el paso de los podios. Todas las especies conocidas son exclusivamente marinas y de vida libre. Esta clase se divide en dos grandes grupos: los erizos regulares y los erizos irregulares que se diferencian entre sí por la simetría de su forma corporal externa y por la posición del ano con respecto al sistema apical (Hyman, 1955).

La Cohorte Irregularia Latreille, 1825 o erizos irregulares son comúnmente conocidos como bizcochos de mar, galletas de mar y erizos acorazonados y presentan una tendencia hacia la bilateralidad; las testas tienen diversidad de formas, desde globosas hasta aplanadas en mayor o menor grado, la región oral se encuentra hacia el sustrato y el ano se ha desplazado del centro de la región aboral (Hyman, 1955). Dentro de dicha cohorte se encuentran los erizos del Orden Cassiduloidea Claus, 1880, grupo parafilético (Kier, 1962) con 800 especies, la mayoría fósiles (Mooi, 1990).

El trabajo más importante acerca de la clasificación de equinoideos hasta la fecha es el que realizara Mortensen en 1948, donde menciona que el Orden Cassiduloidea contiene a las familias Galeropygidae con 8 géneros, Echinobrissidae con 26 géneros, Cassidulidae con 26 géneros, Echinolampadidae con 8 géneros, Archiaciidae con 9 géneros, Neolampadidae con 5 géneros y Conoclypidae con 2 géneros.

Kier (1962) publica una extensa revisión sobre la paleontología, morfología y correcta clasificación de los taxa pertenecientes al Orden Cassiduloidea colocando en él a las familias Clypeidae con 7 géneros, Echinolampadidae con 5 géneros, Archiacidae con 2 géneros, Faujasidae con 12 géneros, Clypeolampadidae con 2 géneros, Nucleolitidae con 12 géneros, Pliolampadidae con 12 géneros, Galeropygidae con 2 géneros, Apatopygidae con un solo género y Cassidulidae con 6 géneros.

Suter (1994c) presenta su tesis doctoral haciendo una propuesta de filogenia para los casiduloides basándose en la filogenia que maneja Kier pero incluyendo algunos elementos de los órdenes Clypeasteroidea, Oligopygoidea, Neolampadoidea y de la familia Conoclypidae.

Smith publica en 2005 una página en Internet reconocida mundialmente por la ayuda que ofrece para identificar equinoideos; en dicha página maneja al Orden Cassiduloidea conteniendo a las familias Neolampadidae con 4 géneros, Apatopygidae

con 3 géneros, Plesiolampadidae con 4 géneros, Oligopygidae con 2 géneros, Conoclypidae con 2 géneros, Faujasiidae con 13 géneros, Cassidulidae con 5 géneros, Echinolampadidae con 6 géneros, Pygaulidae con 6 géneros, Archiaciidae con 2 géneros y al grupo de los “Gitolampadidos” con 6 géneros, el cual maneja a nivel familia pero aún no ha sido descrito y/o publicado de manera formal.

La clasificación que se desprende del trabajo de Mortensen (1948) es muy completa ya que maneja muchos equinoideos de todo el mundo, por lo que la comparación de caracteres es más meticulosa, sin embargo no se ha actualizado, por lo que no menciona las especies que se han descrito recientemente. La propuesta de clasificación de Smith (2005), aunque es sencilla y muy reconocida, maneja grupos que todavía no se han validado, por lo que sería incorrecto manejarlos.

Kier (1962) es quien ha escrito, hasta el momento, el trabajo más extenso sobre Cassiduloides, aportando una extensa información sobre caracteres morfológicos de especies fósiles y recientes, pero Suter (1994c) publica una filogenia que resulta más conveniente debido a que ha actualizado la información de Kier. La ubicación taxonómica (*sensu* Suter, 1994c) de las especies utilizadas en ésta tesis es:

Cohorte Irregularia Latreille, 1825

Superorden Microstomata A.B. Smith, 1984

Serie Neognathostomata A. B. Smith, 1981

Orden Cassiduloida Claus, 1880

Familia Apatopygidae Kier, 1962

Género *Apatopygus* Hawkins, 1920, p. 393

Apatopygus recens (M. Edwards, 1863)

Familia Echinolampadidae Gray, 1851

Género *Conolampas* (A. Agassiz, 1883)

Conolampas sigsbei (A. Agassiz, 1878)

Género Echinolampas Gray, 1825

Echinolampas alexandri de Loriol, 1876

Echinolampas appendiculata Emmons, 1858

Echinolampas crassa (Bell, 1880)

Echinolampas depressa (Gray, 1851)

Echinolampas koreana H. L. Clark, 1925

Echinolampas lycopersicus

Echinolampas ovata (Leske, 1778)

Echinolampas sternopetala

A. Agassiz & H.L. Clark, 1907

Género *Santeelampas* Cooke, 1959

Santeelampas oviformis (Conrad, 1850)

Familia Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847

Género *Cassidulus* Lamarck, 1801

Cassidulus caribaeorum Lamarck, 1801

Cassidulus conradi (Conrad, 1850)

Cassidulus ellipticus (Kew, 1920)

Cassidulus sabitonensis (Kellum, 1926)

Género *Echanthus* Cooke, 1942

Echanthus placenta Dames

Género *Eurhodia* Haime, 1853

Eurhodia holmesi Twitchell, 1915

Eurhodia relictata Mooi, 1990

Eurhodia rugosa (Ravenel, 1848)

Eurhodia trojanus (W. Cooke, 1942)

Género *Oligopodia* Duncan, 1889

Oligopodia epigonus (v. Martens, 1865)

Género *Rhyncholampas* A. Agassiz, 1869

Rhyncholampas ayresi

Rhyncholampas carolinensis (Twitchell, 1915)

Rhyncholampas evergladensis (Mansfield, 1932)

Rhyncholampas georgiensis (Twitchell)

Rhyncholampas gouldii (Bouvé, 1846)

Rhyncholampas pacificus (A. Agassiz, 1863)

Rhyncholampas rodriguezii (Roig, 1926)

Familia Pliolampadidae Kier, 1962

Género *Gitolampas* Gauthier, 1889

Gitolampas cuvieri (Münster)

Cabe mencionar que el género *Echanthus* (previamente enlistado) no es mencionado por Suter (1994c) debido a que no lo utilizó para su análisis, por lo que en este trabajo se ingresó como lo hiciera Cooke al describirlo (1942) (Cassiduloidea:Cassidulidae).

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Aportar evidencia de que *Rhyncholampas pacificus* originó a *Cassidulus caribaeorum* estudiando el proceso heterocrónico que sucedió entre ellas y contribuir con información para la correcta clasificación de los géneros a los que pertenecen.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Contribuir a la clasificación taxonómica de los géneros *Cassidulus* Lamarck, 1801 y *Rhyncholampas* A. Agassiz, 1869 mediante una revisión exhaustiva de sus sinonimias.
2. Analizar y comparar morfológicamente las testas de *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801 y *Rhyncholampas pacificus* (Agassiz, 1863) para conocer e interpretar el proceso heterocrónico entre ellas.
3. Conocer la filogenia molecular de los géneros *Rhyncholampas* A. Agassiz, 1869 y *Cassidulus* Lamarck, 1801 mediante el análisis del genoma ribosomal 16s y COI (Citocromo Oxidasa I).

HIPÓTESIS

Debido a que las zonas donde se distribuyen *C. caribaeorum* y *R. pacificus* estuvieron comunicadas hace aproximadamente 3 m.d.a. y que la morfología entre ellas es muy similar, me atrevo a suponer que ***Rhyncholampas pacificus* dio origen a *Cassidulus caribaeorum* pasando por un proceso heterocrónico**, ya que es mediante la heterocronía que se llega a un evento de especiación alterando básicamente las relaciones de las alometrías entre especies.

CAPÍTULO I

REVISIÓN BIBLIOGRAFICA DE LOS GÉNEROS *Cassidulus* y *Rhyncholampas*

JUSTIFICACIÓN

Algunos autores (Mortensen, 1948; Kier, 1962; Suter, 1994c; Smith, 2005) han intentado proponer la correcta clasificación del Orden Cassiduloidea, pero ninguno ha hecho una revisión histórica acerca de las razones por las que se han propuesto las diferentes clasificaciones, así como de la nomenclatura de los grupos que lo conforman, todo esto ha traído problemas cuando se trata de describir especies nuevas o de darles un correcto acomodo a las existentes. Los géneros *Rhyncholampas* y *Cassidulus*, así como las especies que los conforman, han pasado por éstos problemas. Kier (1962) propone una clasificación y nomenclatura para todos los taxa del Orden, sin embargo esto no resolvió los problemas taxonómicos; todos los autores que han intentado clasificarlos (Mortensen, 1948; Kier, 1962; Suter, 1994c; Smith, 2005) comparten una sola idea: el Orden Cassiduloidea es un grupo parafilético.

Debido a lo anterior es necesario hacer una revisión de los trabajos que mencionan a los géneros y las especies de nuestro interés que lo conforman para buscar una solución a los problemas taxonómicos que existen entre ellos.

OBJETIVO

Contribuir a la clasificación taxonómica de los géneros *Cassidulus* Lamarck, 1801 y *Rhyncholampas* A. Agassiz, 1869 mediante una revisión exhaustiva de sus sinonimias.

MATERIAL Y MÉTODO

Se revisaron todas las publicaciones disponibles en la biblioteca del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos y de la Colección de Equinodermos del Museo Smithsonian donde se hace referencia a los géneros *Cassidulus* y/o *Rhyncholampas* para, al tener la mayor cantidad disponible de información, proponer una correcta nomenclatura y clasificación para los mismos.

RESULTADOS

El género *Cassidulus* Lamarck, 1801 conserva cuatro especies recientes (*Cassidulus caribaeorum*, *C. infidus*, *C. mitis* y *C. malayanus*), mientras que el género *Rhyncholampas* A. Agassiz, 1863 conserva solo una (*Rhyncholampas pacificus*). Cuando Lamarck propone la existencia del género *Cassidulus* menciona tres especies como parte de éste: *Cassidulus caribaeorum*, *C. scutellanus* y *C. belgicus*, estableciendo la primera como especie tipo.

En 1857 Désor separa a *Cassidulus Marmimi* Agassiz como especie tipo del género *Rhynchopygus* (Fam. Cassidulidae). En 1863 A. Agassiz describe la especie *Pygorhynchus pacificus*, época en la que dicho género contaba con *P. lapis cancri* como especie tipo (Mortensen, 1948).

Años después el mismo Agassiz (1869) señala que el género *Cassidulus*, tal como lo establece Lamarck (1801), contiene dos especies tipo: *Cassidulus lapis cancri* y *C. caribaeorum*, cuando en realidad Lamarck establece a ésta última como especie tipo y nunca menciona a *C. lapis cancri* en su trabajo. De cualquier forma, A. Agassiz toma la decisión de crear el género *Rhyncholampas* como una respuesta a los problemas con el género *Cassidulus*. Él señala: “*propongo retener temporalmente al género Cassidulus para las especies fósiles relacionadas con C. lapis cancri y dejar a los paleontólogos la tarea de delimitar adecuadamente dicho género y separar del género Cassidulus, bajo el nombre de Rhyncholampas a un nuevo género que incluya a Cassidulus caribaeorum y a su representante de la Costa Occidental, el cual fue llamado originalmente Pygorhynchus pacificus*”.

Desde 1869 se han escrito muchos trabajos sobre dichos géneros y se han aplicado diversas clasificaciones: H. L. Clark (1925) establece como especie tipo del género *Rhyncholampas* a *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801; Tortonese (1933) conserva el nombre *Rhyncholampas* con *Pygorhynchus* y *Rhynchopygus* como sinónimos; Mortensen (1948) menciona que apoya a Grant y Hertlein (1938) al reinstalar a *caribaeorum* como especie tipo de *Cassidulus*, refiriendo a *C. pacificus* dentro del mismo género; Cooke (1942) puntualiza que *caribaeorum* es la única especie que puede ser el genotipo de *Cassidulus*.

Kier (1962) revisa, entre otras cosas, la paleontología del Orden Cassiduloidea y propone el origen del género *Rhyncholampas* en el Paleoceno (Terciario) y el origen de *Cassidulus* en el Eoceno (Terciario) y establece a *Rhyncholampas pacificus* como la especie tipo del género.

Mooi (1990) hace una revisión de las especies recientes de la Familia Cassidulidae y mantiene válidos a *Rhyncholampas* y *Cassidulus* como géneros distintos y a

Rhyncholampas pacificus y *Cassidulus caribaeorum* como sus especies tipo respectivamente.

SINONIMIAS

Debido a los problemas de clasificación, han surgido diversos sinónimos para ambos géneros *Rhyncholampas* y *Cassidulus*, así como para sus especies tipo:

Rhyncholampas (Kier, 1962):

- Plagiopygus* Lambert, 1898
- Nucleolites* De France, 1825
- Pleuropygus* Lambert, 1913
- Plagiopyga* Boheman, 1848
- Anisopetalus* Arnold & Clark, 1927
- Galerolampas* Cotteau, 1889
- Gisopygus* Gauthier, *in* Fourtau, 1899

Especie tipo *Rhyncholampas pacificus* (Mortensen, 1948):

- Pygorhynchus pacificus* A. Agassiz, 1863
- Rhyncholampas pacificus* A. Agassiz, 1869
- Rhynchopygus pacificus* A. Agassiz, 1872-74
- Cassidulus Eugenie* Lovén, 1874
- Cassidulus pacificus* Lovén, 1874
- Rhyncholampas pacifica* H. L. Clark, 1917

Cassidulus (Mortensen, 1948 y Kier, 1962):

- Rhynchopygus* d'Orbigny, 1855
- Rhyncholampas* A. Agassiz, 1869
- Corystus* Pomel, 1883
- Plagiopygus* Lambert, 1897

Pleuropygus Lambert & Thiéry, 1913

Glossaster Lambert, 1918

Lovenilampas Maury, 1934

Especie tipo *Cassidulus caribaeorum* (Mortensen, 1848):

Cassidulus caribaeorum Lamarck, 1801

Cassidulus auctralis Lamarck, 1816

Cassidulus Richardii Deslongchamps, 1824

Cassidulus australis Blainville, 1834

Nucleolites Richardi Desmoulins, 1837

Cassidulus guadaloupensis Duchassaing, 1847

Cassidulus caribaeorum Lütken, 1864

Cassidulus (Rhynchopygus) Caribaeorum Lütken, 1864

Rhyncholampas caribaeorum A. Agassiz, 1869

Rhynchopygus caribaeorum A. Agassiz, 1904

Rhyncholampas cariboearum H. L. Clark, 1917

Rhynchopygus Caribaeorum Lambert y Thiéry, 1921

SIMILITUD MORFOLÓGICA

A pesar de la aceptación general de mantener ambos géneros como válidos, ha habido algunos autores que reconocen el gran parecido entre ambos géneros y sus especies tipo:

Verrill (1867) menciona que “*Cassidulus* se diferencia en varias estructuras de importancia, como el número y arreglo de los poros de la roseta alrededor de la boca, y en no tener pares de poros en la roseta dorsal conectados por canales transversos, los cuales, en *Pygorhynchus pacificus* son profundos y conspicuos y separados por series de pequeños tubérculos”.

Clark (1925) hace notar que “*Rhyncholampas caribaeorum* tiene una área mediactinal con perforaciones profundas y ornamentada; de color blanco, amarillento o café pálido” y acerca de *Rhyncholampas pacifica* dice que tiene “una área mediactinal

con orificios someros y pequeños o sin ornamentaciones; color café pálido o amarillento, moteado con un color verduzco”

Mortensen (1948) puntualiza que “Los únicos caracteres sobre los cuales se basaría la distinción genérica entre *caribaeorum* y *pacificus* es el desarrollo de los petaloides y sus poros, del mismo tamaño en *caribaeorum* y de distinto tamaño en *pacificus*, con el poro más externo elongado”.

Kier (1962) coincide en que “*Cassidulus* es muy similar y con muy pocas dudas desciende de *Rhyncholampas*, del cuál difiere solamente en tener un sistema apical monobasal. *Rhyncholampas* tiene fuertes afinidades con *Cassidulus* y se muestra con la existencia de algunas especies con caracteres intermedios entre éstos dos géneros”.

Al mismo tiempo Kier (1962) señala que Dirham y Melville en 1957 trataron de dividir al Orden Cassiduloidea en dos órdenes: Nucleolitida: con sistema apical tetrabasal y poros desiguales en los petaloides y Casiduloidea: con sistema apical monobasal y poros casi del mismo tamaño en los petaloides. Kier (1962) menciona que esa división no es sencilla debido a que muchos géneros, incluyendo *Rhyncholampas*, tienen un sistema apical monobasal pero los poros de los petaloides muy desiguales, siendo éstos la mayoría. “Si ésta clasificación fuera usada *Cassidulus* no estaría dentro del mismo Orden que su género más relacionado, incluso si éstos géneros solo se diferencian en el sistema apical”.

Carter (1987) nota que : “las especies de *Cassidulus* o *Rhyncholampas* tienen una area desnuda en la superficie oral, caracterizada por muchos orificios pequeños y notorios. En *Rhyncholampas* o *Cassidulus* generalmente la región peristomal se encuentra deprimida; ésto muestra que ambos géneros son muy parecidos entre ellos”.

Smith (2005), uno de los últimos autores que ha trabajado con Cassiduloideos menciona que: “*Rhyncholampas* se distingue de *Cassidulus* por su testa larga, más ancha, petaloides lanceolados, generalmente con un periprocto más posterior y filodios con placas mas ocluidas. Sin embargo, éstas diferencias se encuentran relacionadas con el tamaño y no se ve claramente que haya la suficiente evidencia como para mantener separados dichos géneros”.

Mortensen (1948) menciona “hasta que se haga una comparación de organismos del mismo tamaño de ambas especies, esas diferencias de importancia me uno a Agassiz, H. L. Clark y Grant y Hertlein en mantener éstas dos especies, *Cassidulus caribaeorum* y *Rhyncholampas pacificus*, como congénicas, lo que significa que *Rhyncholampas*, como *Rhynchopygus*, se vuelven sinónimos de *Cassidulus*. Para el género *Cassidulus* es, de acuerdo a lo que se ha visto anteriormente, *C. caribaeorum* la especie tipo, así como la especie *C. pacificus*”.

TAXONOMÍA DE CASIDULOIDEOS

Kier (1962) hace una revisión taxonómica exhaustiva del Orden Cassiduloidea, donde ubica a los género *Rhyncholampas* y *Cassidulus* dentro de la familia Cassidulidae junto con los géneros *Rhynchopygus* d'Orbigny, 1856 con sus sinonimias *Paralampas* Duncan y Salden y *Procassidulus* Lambert; *Nucleopygus* L. Agassiz, 1840 con sus sinónimos *Lychnidius* Pomel y *Porobrissus* Lambert; *Hypsopygaster* Bajarunas, 1915 y *Ochetes* Pomel, 1883.

Mooi (1990) enlista 30 especies recientes del Orden Cassiduloidea, integrando en él cuatro familias: Echinolampadidae Gray, 1851; Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847, Apatopygidae Kier, 1962 y Neolampadidae Lambert, 1918. La familia Cassidulidae (Tabla I.1) contiene cinco géneros y ocho especies:

Tabla I.1. Géneros y especies recientes de la familia Cassidulidae (Mooi, 1990).

Familia Cassidulidae L. Agassiz y Desor, 1847	
<i>Cassidulus</i>	Lamarck, 1801
<i>caribaeorum</i>	Lamarck, 1801
<i>infidus</i>	Mortensen, 1948
<i>mitis</i>	Krau, 1954
<i>malayanus</i>	(Mortensen, 1948)
<i>Eurhodia</i>	Haime en d'Archiac y Haime, 1853
<i>relicta</i>	Mooi, 1990
<i>Oligopodia</i>	Duncan, 1889
<i>epigonus</i>	(van Martens, 1865)
<i>Rhyncholampas</i>	A. Agassiz, 1869
<i>pacificus</i>	(A. Agassiz, 1863)
<i>Studeria</i>	Duncan, 1891
<i>recens</i>	(A. Agassiz, 1863)

En el clave taxonómica que acompaña al listado se marcan como caracteres diferenciales entre *Rhyncholampas pacificus* y las especies del género *Cassidulus* al tamaño de la testa y el número de podios respiratorios en el petaloide anterior, ambos caracteres asociados al tamaño (Kier, 1962).

En 1994 Suter trabajó con morfología de casiduloideos para proponer relaciones filogenéticas entre ellos. Primero Suter (1994a) trabajó con 40 caracteres morfológicos y 97 estados de caracter de ejemplares fósiles y recientes obteniendo datos de 97 especies

incluyendo fósiles y ejemplares recientes del género *Rhyncholampas*. En el cladograma que propone para las relaciones morfológicas (Fig. I.1) coloca a los géneros *Rhyncholampas* y *Cassidulus* como grupos hermanos, siendo más autopomórficos los de la familia Cassidulidae.

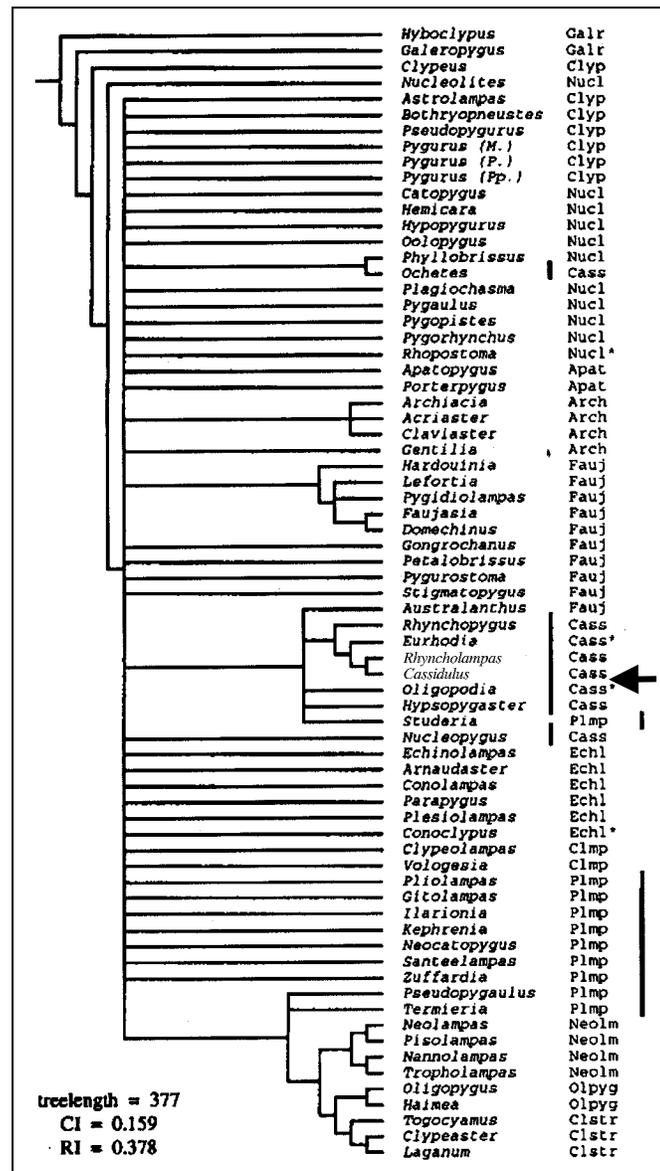


Fig. I.1. Cladograma morfológico a nivel genérico propuesto por Suter (1994a).

Sus resultados sugieren que algunas familias de casiduloides no pueden ser separadas, debido a que su clasificación parece ser la correcta, pero a su vez apoya el reacomodo de distintos géneros. El cladograma final requiere algunos cambios que él

mismo sugiere para poder proponer las tendencias evolutivas de varios caracteres. También sugiere el uso de métodos moleculares para apoyar o desmentir la relación que propone.

Suter (1994b) menciona que los trabajos que se han realizado a la fecha no contemplan los suficientes caracteres que soporten una filogenia monofilética, incluyendo muchas veces caracteres presentes en otros grupos como los clypeasteroides. Suter utiliza 71 caracteres morfológicos de las 30 especies actuales que cita Mooi (1990) (sin tomar en cuenta alguna especie fósil) teniendo como resultado un cladograma (Fig. I.2) en el que *Cassidulus caribaeorum* se encuentra más relacionado con *Cassidulus infidus* y *Cassidulus mitis* que con *Rhyncholampas pacificus* pero éstas últimas cuatro especies se encuentran más relacionadas morfológicamente entre ellas que con *Cassidulus malayanus*, por lo que se podría sugerir la inserción de *Rhyncholampas pacificus* en el género *Cassidulus*.

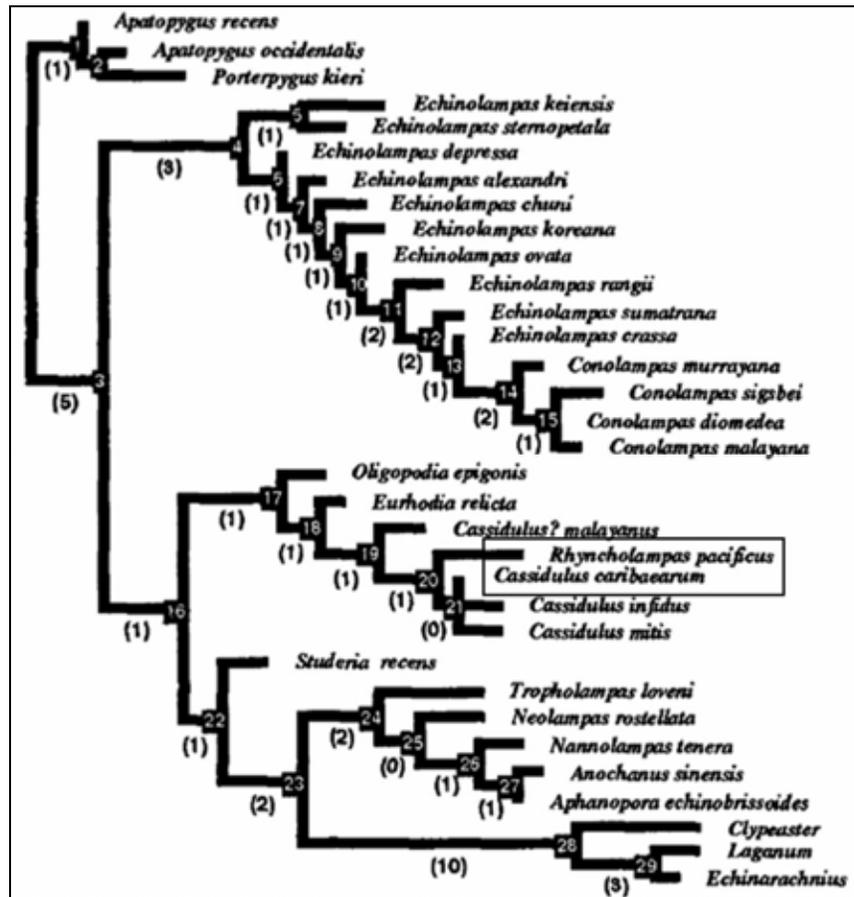


Fig. I.2. Cladograma propuesto a nivel específico por Suter, 1994b.

Wilkinson *et al.* (1996) aplicaron el método Cladista del Consenso Reducido (RCC por sus siglas en inglés) a los datos de Suter, 1994a y 1994b para resolver mejor las relaciones filogenéticas de los casiduloides. Como resultado proponen un cladograma prácticamente no resuelto en el cual se separan cuatro pequeños Clados, de los cuales el Clado B (Fig. I.3) es el que más nos interesa debido a se compone por los géneros *Oligopodia*, *Rhynchopygus*, *Eurhodia*, *Rhyncholampas* y *Cassidulus*.

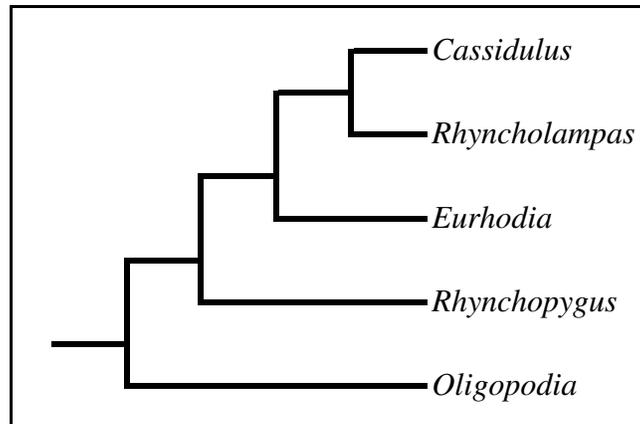


Fig. I.3. Clado B (Tomado de Wilkinson, Suter y Shires, 1996).

CONCLUSIONES

Como hemos visto, los géneros *Cassidulus* y *Rhyncholampas* tienen una larga historia de problemas taxonómicos derivados de descripciones someras de los géneros y las especies, así como la presencia de caracteres muy similares que vuelven casi imperceptibles los límites entre una especie y otra. Lamarck propone al género *Cassidulus*, su especie tipo y la pertenencia de dos especies más en un solo párrafo, sin hablar de caracteres distintivos de alguno de estos taxa. El problema se hizo mayor cuando Agassiz propuso al género *Rhyncholampas* solo para dividir especies recientes de especies fósiles, práctica que es común mas no correcta al tratar de clasificar grupos mayormente fósiles; obviamente Agassiz tampoco da suficiente información acerca de los caracteres morfológicos que dividan ambos géneros.

Por la falta de información que ayude a dividir ambos géneros y por la incorrecta forma de proponer al género *Rhyncholampas* que se propone la desaparición del mismo como género válido y la introducción de todas sus especies en el género *Cassidulus*, permaneciendo *C. caribaeorum* como especie tipo.

Debido a que han sido descritas bastantes especies para ambos géneros y éstas a su vez han tenido diversas sinonimias, es muy probable que al principio parezca una tarea titánica pero necesaria y para ello será de suma importancia obtener toda la información existente de la Familia y trabajar con la mayor cantidad de ejemplares posible. Suena casi imposible, pero es imprescindible si lo que se busca es ordenar a éste grupo que parece ser uno de los más problemáticos de la Clase Echinoidea.

Concluir basándome en la historia taxonómica de los géneros *Rhyncholampas* y *Cassidulus* es correcto, sin embargo resulta conveniente confirmarla o refutarla con análisis de morfometría y de sistemática molecular ya que, como menciona Mortensen (1948): “*al comparar ejemplares del mismo tamaño de ambas especies se resolverá este viejo problema taxonómico*”.

CAPÍTULO II

MORFOMETRÍA

JUSTIFICACIÓN

La Morfometría es el campo del análisis estadístico multivariado encargado de los métodos necesarios para conestar las preguntas: Cuál es la forma promedio de un hueso/órgano/estructura dentro de una población? Cuál es el patrón de variación de dicho caracter en la población? Qué tan diferentes son los grupos en cuanto a forma? (Slice, 2007). El análisis de la forma es una parte fundamental de la investigación, no solo biológica, ya que éste método de análisis ha tenido una gran aplicación en Antropología y Limnología.

De los análisis morofométricos aplicados en Equinodermos encontramos los trabajos de Kier (1967a), quien revisa morfológica y morfométricamente a las especies del género *Oligopygus* tomando en cuenta diferentes tallas de la testa, así como el número de poros en cada medio petaloide. En ese mismo año, realiza un estudio acerca de dimorfismo sexual en equinoideos del Eoceno (Kier, 1967b), en el cual compara las testas de machos y hembras de las diferentes especies graficando el largo de la testa contra en alto y el ancho.

Cuando Carter y Beisel (1987) transfieren a *Cassidulus trojanus* al género *Eurhodia* se basan en una comparación intergenérica de la proporción del ancho con el largo de la testa utilizando especies de los géneros *Cassidulus*, *Eurhodia* y *Rhyncholampas*. Solís-Marín (1998) hace un análisis morfométrico para las especies del género *Mellita* A. Agassiz, 1841 utilizando 33 variables. Encontró que los caracteres que manejó son significativos para la diferenciación entre ellas, siendo los caracteres diagnóstico más importantes: 1) la inclinación del perfil anterior de la testa, 2) localización del máximo grosor de la testa, 3) forma de las espinas en los márgenes aborales de las lúnulas, 4) longitud de los petaloides I y V y 5) orientación de las lúnulas ambulacrales en relación al eje antero-posterior. Zachos y Molineux (2003) publicaron un listado de especies fósiles del Eoceno en Texas comparando cuatro especies del género *Fibularia* al graficar tallas de la testa de la misma forma que lo hiciera Kier en 1967, pero agregando la gráfica de largo de la testa contra la esfericidad de *Fibularia texana*. Ciampaglio y D'Orazio (2007) realizaron un análisis morfométrico con las especies *Echinolampas appendiculata*, *Rhyncholampas carolinensis* y *Eurhodia rugosa* para conocer las relaciones heterocrónicas entre ellas demostrando que hay una gran relación entre los géneros *Eurhodia* y *Rhyncholampas*, ambos pertenecientes a la Familia Cassidulidae.

OBJETIVO

Analizar y comparar morfológicamente las testas de *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801 y *Rhyncholampas pacificus* (Agassiz, 1863) para conocer e interpretar el proceso heterocrónico entre ellas.

MATERIAL Y MÉTODO

Se realizaron mediciones de ejemplares de *Rhyncholampas pacificus* y *Cassidulus caribaeorum* que van de 1.0 a 3.0 cm de largo total de la testa, siendo agrupados en clases de 0.5 cm. Algunos ejemplares se encuentran albergados en la Colección Nacional de Equinodermos, “Ma. Elena Caso Muñoz”, del Instituto Nacional de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y otros fueron recolectados en la Bahía de Acapulco, Guerrero, México durante el 2006. Solo se tomaron éstas clases debido a que en los organismos más pequeños fue muy complicado el reconocimiento de las estructuras y no fue posible encontrar ejemplares de *C. caribaeorum* de tallas mayores para compararlos con *R. pacificus* directamente.

Tomando en cuenta las características morfológicas del Orden Cassiduloidea se consideraron 20 medidas (Fig. II.1) para llevar a cabo el análisis morfométrico:

- H Altura de la testa.
- L Longitud total de la testa.
- A Ancho de la testa.
- HP Distancia desde el periprocto hasta el borde más bajo de la testa.
- AFe Distancia entre las líneas ambulacrales exteriores de los petaloides anteriores.
- AFi Distancia entre las líneas ambulacrales interiores de los petaloides anteriores.
- AA1 Longitud del ambulacro externo del petaloide II.
- AA2 Longitud del ambulacro interno del petaloide II.
- FA Longitud del petaloide III.
- S Longitud del sistema apical.
- Sf Distancia desde el sistema apical al borde anterior de la testa.
- Sb Distancia desde el sistema apical al borde posterior de la testa.
- Pa Ancho del periprocto.
- Ph Alto del periprocto.
- ABe Distancia entre las líneas ambulacrales exteriores de los petaloides posteriores.

- ABi Distancia entre las líneas ambulacrales interiores de los petaloides posteriores.
- Bh Largo del peristoma.
- Ba Ancho del peristoma.
- BF Distancia desde el peristoma al borde anterior de la testa.
- BB Distancia desde el peristoma al borde posterior de la testa.

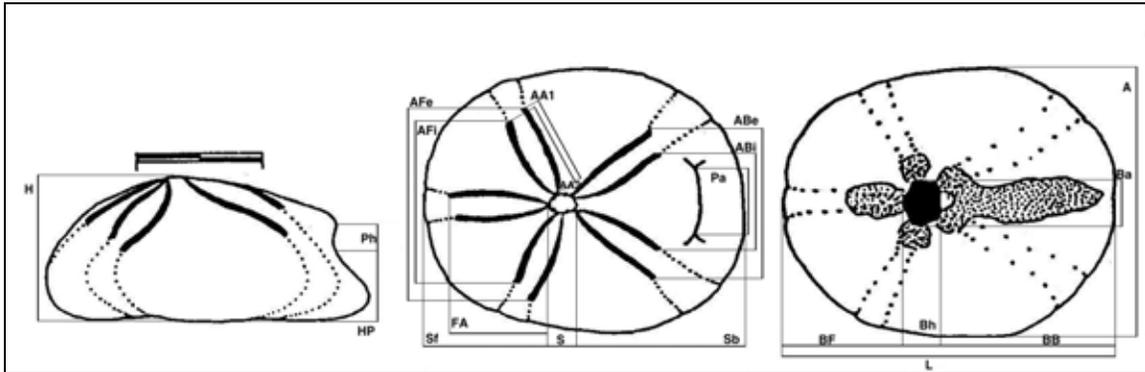


Figura II.1. Mediciones tomadas a cada ejemplar (Modificado de Mooi, 1990).

Al tener todas las mediciones se ingresaron a una tabla de datos del programa SPSS Ver.12.0 en el cuál se sometieron a un análisis discriminante, para conocer cuáles son las principales características morfológicas que diferencian a los grupos comparados.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Cassidulus caribaeorum y “*Rhyncholampas*” *pacificus*.

La Figura II.2 muestra cómo se diferencian las especies, en diferentes tonos de azul se representa la especie *Cassidulus caribaeorum* y en los tonos rojizos a *Rhyncholampas pacificus*.

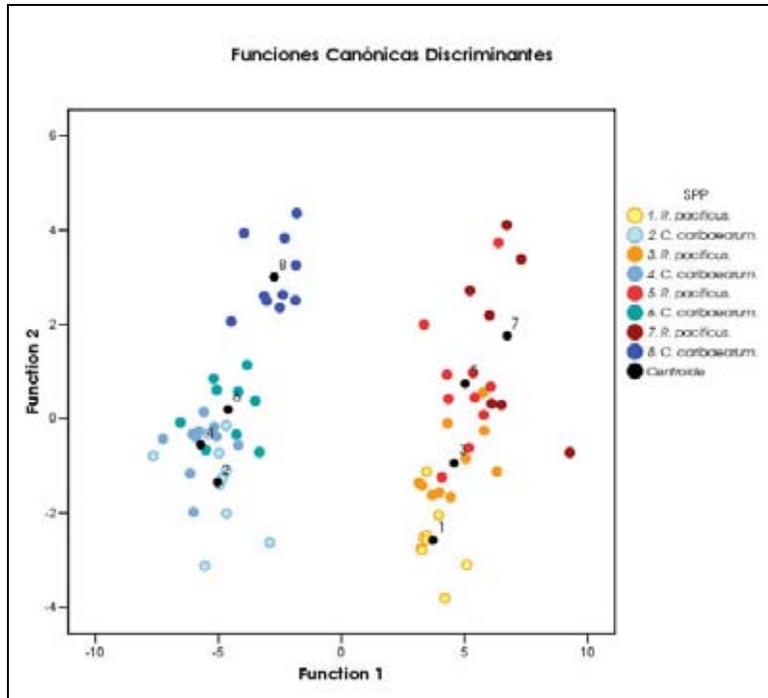


Figura II.2. Análisis discriminante entre *C. caribaeorum* y *R. pacificus*.

Las estadísticas del análisis discriminante podemos saber cuáles son las características morfológicas que nos ayudan a distinguirlas, siendo las más significativas BF y Bh.

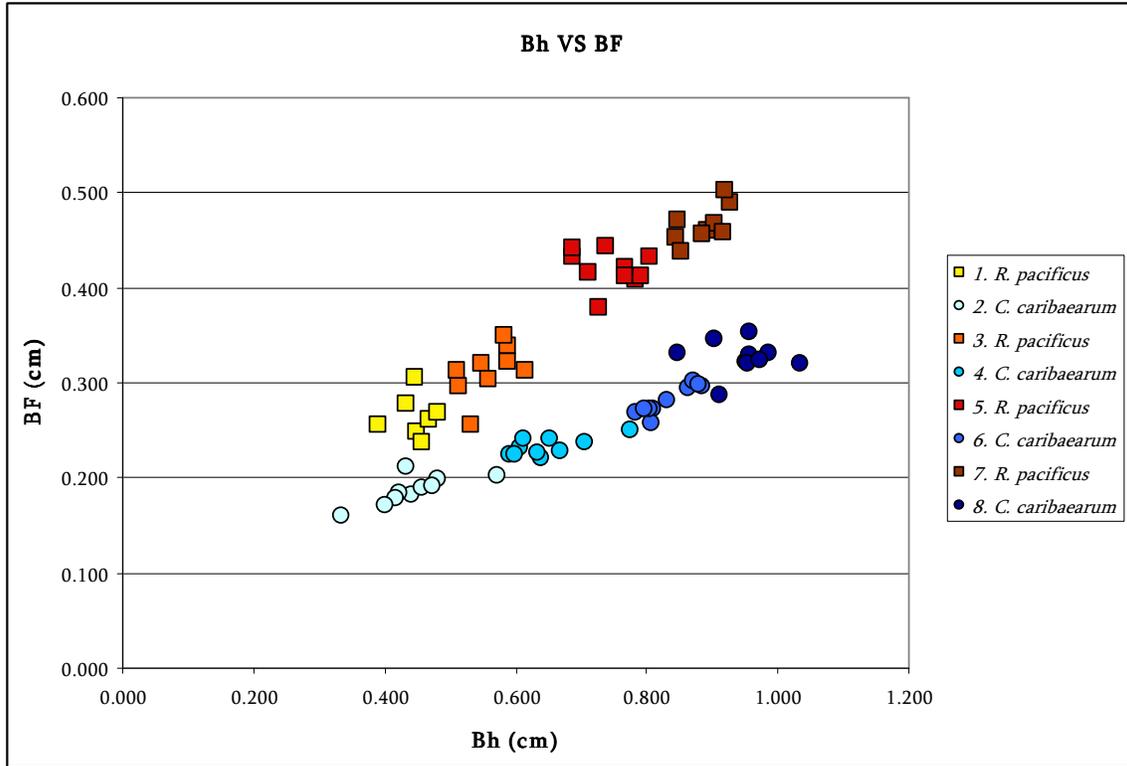


Fig. II.3. Ancho del peristoma (Bh) contra la distancia del mismo hasta el borde anterior de la testa (BF).

Las dimensiones de las testas de ambas especies son diferentes, sin embargo conviene saber si son morfológicamente lo suficientemente diferentes como para mantenerlas en diferentes géneros, considerando los problemas taxonómicos que han surgido desde su publicación (Ver Capítulo 2); es por ello que se tomaron los mismos datos para otras especies de los mismos géneros sometiéndolas a Análisis Discriminantes en diferentes grupos para ver si la información morfológica puede resolver problemas taxonómicos. Resultó interesante cuando se graficaron los resultados (Figura II.4), ya que se observa cómo *C. caribaeorum* y *R. pacificus*, siendo las especies tipo de sus respectivos géneros, se encuentran muy relacionadas entre ellas y a su vez, poco relacionadas con el resto de las especies, las cuales no se distinguen morfométricamente unas de otras.

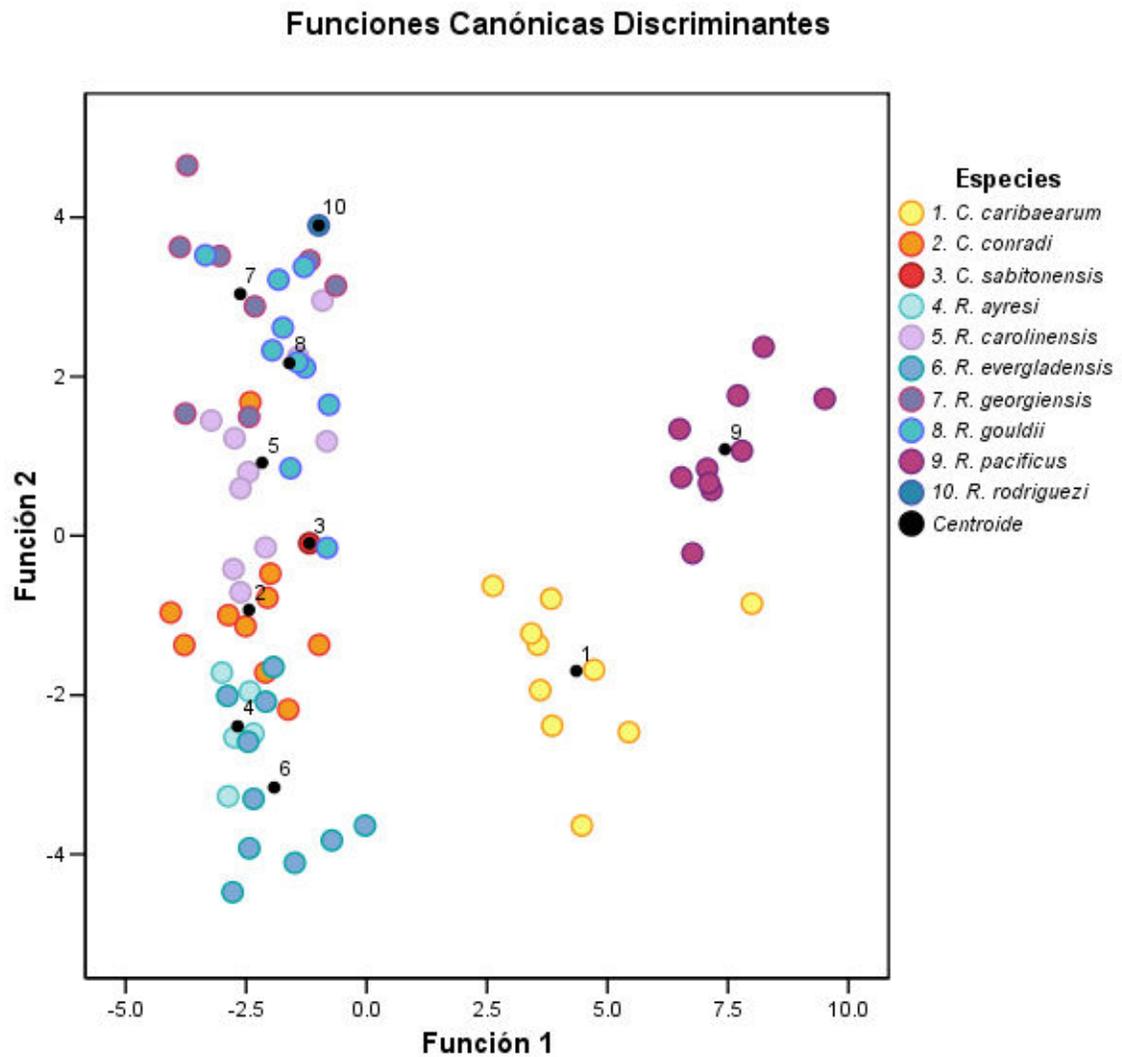
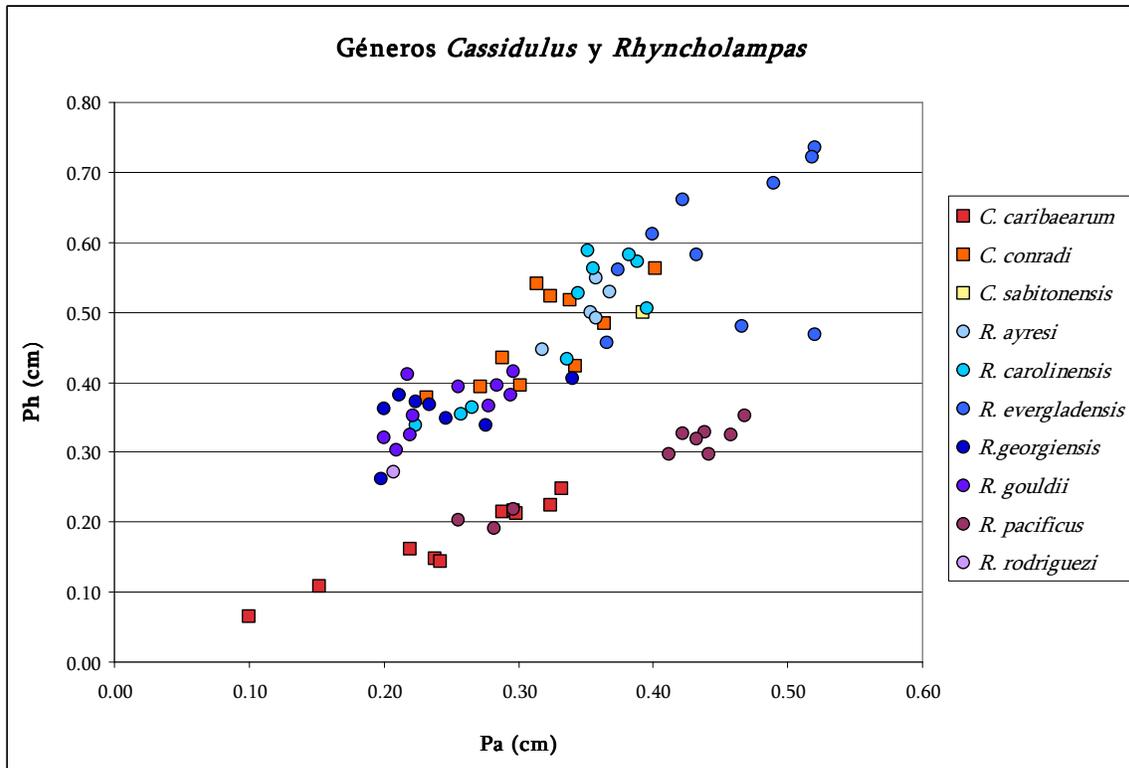


Figura II.4. Análisis discriminante de los géneros *Cassidulus* y *Rhyncholampas*.

Las dos medidas más importantes en éste análisis fueron el ancho y el alto del periprocto, que graficadas (Fig. II.5) muestran un solapamiento entre *Cassidulus caribaeorum* y *Rhyncholampas pacificus*, mostrando que ambas características, aunque son las más importantes para definir las especies, no son suficientes para poder discriminarlas.



Fi

gura II.5. Ancho y Alto del periprocto. Géneros *Cassidulus* y *Rhyncholampas*.

Estos resultados coinciden con lo concluido en el Capítulo 2; si tomando en cuenta caracteres morfológicos y morfométricos no hay una clara diferencia entre ambos géneros, lo más conveniente es que el género *Rhyncholampas* se establezca como sinónimo del género *Cassidulus* y todas las especies pertenecientes a dicho género se integren al género *Cassidulus*, permaneciendo *C. caribaeorum* como especie tipo. Esto tal vez traiga algunos problemas con especies que tienen el mismo epíteto específico pero que pertenecían a distintos géneros, sin embargo bastará con guiarse por los diferentes principios de Nomenclatura Zoológica para saber qué epítetos permanecen y cuáles cambian.

Jordan (1908) propuso la *Ley de las Especies Gemelas* en la cuál menciona que “...dada alguna especie en alguna región, la especie más relacionada no se encontrará en la misma región, pero sí en un distrito vecino, separado de la primera por una barrera de algún tipo o por lo menos una franja terrestre, de extensión tal que de el efecto de barrera.”; dicha Ley se apoya en el hecho de que las diferencias mínimas que separan a las especies y subespecies se deben a una forma de segregación o aislamiento, ya que con la presencia de barrera no se puede dar el entrecruzamiento y se tiene como resultado peculiaridades locales. La migración puede ser una forma de mantener a la especie, o de lo contrario dejarla atrás en el proceso de modificación; cada grupo aislado se modifica en una dirección continua inducida por el ambiente local, dando como resultado un

morfo distinto. Las especies gemelas son los representantes de ambos lados de la misma barrera, las cuales concuerdan en los caracteres que generalmente sirven para distinguir entre especies dentro del mismo género, difieren en caracteres mínimos, los cuales se supone que se originaron después de que se presentara la barrera.

El Istmo de Panamá presenta evidencias de haber emergido a finales del Mioceno (Jordan, 1908); Haug y Tiedemann (1998) mencionan que fue un proceso que comenzó hace 13 m.d.a. y terminó hace 1.9 m.d.a. Chesher (1972) reportó el primer listado de equinodermos panámicos, en el que menciona que cerca del 85% de los géneros reportados tiene representantes por ambos lados del Istmo. Woodring (1966) menciona que hubo una provincia faunística establecida en el Caribe durante el Terciario, antes de la existencia de Centroamérica (Fig. II.6), y es justo ésta provincia la cuál se ve dividida al emerger el Istmo de Panamá, proporcionando una barrera biogeográfica que dio lugar a una gran cantidad de especies gemelas.



Fig. II.6. Provincia Caribeña del Terciario (tomado de Woodring, 1966).

H. Lessios es el investigador que más ha trabajado con especies de especies gemelas de erizos de mar, principalmente con especies que parecen ser resultado del surgimiento del Istmo de Panamá (Lessios, 1981, 1984, 1990, 1998; Bermingham y Lessios, 1993; Lessios, H. A. y C. W. Cunningham. 1990; Lessios, H. A., J. Kane y D. R. Robertson, 2003; Lessios, H. A., B. D. Kessing y J. S. Pearse, 2001; Lessios, H. A., B. D. Kessing, D. R. Robertson y G. Paulay, 1999; McCartney, M. A., G. Keller y H. A. Lessios, 2000; Zigler, K. S. y H. A. Lessios. 2003; Zigler, K. S. y H. A. Lessios. 2004); basándose en técnicas de genética poblacional, él menciona que hay especies gemelas en las que incluso son más parecidas entre ellas que entre poblaciones de una misma especie.

Lessios también puntualiza que sí se presentan diferencias morfológicas entre especies gemelas, pero a veces son tan mínimas que llegan a ser irrelevantes taxonómicamente hablando, siendo la barrera geográfica el carácter más importante para su división, ya que incluso se podrían obtener organismos híbridos si dicha barrera desapareciera.

Ahora bien, si tomamos en cuenta las mínimas diferencias entre *C. caribaeorum* y *R. pacificus*, el hecho de que ambas probablemente pueden agruparse dentro del género *Cassidulus* y que pudieron haber originado por un evento de especiación provocado por el surgimiento del Istmo de Panamá, se puede sugerir que *Cassidulus caribaeorum* y (ahora) *Cassidulus pacificus* son especies gemelas; pero ya conocemos las más importantes diferencias entre *C. caribaeorum* y *C. pacificus*: el tamaño (ya que *C. pacificus* alcanza tallas mayores), el ancho del peristoma y la distancia desde este al borde anterior de la testa, diferencias que nos ayudan a explicar el proceso de especiación (Fig. II. 7).

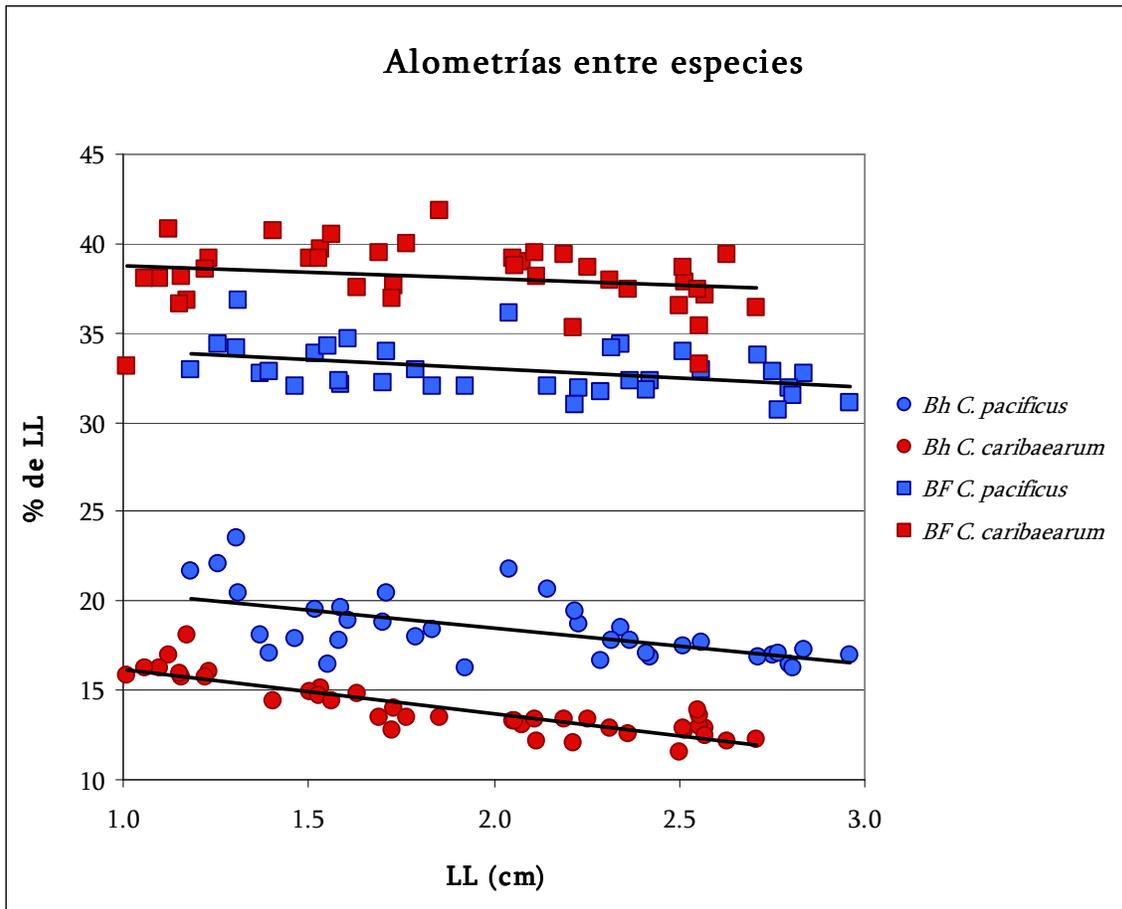


Fig. II. 7. Alométrías entre los caracteres distintivos de ambas especies. Bh: Ancho del peristoma; BF: Distancia desde el peristoma al borde anterior de la testa.

Kier (1962) hace una revisión de la dirección evolutiva de la posición del periprocto, mas no de la forma. McNamara (1988) revisa los procesos heterocrónicos que dieron origen a las diversas formas de equinoideos irregulares, puntualizando que el periprocto, así como el peristoma, es proporcionalmente más largo en estadios juveniles que en adultos, es decir, presenta un crecimiento alométrico negativo. McKinney (1984) demostró en Oligopigoides de Florida que los cambios en alometrías y en tiempo de maduración de la testa pueden afectar el tamaño de dichas estructuras en los adultos de sus descendientes, dando origen a pedomorfosis o peramorfosis.

En cuanto a la distancia desde el peristoma al borde de la testa vemos una relación morfológica inversa a la que presenta el ancho del mismo, pero este caracter es engañoso, ya que también nos brinda información de el crecimiento del plastrón, que deriva a en el desplazamiento del peristoma. McNamara (1988) menciona que algunos spatangoides, holasteroides y cassiduloides desarrollaron placas relativamente más largas en la superficie oral a la vez que la testa fue incrementando su tamaño, como son el plastrón y los interambulacros laterales adyacentes. En comparación con los erizos regulares, los cuales reducen la tasa de crecimiento de las placas orales y la testa aumenta su tamaño, en spatangoides existe un gran número de placas interambulacrales que retienen el patrón juvenil de crecimiento rápido de placas en estadios adultos. Tratándose de clipeasteroides menciona que las placas de la supeficie oral pueden tener un crecimiento alométrico que resulte en peramorfosis.

Si analizamos los resultados con base en el trabajo de McKinney (1986), hablamos de un Predisplazamiento de los caracteres (Fig. II.8); que es cuando las especies descendientes muestran un comienzo tardío.

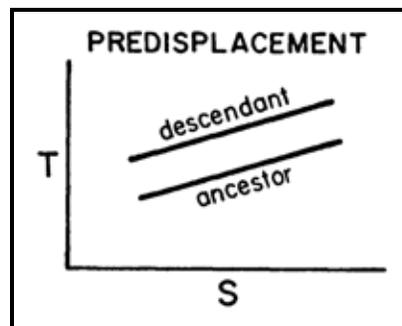


Fig. II.8. Expresiones de heterocronía con dos variables morfológicas. S=tamaño (o largo, *proxy* de edad), T=tendencia del caracter (Tomado de McKinney, 1986).

Éste resultado se ve apoyado por la *Guía de Nomenclatura de heterocronía* de McNamara (1986), en la que incluye la descripción de cada proceso y una clave para identificar cuál de estos ocurre entre las especies de tu estudio; en ésta menciona que el predesplazamiento es cuando la “...*tasa de desarrollo y cese del crecimiento es la misma que en el ancestro, sin embargo, el inicio del desarrollo de uno o más órganos o estructuras en una etapa relativamente más temprana, con respecto al ancestro, permite un periodo más largo de su crecimiento y desarrollo* (Alberch, *et al.*, 1979)”. Creo que el concepto queda un poco corto, debido a que el hecho de presentar un predesplazamiento no elimina la posibilidad de que la ontogenia del descendiente se alargue al igual que el desarrollo del carácter; el único proceso que incluye una ontogenia más larga en el descendiente es la hiper morfosis, sin embargo ésta requiere, según su definición, que el desarrollo hasta el estadio juvenil sea el mismo para ancestro y descendiente. Dentro de los conceptos manejados por McNamara parece ser una mezcla entre Predesplazamiento e Hiper morfosis, ambas resultando en una forma Peramórfica.

El concepto de Hiper morfosis que maneja Gould (2003) dicta que es el “*carácter presente en los estadios adultos del ancestro que se presenta al mismo tiempo en el descendiente, pero al alargarse la ontogenia, deja de aparecer en el mismo estadio resultando en un solapamiento*” (Fig. I.8). De los diferentes conceptos que cita Gould, éste es el más cercano a lo que pasa entre *C. caribaeorum* y *C. pacificus*, ya que es el único que considera una prolongación de la ontogenia.

OTROS CASIDULOIDES

La relación entre el género *Rhyncholampas* y *Cassidulus* se ve resuelta por medio del Análisis Discriminante, sin embargo la Familia Cassidulidae ha tenido algunos problemas en cuanto a las especies que la componen; si ampliamos la información tomando en cuenta más especies de la familia e incluso, más especies de su familia hermana Echinolampadidae (Ver Anexo A), podemos darnos una idea de cómo podrían solucionarse los problemas taxonómicos que se han ido arrastrando; es por ello que se tomaron ejemplares de distintas especies del Orden Cassiduloidea de la Colección Nacional de Equinodermos “Ma. Elena Caso Muñóz” del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, ambos pertenecientes a la Universidad Nacional Autónoma de México y de la Colección Paleontológica del Museo de Historia Natural, Smithsonian en Washington D.C., E.U.A.

Al repetir el análisis discriminante (Figura II.9) ahora incluyendo al género *Eurhodia* podemos ver complicaciones para poder definir los límites de los géneros, e incluso de las especies.

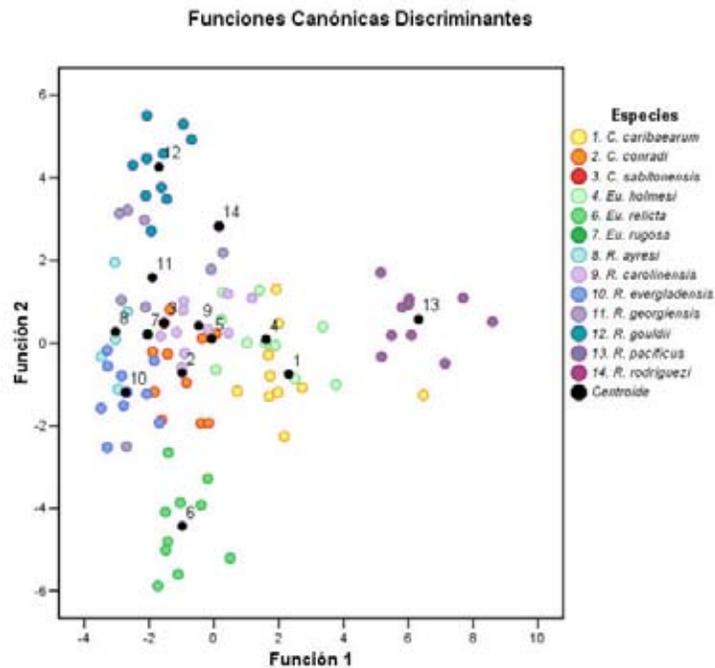


Fig. II.9. Análisis discriminante con los géneros *Cassidulus*, *Eurhodia* y *Rhyncholampas*.

Kier (1962) menciona que no es muy fácil distinguir al género *Eurhodia*; sus caracteres más distintivos son su forma alargada y el peristoma más alto que ancho. Mortensen (1948) sugiere que permanezcan en dicho género solo las especies que presenten un peristoma más alto que ancho, así como petaloides posteriores en los que la zona ambulacral posterior se vea reducida.

Cuando analizamos los ejemplares de la Familia Echinolampadidae, géneros *Echinolampas* y *Santeelampas* (Figura II.10), se observa perfectamente la caracterización morfométrica del género *Santeelampas* y las especies *Echinolampas koreana*, *E. lycopersicus* y *E. ovata*. Sin embargo las especies *E. alexandri* y *E. depressa* se entremezclan en la Figura, es aquí cuando hay que tener cuidado y ampliar la información para poder decidir si permanecese como especies diferentes o no, debido a que el análisis solo considera las características de la forma de la testa, no algún otro carácter morfológico, estratigráfico o genético.

Funciones Canónicas Discriminantes

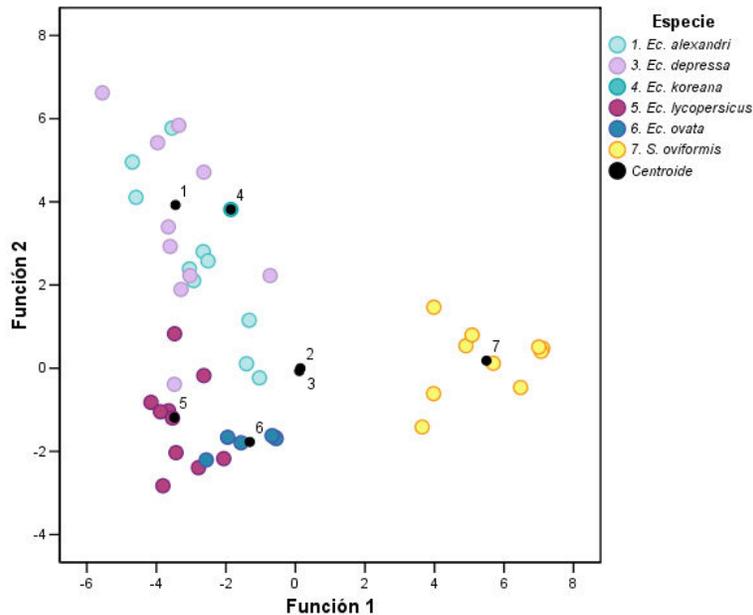


Fig. II.10. Análisis discriminante de la Familia Echinolampadidae, géneros *Echinolampas* y *Santeelampas*.

CONCLUSIONES

Este trabajo demostró que el análisis discriminante para datos morfométricos es una valiosa herramienta que, utilizada adecuadamente, puede dar mucha información para la correcta clasificación de los organismos, sobretodo cuando la información morfológica ha resultado insuficiente hasta el momento y la información molecular es prácticamente inexistente.

El análisis discriminante entre *Cassidulus caribaeorum* y “*Rhyncholampas*” *pacificus* nos refiere una Aceleración en el desarrollo de *Cassidulus caribaeorum*, resultando en un pre-desplazamiento de caracteres, principalmente del peristoma y el tamaño del periprocto; dicha aceleración trajo como consecuencia la especiación que dio origen a “*Rhyncholampas*” *pacificus*. Hace falta conocer las causas ecológicas que dieron lugar a dicha especiación. Podría haber una relación similar entre *C. caribaeorum* y *C. mitis* debido a que la Provincia Caribeña del Terciario abarcaba hasta Brasil, única zona en donde podemos encontrar actualmente a *C. mitis*.

Al repetir el análisis discriminante incluyendo diversas especies de ambos géneros *Cassidulus* y *Rhyncholampas*, hace notar que las diferencias morfométricas entre ambos géneros no son suficientes y esto, acompañado por la falta de caracteres morfológicos distintivos entre ellos y a la forma como se propuso al género *Rhyncholampas* nos obliga

a proponer la desaparición del género *Rhyncholampas* incluyendo a todas sus especies dentro del género *Cassidulus*, permaneciendo *caribaeorum* como especie tipo; sin embargo es necesario ampliar los estudios tomando en cuenta al género *Eurhodia*, ya que las diferencias se observan menos evidentes, sobre todo entre los géneros *Cassidulus* y *Eurhodia*.

Si sometemos a algunas especies de la familia Echinolampadidae al análisis discriminante vemos cómo es un grupo que tiene diferencias morfométricas más marcadas, lo cuál puede hacer más sencilla su clasificación, sin embargo las especies de la familia Cassidulidae no son tan fáciles de clasificar, lo que sugiere realizar trabajos más extensos con sistemática molecular y morfológica sin olvidar que la mayoría de las especies pertenecientes a la Familia ya son especies extintas.

CAPÍTULO III
SISTEMÁTICA MOLECULAR

JUSTIFICACIÓN

La gran ventaja de los datos moleculares parece ser el gran número de caracteres observables para el análisis en contraste con los análisis morfométricos, en los cuales es poco común encontrar estudios con más de 100 caracteres y promedios sobre tres caracteres por taxón.

Para estimar el número útil de caracteres moleculares se deben de hacer dos suposiciones: 1) Los caracteres son independientes unos de otros y 2) son caracteres heredables.

Para cualquier análisis filogenético solo una parte de las secuencias a analizar dará información acerca de la relación entre los taxa a estudiar. Los datos moleculares tienen la ventaja de que sus bases genéticas son generalmente conocidas, mientras que para los caracteres morfológicos están meramente supuestas. Algunos trabajos de sistemática morfológica han sido desacreditados debido a que para ellos se eligieron caracteres no heredables.

Otra ventaja de la sistemática molecular es que los caracteres pueden ser seleccionados y definidos de una forma relativamente objetiva, ya que las decisiones acerca de qué gen secuenciar es muy subjetiva. En la sistemática morfológica los caracteres deben ser descubiertos y delimitados por el sistemata, comúnmente sin un criterio explícito para la selección de caracteres, por lo que se puede decir que es un conjunto de caracteres arbitrario (Hills y Wiens, 2000).

OBJETIVO

Conocer la filogenia molecular de los géneros *Rhyncholampas* A. Agassiz, 1869 y *Cassidulus* Lamarck, 1801 mediante el análisis del genoma ribosomal 16s y COI (Citocromo Oxidasa I).

MATERIAL Y MÉTODO

Se extrajeron muestras de tejido muscular de cuatro especies del Orden Cassiduloida:

1. *Cassidulus caribaeorum*
2. *Echinolampas depressa*
3. *Rhyncholampas pacificus*
4. *Conolampas sigsbei*

Los ejemplares de los cuales se tomaron las muestras se encuentran en la Colección Nacional de Equinodermos “Ma. Elena Caso Muñoz”, del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, de la UNAM.

La secuenciación se llevó a cabo en el Museo de Historia Natural de Florida, bajo los siguientes pasos:

1. Extracción del ADN.
2. Precipitación del ADN.
3. Limpieza del ADN.
4. Amplificación del gen COI y del gen RNA ribosomal 16s.
5. Purificación.
6. Visualización del producto del PCR.
7. Secuenciación.

Las secuencias se analizaron por el método de Máxima Parsimonia y Neighbor Joining por medio del Software Mega 4 (Tamura, *et al.*, 1993-2008).

RESULTADOS

Debido a que no se pudieron conseguir tejidos frescos de todas las especies y se trabajaron tejidos de baja calidad, no se obtuvieron las secuencias del gen ribosomal 16s para *Cassidulus caribaeorum*, por lo que el análisis molecular se limita al gen Citocromo Oxidasa I.

Al analizarse las secuencias del gen Citocromo Oxidasa I con el Parámetro de Kimura por los métodos de Máxima Parsimonia (Fig. III.1), Neighbor Joining (Fig. III.2) y Minimum Evolution (Fig. III.3) vemos cómo sí hay diferencias genéticas importantes entre *C. caribaeorum* y *C. pacificus* para poder decir que son especies distintas.

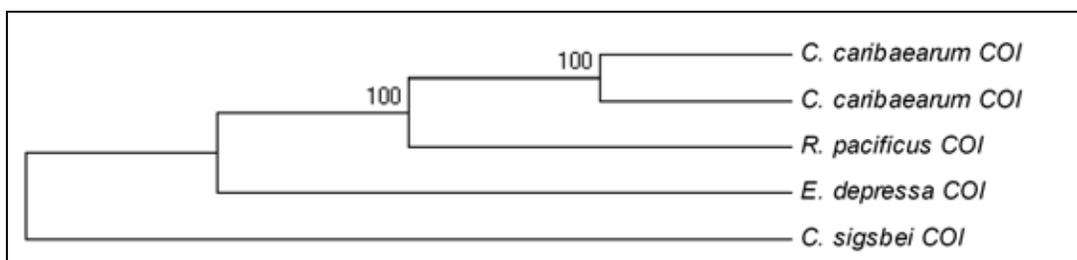


Fig. III.1. Citocromo Oxidasa I. Máxima Parsimonia Bootstrap.

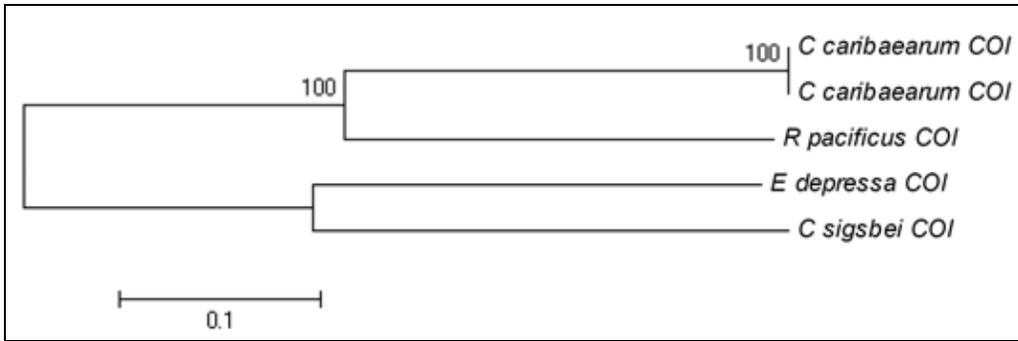


Fig. III.2. Citocromo Oxidasa I. Neighbor Joining Bootstrap.

De todos los diferentes análisis se obtuvo el mismo cladograma, en donde las especies de la Familia Cassidulidae resultan genéticamente más cercanos entre ellos y en otra ramificación se encuentran las especies de la Familia Echinolampadidae.

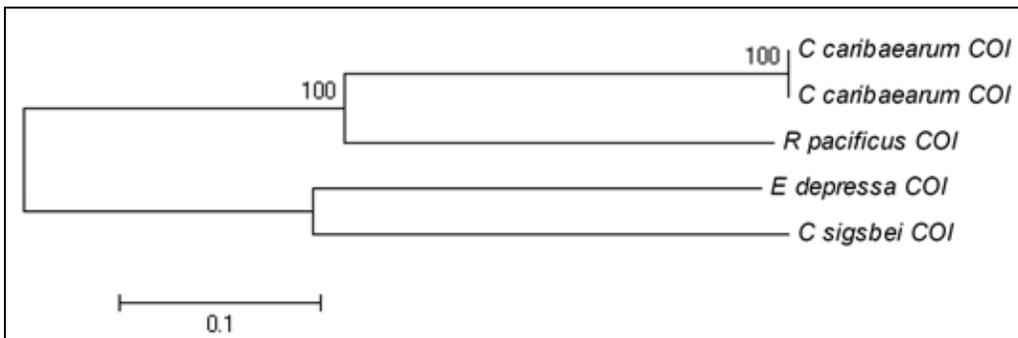


Fig. III.3. Citocromo Oxidasa I. Neighbor Joining Bootstrap Consensus.

Solo se utilizaron cuatro especies pertenecientes a dos familias, mostrando que hace falta realizar más estudios de sistemática molecular ampliando las muestras de especies de ambas familias, para poder enraizar mejor el cladograma. A pesar de esto, los análisis que se presentan en éste capítulo son suficientes para fines de esta tesis; *C. caribaeorum* y *C. pacificus* son suficientemente diferentes genéticamente como para decir que son especies distintas, sin embargo puede resultar interesante un estudio de genética de poblaciones y reloj molecular tomando en cuenta a ambas especies junto con su hermana *C. mitis*, con lo cuál se ampliará la información de la dirección evolutiva que tuvo el género.

CONCLUSIONES

Con el análisis de sistemática molecular se concluye que *Cassidulus caribaeorum* y *Cassidulus pacificus* son especies diferentes, sin embargo muy relacionadas. Las especies de la Familia Echinolampadidae efectivamente se encuentran en un taxón aparte.

Debido a la escasez de muestras de especies recientes de la Familia Cassidulidae se recomienda recomienda seguir realizando estudios ampliando el número de muestras de especies emparentadas para llevar a cabo análisis de sistemática molecular, así como de genética de poblaciones y reloj molecular para saber qué tan cercanas o qué tan alejadas se encuentran las especies de nuestro interés.

CONCLUSIONES GENERALES

Debido a la forma como se propuso al género *Rhyncholampas*, el gran parecido morfológico con el género *Cassidulus* y a la necesidad de establecer un grupo monofilético se propone la desaparición de *Rhyncholampas* como género válido y la introducción de todas sus especies en el género *Cassidulus*, pero ésta es una decisión será apoyada (o descartada) por los análisis de morfometría y de sistemática molecular para esclarecer las relaciones intra e intergenéricas de la Familia Cassidulidae. Mientras tanto el presente trabajo se apoya en la idea de Mortensen (1948): “al comparar ejemplares del mismo tamaño de ambas especies se resolverá este viejo problema taxonómico”.

Este trabajo demostró que el análisis discriminante para datos morfométricos es una valiosa herramienta que, utilizada adecuadamente, puede dar mucha información para la correcta clasificación de los organismos, sobretodo cuando la información morfológica ha resultado insuficiente hasta el momento y la información molecular es prácticamente inexistente.

El análisis discriminante entre *Cassidulus caribaeorum* y “*Rhyncholampas pacificus*” nos refiere una Aceleración en el desarrollo de *Cassidulus caribaeorum*, resultando en un pre-desplazamiento de caracteres, principalmente del peristoma y el tamaño del periprocto; dicha aceleración trajo como consecuencia la especiación que dio origen a “*Rhyncholampas pacificus*”. Hace falta conocer las causas ecológicas que dieron lugar a dicha especiación. Podría haber una relación similar entre *C. caribaeorum* y *C. mitis* debido a que la Provincia Caribeña del Terciario abarcaba hasta Brasil, única zona en donde podemos encontrar actualmente a *C. mitis*.

Al repetir el análisis discriminante incluyendo diversas especies de ambos géneros *Cassidulus* y *Rhyncholampas*, hace notar que las diferencias morfométricas entre ambos géneros no son suficientes y esto, acompañado por la falta de caracteres morfológicos distintivos entre ellos y a la forma como se propuso al género *Rhyncholampas* nos obliga a proponer la desaparición del género *Rhyncholampas* incluyendo a todas sus especies dentro del género *Cassidulus*, permaneciendo *caribaeorum* como especie tipo; sin embargo es necesario ampliar los estudios tomando en cuenta al género *Eurhodia*, ya que las diferencias se observan menos evidentes, sobre todo entre los géneros *Cassidulus* y *Eurhodia*.

Si sometemos a algunas especies de la familia Echinolampadidae al análisis discriminante vemos cómo es un grupo que tiene diferencias morfométricas más marcadas, lo cuál puede hacer más sencilla su clasificación, sin embargo las especies de la familia Cassidulidae no son tan fáciles de clasificar, lo que sugiere realizar trabajos más extensos con sistemática molecular y morfológica sin olvidar que la mayoría de las especies pertenecientes a la Familia ya son especies extintas.

Con el análisis de Sistemática Molecular se concluye que *Cassidulus caribaeorum* y *Cassidulus pacificus* son especies diferentes, sin embargo muy relacionadas. Las especies de la Familia Echinolampadidae efectivamente se encuentran en un taxón aparte.

Debido a la escasez de muestras de especies recientes de la Familia Cassidulidae se recomienda recomienda seguir realizando estudios ampliando el número de muestras de especies emparentadas para llevar a cabo análisis de sistemática molecular, así como de genética de poblaciones y reloj molecular para saber qué tan cercanas o qué tan alejadas se encuentran las especies de nuestro interés.

LITERATURA CITADA

- Agassiz, A. 1863. List Of The Echinoderms Sent To Different Institutions In Exchange For Other Specimens, With Annotations. Bulletin Of The Museum Of Comparative Zoology Cambridge, Massachusetts, U. S. A. University Press: Welch, Bigelow & Co., Cambridge 1(2): 17-28.
- Agassiz, A. 1869. Preliminary Report On The Echini And Starfishes Dredged In Deep Water Between Cuba And The Florida Reef. By L. F. De Poutalès. Bulletin Museum Of Comparative Zoölogy. 1(9): 253-308.
- Agassiz, A. 1872. Revision Of The Echini. Memoirs Museum Comparative Zoology 3, University Press, Cambridge. 762pp.
- Alberch, P., S. J. Gould, G.F. Oster Y D. B. Wake. 1979. Size And Shape In Ontogeny And Phylogeny. Paleobiology 5: 296-317.
- Arroyo M., G. 1986. Diccionario De Biología. Ed. Ediplesa. 240 Pp.
- Ball, G. 1994. Nociones Actuales Acerca De La Sistemática Y Clasificación De Los Insectos. En Llorente B., J. E I. Luna V. Taxonomía Biológica. Ediciones Científicas Universitarias. Fondo De Cultura Económica. México. P. 39-52.
- Bermingham, E. Y H. A. Lessios. 1993. Rate Variation Of Protein And Mitochondrial DNA Evolution As Revealed By Sea Urchins Separated By The Isthmus Of Panama. Proa. Nat. Acad. Sci. 90: 2734-2738.
- Carter, B. D. Y T. H. Beisel. 1987. "*Cassidulus*" *Trojanus* Belongs In The Genus *Eurhodia* (Echinoidea) Based Upon New Criteria. The Paleontological Society. Journal Of Paleontology. V. 61, No.5, Septiembre.
- Caso, M. E. 1983. Los Equinoideos Del Pacífico De México. Parte Cuarta. Ordenes Cassiduloida Y Spatangoida. Instituto Ciencias Del Mar Y Limnología, Universidad Nacional Autónoma De México, Publicación Especial (6): 1-200.
- Clark, H. L. 1925. A Catalogue Of The Sea Urchins (Echinoidea) In The Collection Of The British Museum (Natural History). Oxford University Press. London, UK. Pp. 250.
- Ciampaglio, N. Ch. Y A. E. D'Orazio. 2007. Heterochrony Within The Cassiduloid Echinoids From The Castle Hayne Limestone Of Southeastern North Carolina. Historical Biology, 19(4): 301-313.
- Cooke, C.W. 1942. Cenozoic Irregular Echinoids Of Eastern United States. Journal Of Paleontology. 16(1): 1-62.
- Cooke, C.W. 1959. Cenozoic Echinoids Of The United States. United States Geological Survey Professional Paper, 321:1-106.

- Crisci, J. 1994. La Especie: La Realidad Y Conceptos. En Llorente B., J. E I. Luna V. Taxonomía Biológica. Ediciones Científicas Universitarias. Fondo De Cultura Económica. México. P 53-64.
- Debeer, G. R. 1958. Embryos And Ancestors. Clarendon Press. 108pp.
- Godfrey, L. R. Y M. R. Sutherland. Flawed Inference: Why Size-Based Tests Of Heterochronic Processes Do Not Work. Journal Of Theoretical Biology. 172:43-61.
- González, P. Y H. A. Lessios. 1999. Evolution Of Sea Urchin Retroviral-Like (SURL) Elements: Evidence Form 40 Echinoid Species. Molecular Biology And Evolution. 16(7): 938-952.
- Gould, S. J. 1977. Ontogeny And Phylogeny, 1a Ed. Harvard Univ. Press. 501pp.
- Gould, S. J. 2003. Ontogeny And Phylogeny, 17a Edición. Library Of Congress Cataloging In Publication Data. 501pp.
- Haug, G. H. Y R. Tiedemann. 1998. Effect Of The Formation Of The Isthmus Of Panama On Atlantic Ocean Thermohaline Circulation. Nature 393(6686):673-676.
- Heackel, E. 1866. Generelle Morphologie Der Organismen: Allgemeine Grundzüge Der Organischen Formen-Wissenschaft, Mechanisch Begründet Durch Die Von Charles Darwin Reformirte Descendenz-Theorie. 1036pp.
- Hills, D. M. Y J. J. Wiens. 2000. Molecules Versus Morphology In Systematics. Conflicts, Artifacts And Misconceptions. En J. J. Wiens. Phylogenetic Análisis Of Morphological Data. Smithsonian Institution. USA. Pp 1-19.
- Hyman, L. H. 1955. The Invertebrates, Vol. 4: Echinodermata, The Coelomate Bilateria. New York, Mc. Graw. Hill, (4): 763 Pp.
- Jordan, D. S. 1908. The Law Of Geminate Species. The American Naturalist, Vol. XLII (494):73-80.
- Kellum, L.B. 1926. Paleontology And Stratigraphy Of The Castle Hayne And Trent Marls In North Carolina. United States Geological Survey Professional Paper, 143:1-56.
- Kew, W. S. 1920. Cretaceous And Cenozoic Echinoidea Of The Pacific Coast Of North America. Bulletin Of The Department Of Geology. University Of California Publications. 12(2):23-236.
- Kier, P. M. 1962. Revision Of The Cassiduloid Echinoids. Smithsonian Miscellaneous Collections. 144 (3): 262 Pp.
- Kier, P. M. 1967a. Revision Of The Oligopygoid Echinoids. Smithsonian Miscellaneous Collections. Vol.152 No.2. 149pp.
- Kier, P. M. 1967b. Sexual Dimorphism In An Eocene Echinoid. Journal Of Paleontology, Vol.41(4) : 988-993.

- Kier, P.M. Y M.H. Lawson. 1978. Index Of Living And Fossil Echinoids 1924-1970. Smithsonian Contributors To Paleobiology, 34. 182pp.
- Lamarck, J. B. 1801. Syst. Anim. Sans Vert., P.349.
- Leske, 1778
- Lessios, H. A. 1981. Divergence In Allopatry: Molecular And Morphological Differentiation Between Sea Urchins Separated By The Isthmus Of Panama. *Evolution*, 35(4): 618-634.
- Lessios, H. A. 1984. Possible Prezygotic Reproductive Isolation In Sea Urchins Separated By The Isthmus Of Panama. *Evolution* 38(5): 1144-1148.
- Lessios, H. A. 1990. Adaptation And Phylogeny As Determinants Of Egg Size In Echinoderms From The Two Sides Of The Isthmus Of Panama. *The American Naturalist*. 35(1): 1-13.
- Lessios, H. A. 1998. The Firts Stage Of The Speciation As Seen In Organisms Sepatated By The Isthmus Of Panama. En Howard, D.J. Y S.H. Berlocher. *Endless Forms. Species And Speciation*. Pp.185-201.
- Lessios, H. A. Y C. W. Cunningham. 1990. Gametic Incompatibility Between Species Of The Sea Urchin *Echinometra* On The Two Sides Of The Isthmus Of Panama. *Evolution* 44(4):933-941.
- Lessios, H. A., J. Kane Y D. R. Robertson. 2003. Phylogeography Of The Pantropical Sea Urchin *Tripneustes*: Contrasting Patterns Of Population Structure Between Oceans. *Evolution*. 57 (9): 2026-2036.
- Lessios, H. A., B. D. Kessing Y J. S. Pearse. 2001. Population Structure And Speciation In Tropical Seas: Global Phylogeography Of The Sea Urchin *Diadema*. *Evolution* 55(5): 955-975.
- Lessios, H. A., B. D. Kessing, D. R. Robertson Y G. Paulay. 1999. Phylogeography Of The Pantropical Sea Urchin *Eucidaris* In Realtion To Land Barrier And Ocean Currents. *Evolution* 53(3): 806-817.
- Maluf, L. Y. 1988. Composition And Distribution Of The Central Eastern Pacific Echinoderms. Natural History Museum Of Los Angeles County. Technical Reports (2): 1-242.
- Mansfield, W.C. 1932. Pliocene Fossils From Limestone In Southern Florida. United States Geological Survey Professional Paper, 170-D:7.
- McCartney, M. A., G. Keller Y H. A. Lessios. 2000. Tropical Barriers In Tropical Oceans And Speciation In Atlantic And Eastern Pacific Sea Urchins Of The Genus *Echinometra*. *Molecular Ecology* 9:1391-1400
- McCartney, M. A. Y H. A. Lessios. 2004. Adaptative Evolution Of Sperm Bindin Traces Egg Incompatibility In Neotropical Sea Urchins Of The Genus *Echinometra*. *Molecular Biology And Evolution*. 21(4):732-745.

- McKinney, M. L. 1984. Allometry And Heterochrony In An Eocene Echinoid Lineage: Morphological Change As A By-Product Of Size Selection. *Paleobiology* 10(4):407-419.
- McKinney, M. L. 1986. Ecological causation of heterochrony: A test and implications for evolutionary theory. *Paleobiology*. 12:282-289.
- McKinney, M.L. 1988. Classifying Heterochrony: Allometry, Size And Time. En *Heterochrony In Evolution: A Multidisciplinary Approach* (McKinney, M.L. Ed.) Pp.17-34. New York, Plenum Press.
- McKinney, M.L. Y K.J. McNamara. 1991. *Heterochrony: The Evolution Of Ontogeny*. New York: Plenum Press.
- McNamara. 1986. A Guide To The Nomenclature Of Heterochrony. *Journal Of Paleontology*, Vol. 60(1):4-13.
- McNamara, J. K. 1995. *Evolutionary Change And Heterochrony*. Ed. John Wiley & Sons. 286pp.
- McNamara, J. K. Paul, 1988. Heterochrony And The Evolution Of Echinoids. En C.R.C. & A. B. Smith. *Echinoderm Phylogeny And Evolutionary Biology*. Liverpool Geological Society By Clarendon Press, Oxford. 149- 163pp.
- Mooi, R. J. 1987. A Cladistic Anaysis Of The Sand Dollars (Clypeasteroidea: Scutellina) And The Interpretation Of Heterochronic Phenomena) Tesis De Doctorado, Universidad De Toronto. 204 Pp.
- Mooi, R. 1990. Living Cassiduloids (Echinodermata: Echinoidea): A Key And Annotated List. *Proceedings Of The Biological Society Of Washington* 103: 63-85.
- Morrone, J. J. 2001. *Sistemática, Biogeografía, Evolución. Los Patrones De La Biodiversidad En Tiempo-Espacio*. Las Prensas De La Facultad De Ciencias, UNAM. México. 123 Pp.
- Mortensen, Th. 1921. VIII. Echinoderms Of New Zealand And The Auckland-Campbell Islands. I. Echinoidea. *Papers From Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16*. *Vidensk. Medd. Fra Dansk Naturh. Foren.* 73: 139-198.
- Mortensen, Th. 1948. A Monograph Of The Echinoidea. IV. 1. Holoctypoida, Cassiduloida. C. A. Rietzel, Copenhagen. 371 Pp.
- Reilly, S. M., E. O. Wiley Y D. J. Meinhardt. 1997. An Integrative Approach To Heterochrony: The Distinction Between Interspecific And Intraspecific Phenomena. *Biological Journal Of The Linnean Society*, 60:119-143.
- Sánchez-Roig, M. 1926. Contribución A La Paleontología Cubana. *Boletín De Minas*, 10:1-179.
- Slice, D. E. 2007. Geometric Morphometrics. *Annu. Rev. Anthropol.* 36:261-281.

- Smith, A. B. 1984. Echinoid Palaeobiology. Special Topics In Palaeontology. George Allen And Unwin, London, UK. 189 P.
- Smith, A. B. 2005. The Echinoid Directory. World Wide Web Electronic Publication. <http://ihm.ac.uk/research-curation/projects/echinoid-directory/index>.
- Solís-Marín, F. A. 1998. Sistemática, Distribución Y Morfología Del Género *Mellita* L. Agassiz, 1841 (Echinodermata, Echinoidea, Clypeasteroidea). Tesis De Maestría. Facultad De Ciencias, UNAM. 88pp.
- Strickberger. 1993. Evolución. Editorial Omega. Pp. 526.
- Suter, S. J. 1994a. Cladistic Analysis Of Cassiduloid Echinoids: Trying To See The Phylogeny For The Trees. Zoological Journal Of The Linnean Society, 53:31-72.
- Suter, S. J. 1994b. Cladistic Analysis Of The Living Cassiduloids (Echinoidea), And The Effects Of Character Ordering And Successive Approximations Weighting. Zoological Journal Of The Linnean Society, 112:363-387.
- Suter, S. J. 1994c. Phylogenetic Analyses Of Cassiduloid Echinoids (Echinodermata: Neognathostomata): Morphology, Homoplasy And Stratigraphic Data. Tesis De Doctorado, Universidad De Chicago. 205pp.
- Tamura, K., J. Dudley, M. Nei Y S. Kumar. 1993-2008. Mega 4.
- Tortonese, E. 1933. Gli Echinodermi Del Museo Di Torino. Parte 1. Echinoidi. Bolletino Del Musei Di Zoologia E Di Anatomia Comparata Della R. Università Di Torino 43(34): 91-178.
- Verrill, A. E. 1867. V. Notes On The Radiata In The Museum Of Yale College, With Descriptions Of New Genera And Species. No. 1. Descriptions Of New Starfishes From New Zealand. Trans. Conn. Acad. Of Arts And Sciences, 1(2): 247-251.
- Wilkinson, M., S. J. Suter And V. L. Shires. 1996. The Reduced Cladistic Consensus Method And Cassiduloid Echinoid Phylogeny. Historical Biology Vol. 12, Pp. 63-73.
- Woodring, 1966. The Panama Land Bridge As A Sea Barrier. Proc. Ame. Phil. Soc. 110:425-434.
- Zachos, L. G. And Molineux, A. 2003. Eocene Echinoids Of Texas. Journal Of Paleontology. Vol.77 (3):491-508.
- Zigler, K. S. Y H. A. Lessios. 2003. Evolution Of *Bindin* In The Pantropical Sea Urchin *Tripneustes*. Comparison To *Bindin* Of Other Genera. Molecular Biology And Evolution. 20(2): 220-231.

Zigler, K. S. Y H. A. Lessios. 2004. Speciation On The Coasts Of The New World: Phylogeography And The Evolution Of Bindin In The Sea Urchin Genus *Lythechinus*. *Evolution*. 58 (6): 1225-1241.

**DESCRIPCIONES DE ESPECIES DEL ORDEN CASSIDULOIDA Claus, 1880 *sensu*
Suter, 1994.**

Al realizar la búsqueda de ejemplares del Orden Cassiduloidea se encontraron diversas especies, de las cuales es preciso brindar información acerca de sus sinonimias y autorías, así como una descripción de la misma; para ello se revisaron diversos autores (Agassiz, 1872; Kew, 1920; H.L. Clark, 1925; Cooke, 1942; Mortensen, 1948 y Kier, 1962, Kier y Lawson, 1978) y basándome en su información se compiló el siguiente anexo. Cabe mencionar que existen especies de las cuales fue imposible encontrar más información, por lo que se observan especies con información incompleta o nula.

FAMILIA APATOPYGIDAE Kier, 1962

GÉNERO *APATOPYGUS* Hawkins, 1920

Apatopygus.- Hawkins, 1920:393-401.

Testa de pequeño a mediano tamaño, con ambitus ovoide y ligeramente ensanchado en la parte posterior. Superficie aboral ligeramente abultada. Sistema apical anterior con cuatro poros genitales con placas genitales separadas, tendiendo a unirse a la madreporita cuando son adultos. Sus petaloides son cortos; los tres petaloides anteriores lo son aún más. Poros del mismo tamaño, pequeños y redondos. Periprocto en una cavidad conspicua en la superficie aboral, muy bien separado del sistema apical.

Superficie oral plana, ligeramente cóncava, más hundida alrededor del peristoma, el cual se encuentra en posición ligeramente anterior, con forma circular o transversa, no oblicua. Ejemplares juveniles con un aparato masticador desarrollado, el cuál es reabsorbido durante el crecimiento. Alrededor del peristoma presenta *burrelets* moderadamente desarrollados. Los filodios se encuentran poco desarrollados, pero con poros distintivamente arreglados en dos series o formando arcos oblicuos de tres. Con tubérculos perforados, sin una zona desnuda en el interambulacro 5.

***Apatopygus recens* (M. Edwards, 1836) Fig. A.1.**

Nucleolites recens.- Milne Edwards, 1836. En Cuvier. Regne Animal. ed. III, pl. XIV :3.

Echinobrissus recens.- d'Orbigny, 1854:24.

Nucleolites recens.- Désor, 1857:257.

Echinobrissus recens.- Dujardin & Hupé, 1862 :578, pl.X :9-10.

Oligopodia recens.- H. L. Clark, 1917:108, pl.144:8-11.

Apatopygus recens.- Hawkins, 1920:393-401.

Nuclopygus recens.- Lambert & Thiéry, 1921:347.

Echinobrissus (Oligopodia) recens.- Mortensen, 1921:184-192, pl.VIII, 1-14.

Apatopygus recens.- Lambert, 1923:30.

Echinobrissus recens.- Mortensen, 1925:391.

Apatopygus recens.- Brighton, 1929:310.

Testa de mediano tamaño, un poco abultada con el vértice casi central, de ambitus ligeramente rectangular, redondeado anteriormente y ensanchada más allá de los extremos de los petaloides posteriores; el ambitus posterior se nota dividido por la cavidad anal. El sistema apical presenta una posición más anterior que el vértice. Los petaloides anteriores se extienden casi hasta el ambitus, los posteriores llegan a la mitad de distancia entre el ambitus y el sistema apical. Poros redondos de tamaño uniforme, irregularmente conjugados. Las zonas interporíferas son más anchas que las zonas poríferas. El periprocto es elíptico longitudinalmente y se encuentra dentro de una cavidad conspicua.

El peristoma es de forma oval transversal y se encuentra en posición central en los juveniles, sin embargo toma una posición anterior en los adultos. Los filodios cuentan con tres poros en línea recta y desde el cuarto se forma una curva, punto donde el ambulacro es del doble de ancho que en la zona más central.

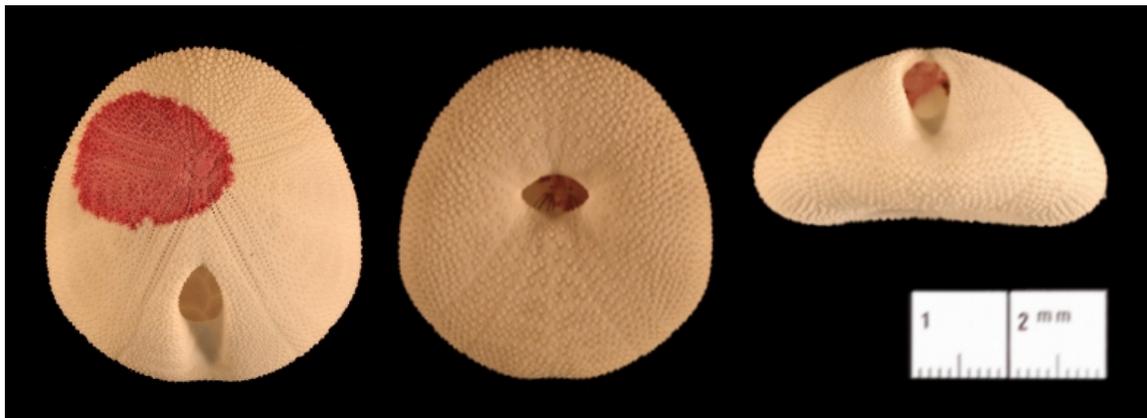


Fig A.1. *Apatopygus recens* (M. Edwards, 1836).

Distribución: Nueva Zelanda.

FAMILIA ECHINOLAMPADIDAE Gray, 1851.

Echinolampadidae.- Gray, 1851:37.

GÉNERO CONOLAMPASA. AGASSIZ, 1883.

Conolampas.- A. Agassiz, 1883:48.

Pygastrides.- Loven, 1887:13.

Hypsoclypus.- Pomel, 1869:25.

Palaeolampas.-Pomel, 1883:63.

Organismos de mediano a gran tamaño, de ambitus circular o un poco ovoide. La superficie aboral es muy alta, casi cónica. El sistema apical presenta cuatro poros genitales. Los petaloides son largos y con ambulacros delgados, los poros se encuentran ligeramente conjugados y las placas ambulacrales más allá de los petaloides ya presentan poros sencillos. El periprocto se ubica inframarginalmente de forma transversa.

La superficie oral es completamente plana y presenta un perístoma pentagonal que se ve rodeado por *burrelets* bien desarrollados y poros bucales. Los filodios cuentan con poros sencillos y muchos poros arreglados en tres series por cada medio ambulacro.

***Conolampas sigsbei* (A. Agassiz, 1878) Fig. A.2.**

Conoclypus Sigsbei.- A. Agassiz, 1878:190.

Hypsoclypus Sigsbei.- Pomel, 1883:63.

Conolampas Sigsbei.- A. Agassiz, 1883:48.

Pygastrides relictus.- Lovén, 1887:13.

Conolampas Sigsbei.- A. Agassiz, 1904:118, pl.65:5-7.

Especie de testa grande, con un ambitus circular y de superficie aboral demasiado alta. Sistema apical monobasal en posición central. Petaloides largos, rectos, extendiéndose hasta el ambitus, con zonas interporíferas 3 o 4 veces más anchas que las zonas poríferas, sin tendencia a cerrarse distalmente; zonas poríferas

delgadas con poros iguales, redondos, no conjugados o solo ligeramente conjugados; zonas de distinta longitud, con más pares de poros en la zona derecha del petaloide III, zonas posteriores de los petaloides II y IV y zonas externas de los petaloides V y I. El periprocto se encuentra en posición inframarginal transversa.

La superficie oral es completamente plana. El peristoma se encuentra casi central, pero con una ligera tendencia posterior, de forma pentagonal transversa. Con *burrelets* bien desarrollados, inflados, ligeramente aplanados verticalmente; los filodios presentan poros sencillos, anchos, con muchos poros arreglados en tres series en cada medio ambulacro.



Fig. A.2. *Conolampas sigsbei* (A. Agassiz, 1878)

Distribución: Indias Occidentales, Mar caribe, Océano Atlántico.

GÉNERO *ECHINOLAMPAS* Gray, 1825

Echinolampas.- Gray, 1825:249.

Aplolampas.- Gray, 1825:62.

Palaeolampas.- Bell, 1880:43.

Macrolampas.- Pomel, 1883:33.

Merolampas.- Pomel, 1883:63.

Miolampas.- Pomel, 1883:62.

Sphelatus.- Pomel, 1883:54.

Euechinolampas.- Pomel, 1887 :127.

Progonolampas.- Bittner, 1890:357.

Craterolampas.- Cotteau, 1891:186.

Breynella.- Gregory, 1892:600.

Progonolampas.- Bittner, 1892:357.

Cypholampas.- Lambert, 1906:33

Isolampas.- Lambert, 1906:33.

Psammolampas.- Lambert, 1913 :136.

Echinolampas.- H. L. Clark, 1917:111.

Cylindrolampas.- Lambert, 1918:44.

Oeidolampas.- Lambert, 1918:44.

Planilampas.- Mortensen, 1948 :297.

Politolampas.- Lambert, 1918:45.

Testa de mediano o gran tamaño. Ambitus generalmente alargado a circular y superficie aboral alta. Sistema apical monobasal. Petaloides moderadamente desarrollados, algunas veces lanceolados, abiertos o cerrados distalmente, zonas poríferas de longitud desigual, zonas interporíferas anchas, poros sencillos en las placas ambulacrales que se encuentran más allá de los petaloides. El periprocto es inframarginal transverso.

El peristoma pentagonal se encuentra transverso. Con *burrelets* bien desarrollados y poros bucales presentes. Los filodios se forman de poros sencillos, generalmente de desarrollo moderado, con 2 o 3 series de poros en cada medio ambulacro. Los tubérculos de la superficie oral son del mismo tamaño que los de la superficie aboral, pero en la superficie oral presenta una delgada zona desnuda y granulada en el interambulacro 5.

***Echinolampas alexandri* de Loriol, 1876 † Fig. A.3.**

Echinolampas Alexandra.- de Loriol, 1876:4. pl.I:1-3.

(?) *Echinolampas depressa*.- De Meijere, 1904:380-383. (no *E. depressa* Gray).

Echinolampas Alexandri.- H. L. Clark, 1915:99.

Echinolampas (Miolampas) depressus.- Jeannet & Martin, 1937:70.

Echinolampas Alexandri.- Mortensen, 1948.

Echinolampas Alexandri forcipulata.- Mortensen, 1948:2.

Echinolampas Alexandri Sibogae.- Mortensen, 1948:1.

Echinolampas Alexandri.- Mortensen, 1948.

Testa de gran tamaño, con ambitus de forma ovalada a muy circular siendo ésta última la más característica. Sistema apical ligeramente cónico y elevado. Petaloides acortados, sin alcanzar el ambitus; los ambulacros son moderadamente anchos. Periprocto en posición inframarginal y puede tener el borde superior aplanado, pero no es una característica para su identificación.

La superficie oral es plana y un poco cóncava a la altura del peristoma, el cual se encuentra transversal; los filodios solo están un poco desarrollados. No presenta una zona desnuda de tubérculos en el interambulacro 5.

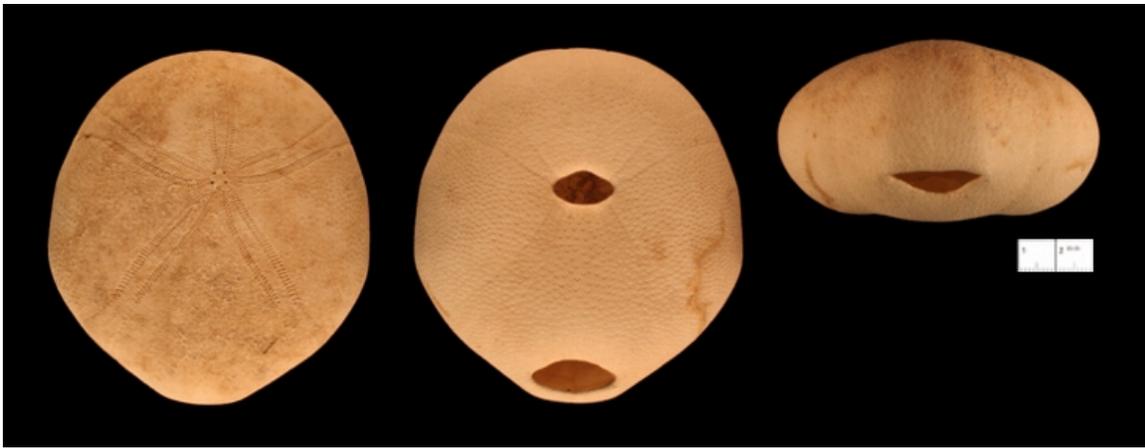


Fig. A.3. *Echinolampas alexandri* De Loriol, 1876

Distribución: Japón, Java, Malay y Filipinas, Océano Pacífico Oriental.

Alcance estratigráfico: Mioceno Tardío.

***Echinolampas appendiculata* Emmons, 1858 † Fig. A.4.**

Echinolampas appendiculatus.- Emmons, 1858:307, figs.240-241.

Echinolampas (Isolampas) appendiculatus.- Lambert & Thiéry :380.

Echinolampas (Miolampas) appendiculatus.- Lambert & Thiéry :382.

Echinolampas appendiculata.- Cooke, 1942:38.

Testa pequeña, de ambitus muy redondeado, ovalado y alargado posteriormente. Superficie aboral moderadamente elevado sobre el periprocto. Sistema apical

ligeramente anterior, monobasal con cuatro poros genitales. Los petaloides se extienden hasta 2/3 de la distancia hacia el ambitus, delgados y abiertos distalmente; zonas poríferas más delgadas que las interporíferas, líneas ambulacrales más largas que las extremas. Poros conjugados; los de ambulacros internos circulares, los de ambulacros externos alargados. El periprocto es largo transversalmente, inframarginal, inclinado, hacia adelante y hacia atrás en un ángulo de 45°, no visible desde arriba.

Superficie oral cóncava alrededor del peristoma, el cual es subtriangular con esquinas redondeadas, más ancho que largo y se encuentra en posición ligeramente anterior. Tubérculos pequeños, hundidos, un poco más largos en la superficie oral.



Fig. A.4. *Echinolampas appendiculata* Emmons, 1858.

Distribución: Castle Hayne limestone, Carolina del Norte, E.U.A.

Alcance estratigráfico: Eoceno medio Tardío.

***Echinolampas crassa* (Bell, 1880) Fig. A.5.**

Palaeolampas crassa.- Bell, 1880:48-49. pl.IV.

Echinolampas crassa.- H. L. Clark, 1917 :113, pl.144:17.

Echinolampas (Palaeolampas) crassa.- Lambert & Thiéry, 1924:385.

Echinolampas crassa.- H. L. Clark, 1925 :182.

Echinolampas (Palaeolampas) crassa.- Mortensen, 1948:371 pp.

Testa muy gruesa y redondeada, de ambitus circular u ovalado, superficie aboral moderadamente alta. El sistema apical se encuentra subcentral. Los petaloides son anchos y rectos, extendiéndose muy cerca del ambitus, muy abiertos distalmente. El periprocto se sitúa por debajo del ambitus.

Superficie aboral ligeramente cóncava, con el peristoma en posición subcentral, de forma pentagonal y redondo, mucho más ancho que largo y solo un poco más pequeño que el periprocto. Los filodios no muy ensanchados con poros arreglados en tres series longitudinales de cada lado; incluso más allá de los filodios, los poros pueden permanecer conspicuos.



Fig A.5. *Echinolampas crassa* (Bell, 1880).

***Echinolampas depressa* (Gray, 1851) Fig. A.6.**

Echinolampas (*Miolampas*) *depressa*.- Lambert, 1918 :44.

Echinolampas depressus.- Gray, 1851:38.

Echinolampas caratomoides.- A. Agassiz, 1869:269.

Echinolampas depressa.- A. Agassiz, 1872-74:114, 335, 551 y pl.XVI :6-7,17-22².

?*Echinolampas Blanchardi*.- Cotteau, 1889 :341.

Echinolampas depressa.- A. Agassiz, 1904:118, fig. 155, pls.64:2-5, 65:1-4.

Echinolampas depressus.- Hawkins, 1911:158. pl.13:1.

Echinolampas depressa.- H. L. Clark, 1917:115, pl.144:18-19, 153:8.

Echinolampas (*Miolampas*) *depressa*.- Lambert & Thiéry, 1921:381.

?*Echinolampas* (*Progonolampas*) *Blanchardi*.- Lambert & Thiéry, 1921:387.

Echinolampas depressa.- H. L. Clark, 1925:183.



Fig. A.6. *Echinolampas depressa* (Gray, 1851).

***Echinolampas koreana* H. L. Clark, 1925.**

Echinolampas coreana.- H. L. Clark, 1925:183, pl.X:4-5.

Registros: Korean strai 33 14n, 128 55w

***Echinolampas ovata* (Leske, 1778) Fig. A.7.**

Echinanthus ovatus.- Leske, 1778:191, tab.XX:C-D.

Echinus oviformis.- Gmelin, 1778:3187.

Nucleolites oviformis.- Lamarck, 1801:347

Clypeaster oviformis.- Lamarck, 1816:292.

Echinolampas orientalis.- Gray, 1825:429.

Echinolampas oviformis.- Blainville, 1830:191.

Echinolampas orientalis.- Blainville, 1834:209 .

Echinolampas oviformis.- Desmoulins, 1837:186.

Echinolampus (sic) *angulosus*.- M'Clelland, 1840:181, pl.IV:6-7.

Echinolampas oviformis.- L. Agassiz & Desor, 1847:163.

Echinanthus oviformis.- D'Orbigny, 1854:21.

Echinolampas oviformis.- Gray, 1855:35.

Echinolampas cyclostomus.- Perrier, 1869:170.

Echinolampas castanea.- Alcock, 1893:173, pl.VIII :6.

Echinolampas oviformis.- Anderson, 1899:5,7.

Echinolampas ovata.- Döderlein, 1906:240.

Echinolampas oviformis.- Southwell, 1911:208.

Echinolampas ovatus.- H. L. Clark, 1917:114. pl.153, 1-2.

Echinolampas oviformis.- Gerth, 1922:506.

Echinolampas ovatus.- Koehler, 1922:140, pl.VI :5, XIV:8.

Echinolampas ovata.- H. L. Clark, 1923:398.

Echinolampas ovatus.- H. L. Clark, 1938:428.

Echinolampas ovata.- H. L. Clark, 1946:359.

Ambitus ovalado o elíptico. Apéndice de la superficie aboral muy excéntrico anteriormente. Testa alta y un poco hinchada en el ambitus. Sistema apical pequeño. Zonas poríferas muy anchas, pares de poros distantes. Los tres petaloides anteriores son pequeños. Presenta tubérculos distantes. Periprótico submarginal con una pequeña proyección sobre él.

Superficie oral arqueándose gradualmente a través del actinosoma, menos cóncavo, excepto cerca del actinosoma. Peristoma casi en la misma posición que el sistema apical. *Burrelets* escasamente desarrollados. Filodios muy poco desarrollados.



Fig. A.7. *Echinolampas ovata* (Leske, 1778).

Distribución: Indo-Malasia, Oceano Índico.

Alcance estratigráfico: Mioceno Temprano a Reciente.

***Echinolampas sternopetala* A. Agassiz & H. L. Clark, 1907 Fig. A.8.**

Echinolampas sternopetala.- A. Agassiz & H. L. Clark, 1907:130.

Echinolampas (Progonolampas) sternopetala.- Lambert & Thiéry, 1924:387.

Planilampas sternopetala.- Mortensen, 1948.

Testa de tamaño medio, de ambitus ovalado. Extremo posterior alrededor del periprocto proyectándose. Superficie aboral inflada, curvada ligeramente. La parte más alta de la testa coincide con la posición del sistema apical, la cual es excéntrica anteriormente. Sistema apical monobasal con cuatro poros genitales, madreporita larga y poros oculares pequeños. Petaloides muy delgados, moderadamente largos y delgados con ambulacros de longitud desigual. Petaloides moderadamente desarrollados y cortos; distalmente abiertos. Ambulacros no pareados de desigual longitud en el mismo petaloide, poros externos alargados, poros sencillos en las placas ambulacrales que se encuentran más allá de los petaloides. Periprocto inframarginal, transverso cubierto por tres placas muy largas.

Superficie oral casi plana de no ser por el pequeño hundimiento al nivel del peristoma, el cual se encuentra subcentral transverso. *Burrelets* rudimentarios e inconspicuos. Filodios con ambulacros de dos series de poros.

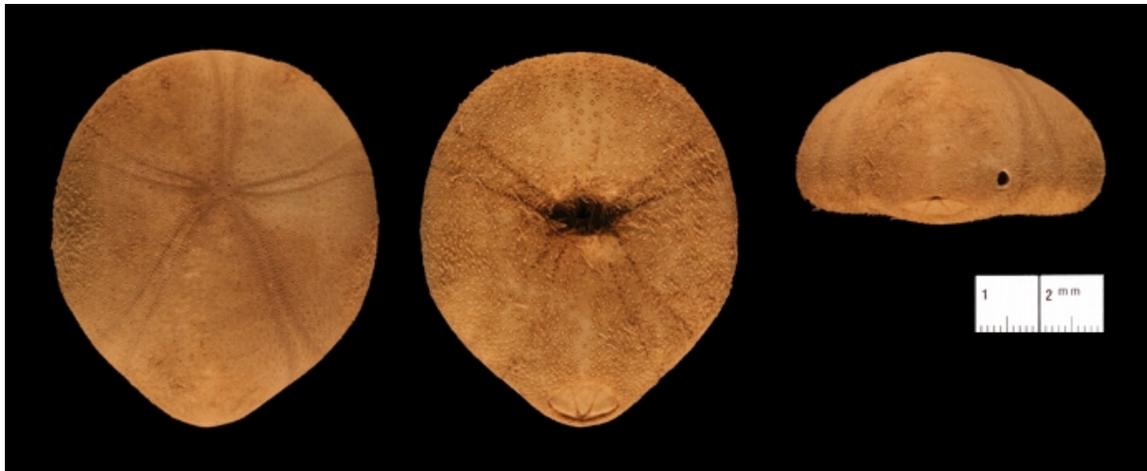


Fig. A.8. *Echinolampas sternopetala* A. Agassiz & H.L. Clark, 1907

Distribución: Golfo de Kagoshima, Japón.

GÉNERO *SANTEELAMPAS* Cooke, 1959, p. 61

Santeelampas.- Cooke, 1959:61.

Testa mediana, alargada. Ápice muy elevado. Sistema apical monobasal, muy excéntrico anteriormente. Petaloides delgados, rectos y abiertos. Poros conjugados, zonas poríferas del mismo petaloide de igual longitud, placas ambulacrales más allá del petaloide con poros sencillos. Periprocto marginal longitudinal.

Peristoma pentagonal más alto que ancho. *Burrelets* bien desarrollados. Filodios con poros sencillos, anchos; poros en 2 series en cada medio ambulacro, algunos en series internas. Sin zona desnuda en el interambulacro 5.

***Santeelampas oviformis* (Conrad, 1850) † Fig. A.11.**

Catopygus oviformes.- Conrad, 1850:39, pl.1, fig.15.

Nucleolites oviformis.- Cook, 1868:722.

Catopygus oviformis.- Clark, 1891:52.

Breynella gregoryi.- Twitchell, 1915:148, pl.68, figs.1a-f.

Phyllobrissus oviformis.- Lambert, 1916:169.

Echinanthus gregoryi.- Lambert y Thiéry, 1921:367.

Cassidulus (Paralampas?) gregoryi.- Cooke, 1942:34.

Cassidulus? oviformis.- Cooke, 1942:34.

Santeelampas oviformis.- Cooke, 1959:61.

Testa de ambitus ovalado, más ancho en la mitad posterior, ligeramente trunco en la parte posterior; muy redondeado. Superficie aboral inflada Sistema apical monobasal con cuatro poros genitales, excéntrico anteriormente, mucho más que el peristoma. Petaloides muy largos, el par anterior es mucho más corto que los demás, abiertos distalmente; ambulacros de igual longitud, un poco más delgados que las zonas interporíferas; poros circulares oblicuamente conjugados. Periprocto terminal, a la mitad de la altura de la testa, vertical, en lo alto de un surco vertical poco profundo, más alto que ancho.

Superficie oral suavemente cóncava. Peristoma anterior, más ancho que largo. Filodios cortos y delgados, casi tan anchos como largos; *burrelets* muy hinchados, granulados. Con múltiples tubérculos pequeños, deprimidos, solo un poco más largos en la superficie oral, cubriendo completamente la testa, excepto en una delgada y corta banda detrás del peristoma



Fig A.9. *Santeelampas oviformis* (Conrad, 1850).

Distribución: Warley Hill marl y Santee limestone, Carolina del Sur, E. U. A.

Alcance estratigráfico: Eoceno medio.

FAMILIA CASSIDULIDAE L. Agassiz & Désor, 1847, p. 143

GÉNERO *CASSIDULUS* Lamarck, 1801 p. 349

Cassidulus.- Lamarck, 1801:348.

Rhynchopygus.- D'Orbigny, 1855:323.

Rhyncholampas.- A. Agassiz, 1869:270.

Plagiopygus.- Lambert, 1897:22.

Pleuropygus.- Lambert & Thiéry, 1913:126.

(?) *Lovenilampas*.- Maury, 1934.

Cassidulus.- Mortensen, 1948:198.

Testa pequeña, alargada y baja. Sistema apical monobasal con 4 poros genitales. Petaloides ligeramente o bien desarrollados, rectos abiertos o cerrados distalmente; zonas poríferas desiguales en el mismo petaloide, placas ambulacrales más allá del petaloide con poros sencillos. Periprocto supramarginal, longitudinal o transversal.

Superficie oral casi plana. *Burrelets* bien desarrollados. Filodios anchos de poros sencillos con una ligera conglomeración de poros, con dos o uno o ningún poro ocluído: poros bucales presentes. Con una zona desnuda y granulada en el interambulacro 5 y el ambulacro III. Tubérculos de superficie oral más largos que los de la superficie aboral.

***Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801 Fig. A.10.**

Cassidulus caribaeorum.- Lamarck, 1801:349.

Cassidulus australis.- Lamarck, 1816:35. II. Ed.1840, III, p.339.

Cassidulus Richardii.- Deslonchamps, 1824:174. pl.143:8-10.

Cassidulus australis.- Blainville, 1834:192.

Nucleolites Richardi.- Desmoulins, 1837:200.

Cassidulus australis.- L. Agassiz & Désor, 1847:157.

Cassidulus guadaloupensis.- Duchassaing, 1847:1098.

Cassidulus australis.- A. Agassiz, 1847 :157.

Nucleolites Richardi.- Duchassaing, 1850:2.

Cassidulus caribaeorum.- Gray, 1855:34.

Cassidulus australis.- Dujardin & Hupé, 1862:582.

Cassidulus caribaeorum.- Lütken, 1864:126, tab.II:6.

Cassidulus (Rhynchopygus) Caribaeorum.- Lütken, 1864:1-2.

Rhyncholampas caribaeorum.- A. Agassiz, 1869:270.

Cassidulus (Rhynchopygus) caribaeorum.- A. Agassiz, 1872 :153, 343, 553, pl.XV:1-4.

Cassidulus caribaeorum.- Lovén, 1874, pl.VII:61-65.

Rhynchopygus caribaeorum.- A. Agassiz, 1904:119, figs. 153-154.

Rhyncholampas cariboeorum.- H. L. Clark, 1917:106. pl.144:6-7.

Rhynchopygus Caribaeorum.- Lambert & Thiéry, 1921:364.

Rhyncholampas caribaeorum.- H. L. Clark, 1925:180.

Cassidulus caribaeorum.- Mortensen, 1948.

Testa pequeña, alargada, de ambitus anterior ligeramente redondeado, o ambitus posterior ligeramente truncado por un surco anal, los lados se expanden notoriamente

en la zona posterior detrás del sistema apical. Superficie aboral más inflada al nivel del sistema apical. Sistema apical anterior monobasal, con 4 poros genitales, de acuerdo a Mortensen (1948), poros genitales aparecen en ejemplares de 13mm. Petaloides aproximadamente de igual longitud, anchos, cerrándose ligeramente en la parte distal. Zonas interporíferas más de dos veces el ancho de las zonas poríferas, estrechándose un poco distalmente; zonas poríferas delgadas, con los poros externos más grandes que los internos, un poco alargados transversalmente; poros internos redondeados; poros ligeramente conjugados. Ambulacros de longitud desigual en el mismo petaloide; en los petaloides V y I, de 3 a 7 pares de poros más en las series externas que en las internas. En las placas que se encuentran después del final del petaloide se encuentran un poro pequeño. Perirpacto supramarginal transverso, a $\frac{2}{3}$ o $\frac{4}{5}$ de la distancia entre el sistema apical y el ambitus posterior.

Superficie oral plana. Zona aboral con tubérculos más grandes, con scrobículas poligonales. Peristoma grande, pentagonal, transverso, anterior. *Burrelets* bien desarrollados, inflados. Poros bucales presentes. Filodios con poros sencillos, engrosados, poros en series sencillas excepto en algunas ocasiones en que el poro se sale de la serie, casi ocluído. Aproximadamente 4 a 6 poros en cada serie, con poros grandes, menos anchos que los filodios. Zona desnuda en el interambulacro 5, ambulacro III y el ambitus de los inteambulacros adyacentes; con tubérculos con mamelones pequeños perforados.

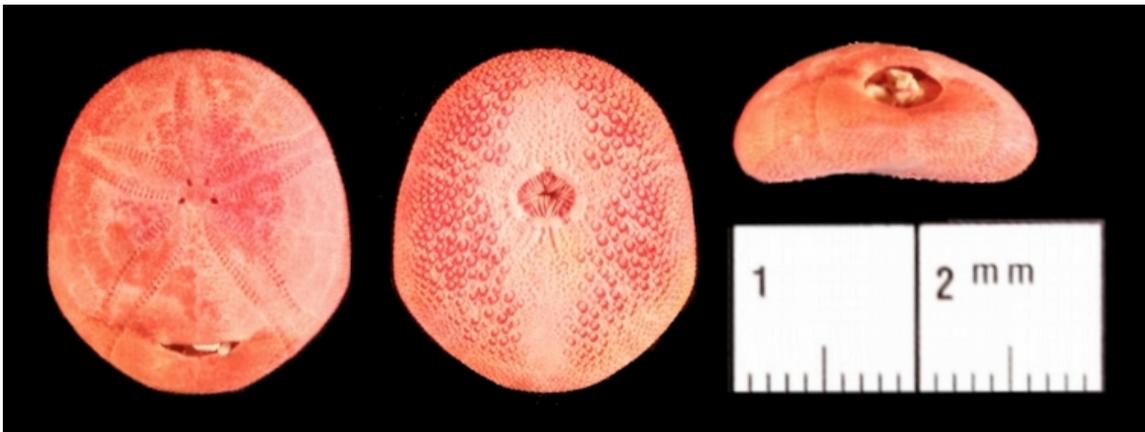


Fig. A.10. *Cassidulus caribaeorum* Lamarck, 1801.

Distribución: Bahamas a Barbados, Mar Caribe, Océano Atlántico.

Alcance estratigráfico: Reciente.

Cassidulus conradi (Conrad, 1850) † Fig. A.11.

Catopygus Conrado.- Conrad, 1850:39, pl.1, fig.9.

Cassidulus conradi.- Conrad. 1865:75.

Cassidulus conradi.- Stefanini, 1911:700.

Cassidulus (Pygorhynchus) conradi.- Clark & Twitchell, 1915:145, pl.67, figs. 1a-f.

Rhyncholampas conradi.- Lambert & Thiéry, 1921:370.

Cassidulus (Paralampas) conradi.- Cooke, 1942:33.

Cassidulus (Plagiopygus) conradi.- Cook, 1959.

Ambitus ovalado, comprimido lateralmente en la zona posterior. Superficie aboral inflada, con una elevación sobre el periprocto. Sistema apical excéntrico anteriormente, monobasal con 4 poros genitales. Petaloides largos y delgados, abiertos distalmente; ambulacros internos más largos que los externos; poros internos circulares, poros externos ovalados. Periprocto terminal, en lo más alto de un delgado surco vertical, más ancho que alto.

Superficie oral usualmente cóncava alrededor del peristoma, el cual es grande y pentagonal, más ancho que largo. *Burrelets* alargados, hinchados y granulados. Tubérculos deprimidos, pequeños en la superficie aboral, más largos en la superficie oral, cubriendo toda la testa excepto una delgada zona detrás del peristoma.



Fig. A.11. *Cassidulus conradi* (Conrad, 1850).

Distribución: Ocala Limestone. Georgia, Alabama, Florida, USA.

Alcance estratigráfico: Eoceno Tardío.

Cassidulus ellipticus (Kew, 1920) † Fig. A.12.

Cassidulus (*Rhynchopygus*) *ellipticus*.- Kew, 1920:139, pl.39, figs. 3a-d.

C. ellipticus.- Squires y Demetron, 1995.

Testa pequeña, alargada y moderadamente inflada, más alta y ancha en la parte posterior. Sistema apical monobasal, anterior; con 4 gonoporos. Par anterior de petaloides (II y IV), más cortos que los demás. Petaloides ligeramente cerrados distalmente. Zonas interporíferas moderadamente delgadas y rectos, solo un poco más anchos que la zona porífera. Ambulacros del mismo largo en el mismo petaloide. Poros conjugados, el poro externo alargado; placas ambulacrales después de los petaloides con poros sencillos. Periprocto supramarginal transverso.

Superficie oral aplanada con una ligera depresión alrededor del peristoma, el cual presenta una posición anterior, subpentagonal o casi circular, más largo que ancho. *Burrelets* bien desarrollados. Esferidios en cada lado de la sutura pentaradial en el filodio. Dos poros bucales por ambulacro. Scrobiculos orales largos asociados con tubérculos anteriormente excéntricos. Filodios anchos, con poros sencillos con 6 poros en cada medio ambulacro; raramente con un poro más en la serie. Zona desnuda y granulada en la superficie oral en el interambulacro 5 y en algunos especímenes una también en el ambulacro III. Tubérculos orales considerablemente más largos que los apicales.



Fig. A.12. *Cassidulus ellipticus* (Kew, 1920).

Distribución: California, U.S.A.

Alcance estratigráfico: Mioceno Temprano.

***Cassidulus sabitonensis* (Kellum, 1926) † Fig. A.13.**

Cassidulus (*Pygorhynchus*) *berryi*.- 143, p.15, pl.1, figs 4-7, no

Cassidulus berryi.- Twitchell, 1915.

Cassidulus (*Pygorhynchus*) *sabistonensis*.- Kellum, 1931.

Cassidulus (*Rhynchopygus?*) *evergladensis*.- Mansfield, 1932:48, pl.18: 1-10.

Cassidulus (*Cassidulus*) *sabistonensis*.- Cooke, 1942:31.

Cassidulus (*Cassidulus*) *sabitonensis*.- Cooke, 1942:38.

Testa grande y ovalada, de ambitus muy redondeado. Superficie aboral inflada, con una elevación sobre el periprocto. Sistema apical ligeramente anterior, con cuatro poros genitales y una madreporita central. Petaloides largos, lanceolados; zonas poríferas delgadas y abiertas distalmente; poros internos circulares, poros externos alargados, ambulacros internos más largos que los externos; zonas interporíferas anchas. Periprocto casi terminal, por encima del ambitus, dentro de una cavidad poco profunda.

Superficie oral ligeramente cóncava. Peristoma por debajo del sistema apical, pentagonal, más ancho que largo; *burrelets* muy inflados; filodios más largos que anchos. Tubérculos pequeños y numerosos en la superficie aboral. Área media en la superficie oral con gránulos.



Fig. A.13. *Cassidulus sabinonensis* (Kellum, 1926).

Distribución: Formación Tamiami, Florida y Castle Hayne marl, Carolina del Norte y Carolina del Sur.

Alcance estratigráfico: Eoceno.

GÉNERO *EURHODIA* Haime, 1853.

Eurhodia.- d'Archiac & Haime, 1853:14.

Ravenelia.- McCrady, 1859:283(282¹).

Eurhodia.- Duncan & Sladen, 1882:69-70.

?*Gisopygus*.- Gauthier, 1899:648.

Eurhodia.- Lambert & Thiéry, 1921:364.

Testa de mediana a grande, alargada; no muy alta o moderadamente inflada. Sistema apical monobasal. Petaloides iguales, anchos, cerrándose distalmente, placas ambulacrales postpetaloides con poros sencillos. Periprcoto supramarginal, transverso o longitudinal.

Superficie oral aplanada. Peristoma más largo que ancho. *Burrelets* bien desarrollados. Filodios anchos, de poros sencillos con dos series de poros en cada medio ambulacro. Poros bucales presentes. Tubérculos perforados, considerablemente más grandes en la superficie oral que en la aboral, excepto por la zona desnuda y generalmente pitted ubicado en el interambulacro 5.

Distribución: India y E.U.A.

Alcance estratigráfico: Eoceno.

***Eurhodia holmesi* Twitchell, 1915 † Fig. A.14.**

Cassidulus (*Rhynchopygus?*) *holmesi*.- Twitchell, 1915:140, pl.65, figs.3a-d.

Rhyncholampas holmesi.- Lambert & Thiéry, 1921:370.

Cassidulus (*Pygorhynchus*) *carolinensis* var. *cravenensis*.- Kellum, 1926:15, pl.1, figs.1-3.

Eurhodia holmesi.- Cooke 1942:36.

Eurhodia (Gisopygus) holmesi.- Cook, 1959.



Fig. A.14. *Eurhodia holmesi* Twitchell, 1915.

***Eurhodia relicta* Mooi, 1990.**

Eurhodia relicta.- Mooi, 1990:688-700, fig.1-4.

Cassiduloide pequeño de testa muy inflada. Muy pocos hidroporos (no más de 6) en la placa madreporica. Petaloides ligeramente reducidos, con alrededor de 40 pares de poros en cada uno. El poro externo de cada par de poros respiratorios es redondo o solo un poco alargado. Preiprocto en una pequeña cavidad anal, casi invisible visto por arriba, casi vertical.

Peristoma más largo que ancho, excéntrico anteriormente, con lados casi verticales. Con *burrelets* pequeños. Filodios con 7-10 poros en las series externas y 2-3 en las internas. Ambos ambulacros de cada filodio aproximadamente de igual longitud. Zona desnuda y granulada, muy prominente y ancha en el interambulacro 5, pero pequeña y delgada en el ambulacro III. Los tubérculos en la superficie oral no son especialmente largos.

***Eurhodia rugosa* (Ravenel, 1848) † Fig. A.15.**

Pygorhynchus rugosus.- Ravenel, 1848:4, figs.7-8.

Pygorhynchus crucifer.- Rabéenle, 1848:4, figs.9-10.

Ravenelia crucifer.- McCrady, 1859:283.

Ravenelia rugosa.- McCrady, 1859:283.

Cassidulus (Rhynchopygus) raveneli.- Twitchell, 1915:2, pl.65:5a-d, 66:1a-c, 2a-b.

Pygorhynchus rugosus.- Clark & Twitchell, 1915:147.

Eurhodia rugosa.- Lambert & Thiéry, 1921:365.

Eurhodia raveneli.- Twitchell. Cooke, 1942:35.

Tamaño de mediana a grande, no muy inflada; alargada y de margen redondeado, trunco de la parte posterior, de lados paralelos. Sistema apical anterior monobasal. Petaloides anchos con tendencia a cerrarse distalmente. Poros conjugados. Petalos I y V más largos que el resto. Periprocto supramarginal transverso.

Superficie oral plana. Peristoma anterior pentagonal, más alto que ancho. *Burrelets* bien desarrollados. Poros bucales presentes, con esferidios en dos series en medio de cada filodio. Filodios anchos, de poros sencillos arreglados en dos series por cada medio ambulacro. Tubérculos más largos que en la superficie aboral, con una zona desnuda en el interambulacro 5.



Fig. A.15. *Eurhodia rugosa* (Ravenel, 1848)

Distribución: E.U.A.

Alcance estratigráfico: Eoceno Medio.

Eurhodia trojanus (W. Cooke, 1942) † Fig. A.16.

Cassidulus trojanus.- Wythe Cooke, 1942:32, pl.2:22-25.

Cassidulus (Cassidulus) trojanus.- Cooke, 1942:32, pl.2:22-25.

Eurhodia trojanus.- Carter & Beisel, 1987.

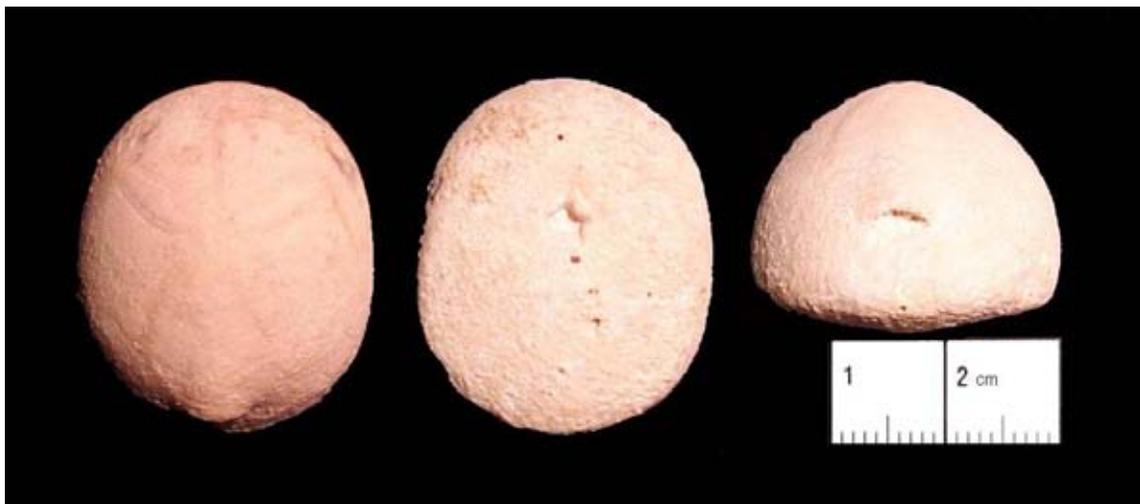


Fig. A.16. *Eurhodia trojanus* (W. Cooke, 1942).

Distribución: Ocala Limestone, Florida y Georgia, USA,

Alcance estratigráfico: Eoceno Tardío.

GÉNERO *OLIGOPODIA* Duncan, 1889

Nucleolus.- von Martens, 1866:179.

Mecostobrissus.- Lambert, 1912 :34.

Oligopodia epigonus (v. Martens, 1865) Fig. A.17.

Nucleolites epigonus.- v. Martens, 1865:143.

Oligopodia epigonus.- Duncan, 1889. Revis. Ech. p.177.

Nucleolites epigonus.- Pfeffer, 1900. Echinodermen v. Ternate. Abhandl. d. Senckenberg. Naturf. Gesellsch. 25, I, p.83.

Echinobrissus (Oligopodia) epigonus.- De Meijere, 1904."Siboga" ch. p.141, XIX. 369-371.

Nucleolites epigonus.- Stefanini, 1903:3-4.

Oligopodia epigonus.- H. L. Clark, 1917:108, pl.144:12-13.

Nucleolus epigonus.- Lambert & Thiéry, 1921:348.

Oligopodia epigonus.- Lambert & Thiéry, 1925:586.

Testa delgada, de tamaño medio. Ambitus elíptico, redondeado anteriormente. Sistema apical anterior, con 4 poros genitales. Petaloides de ancho uniforme e igualmente desarrollados, petaloides posteriores alcanzan más de la mitad de la distancia entre el sistema apical y el ambitus. Hendidura anal vertical y profunda. Periprocto elíptico.

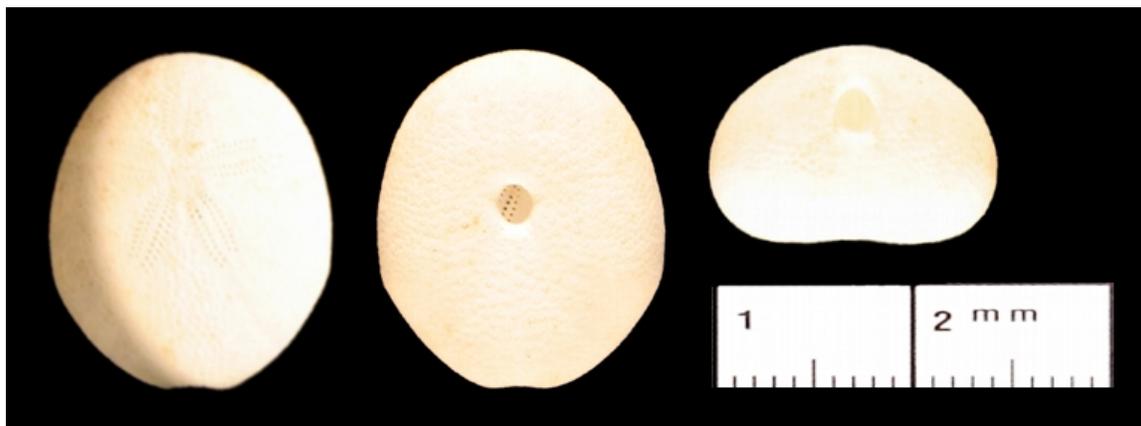


Fig. A.17. *Oligopodia epigonus* (v. Martens, 1865).

Distribución: Oceano Índico.

GÉNERO *RHYNCHOLAMPAS* A. Agassiz, 1863

Rhyncholampas.- A. Agassiz, 1863:270.

Anisopetalus.- Clark *en* Arnold & Clark, 1927:44

Plagiopygus.- Lambert, 1898:162.

Pleuropygus.- Lambert & Thiery in Lambert, 1913:127.

Galerolampas.- Cotteau, 1889:1.

Gisopygus.- Gauthier, *en* Fourtau, 1899:648.

Testa de mediana a grande, alargada y de moderada a muy inflada. Ambitus ovalado o ensanchado en la parte posterior. Sistema apical anterior, monobasal. Petaloides lanceolados, cerrándose distalmente, con ambulacros de longitud desigual; ambulacros con poros sencillos más allá de los pétalos. Periprocto ligeramente supramarginal transverso.

Peristoma anterior, pentagonal, más ancho que alto. *Burrelets* moderadamente desarrollados. Poros bucales presentes. Filodios con poros sencillos, ensanchados, generalmente con 2 series de poros en cada medio ambulacro, aproximadamente 4 poros en cada serie interna; en algunas especies se encuentran 3 series de poros en cada medio ambulacro. Tubérculos en la superficie oral mucho más largos que los de la superficie aboral. Zona desnuda y generalmente granulada en el interambulacro 5 y el ambulacro III.

Rhyncholampas ayresi Kier, 1963 Fig. A.18.

Rhyncholampas ayresi.- Kier, 1963: 45-48.



Fig. A.18. *Rhyncholampas ayresi*.

Rhyncholampas carolinensis (Twitchell, 1915) Fig. A.19.



Fig. A.19. *Rhyncholampas carolinensis* (Twitchell, 1915).

Rhyncholampas evergladensis (Mansfield, 1932) Fig. A.20.

Cassidulus (Rhynchopygus) evergladensis.- Mansfield, 1932: 35.



Fig. A.20. *Rhyncholampas evergladensis*.

Rhyncholampas georgiensis (Clark & Twitchell) Fig. A.21.



Fig. A.21. *Rhyncholampas georgiensis*.

Rhyncholampas gouldii (Bouvé, 1846) Fig. A.22.

Cassidulus gouldii (Bouvé, 1846) †

Pygorhynchus gouldii.- Bouvé, 1846:192.

Nucleolites mortoni.- Conrad, 1850:142.

Pygorhynchus gouldii.- Bouvé, 1851:2.

Ravenelia gouldii.- Désor, 1858:299.

Pygorhynchus gouldii.- Cotteau, 1888:550.

Nucleolites mortoni.- Boyle, 1893:200.

Pygorhynchus gouldii.- Stefanini, 1911:696.

Cassidulus (Pygorhynchus) gouldii.- Clark & Twitchell, 1915:171, pl.79:3a-d, 80:1a-1f, 2a-d.

Cassidulus (Pygorhynchus) alabamensis.- Twitchell, 1915:172, pl.80:3a-d.

Procassidulus (Harduonia) alabamensis.- Lambert & Thiéry, 1921:362.

Procassidulus (Harduonia) gouldii.- Nomenclature raisonnée des échinides. fasc.5, p.363.

Testa de pequeña a mediana, de ambitus subovalado, ligeramente truncado en las zonas anterior y posterior. La superficie aboral se encuentra un poco inflada, con el ápice en posición anterior, con tendencia a ser subcónica, con una elevación sobre el periprocto. El sistema apical está ligeramente anterior, cuenta con una madreporita central grande y 4 poros genitales. Petaloides largos, extendiéndose $\frac{1}{2}$ de la distancia al ambitus, lanceolados y abiertos distalmente, un poco abultados; ambulacros

internos más largos que los externos; poros ovalados conjugados o no. El periprocto es supramarginal, localizado en el 1/5 posterior, transverso, abierto dentro de una cavidad bien definida, lejos del ambitus.

La superficie oral es casi plana, el peristoma se encuentra más atrás del sistema apical, es de forma pentagonal y más ancho que largo. Los filodios son más largos que anchos y los *burrelets* se observan bien desarrollados. Sus tubérculos se ven deprimidos y son pequeños en la superficie aboral, además de presentar una zona desnuda en el interambulacro 5.



Fig. A.22. *Rhyncholampas carolinensis*.

Distribución: Georgia, Florida y Mississippi, E.U.A.

Alcance estratigráfico: Oligoceno.

***Rhyncholampas pacificus* (A. Agassiz, 1863) Fig. A.23.**

Pygorhynchus pacificus.- A. Agassiz, 1863:27.

Rhyncholampas pacificus.- A. Agassiz, 1869:270.

Rhynchopygus pacificus.- A. Agassiz, 1872-74:153, 554. pls.XV:1-2, XXXII:1-10, XXXIII:1-2, XXXVII:12.

Cassidulus Eugenie.- Lovén, 1874. Etudes s. l. Echinoidées. pls.VII :66, XV:130.

Cassidulus pacificus.- Lovén, 1874. Etudes s. l. Echinoidées. pls.VII :67, XXII:179.

Rhynchopygus pacificus.- Lovén, 1883. On Pourtialesia. pls. XI:118-119, XII:133.

Rhyncholampas pacifica.- H. L. Clark, 1917:107, pl.144:1-5.

Cassidulus pacificus.- Grant & Hertlein, 1938:108, pls.13: 6, 29:4-5, 30:6.

Testa de talla mediana a grande, de ambitus elíptico y angular, redondeado anteriormente. El vértice de la testa y sistema apical coinciden en posición una posición ligeramente anterior. Sistema apical es pequeño, con los poros genitales posteriores más separados que el par anterior. Los petaos son lanceolados, extendiéndose muy cerca del ambitus; las zonas poríferas son anchas, los poros distantes pero igualmente desarrollados en el petaloide; los ambulacros anteriores son mucho más largos que los posteriores. El periprocto se localiza debajo de un labio posterior deprimido.

La superficie oral es casi plana formado un ángulo agudo con los lados de la testa, en esta superficie se encuentra el peristoma pentagonal, más anterior que el sistema apical. Los *burrelets* anteriores se encuentran muy desarrollados y prominentes, los *burrelets* posteriores son los más pequeños. Los filodios son largos con 7-9 poros en cada línea ambulacral. Con una zona desnuda de tubérculos en el interambulacro 5.

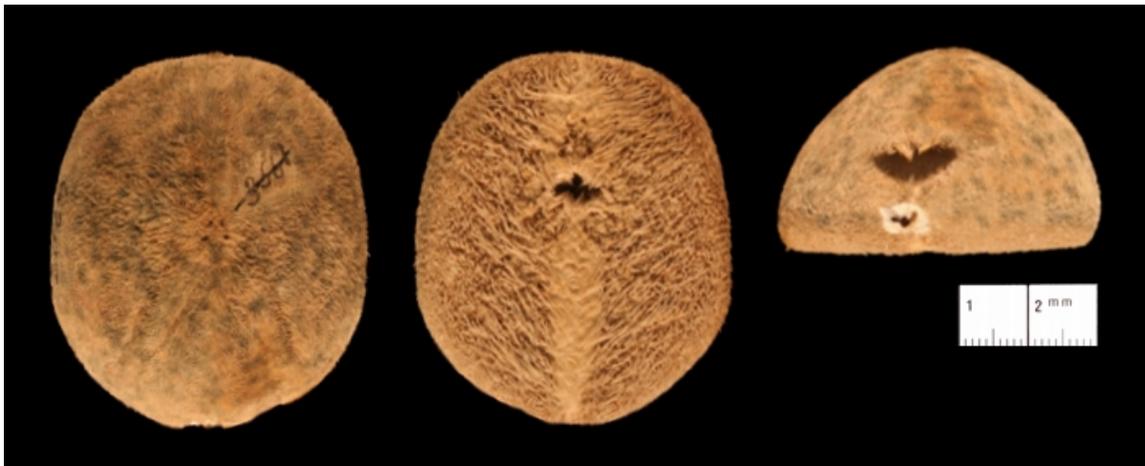


Fig. A.23. *Rhyncholampas pacificus* (A. Agassiz, 1863).

Distribución: Océano Pacífico Tropical zona Este.

Alcance estratigráfico: Reciente.

***Rhyncholampas rodriguezi* (Roig, 1926) Fig. A.24.**

Rhyncholampas Rodriguezi.- Roig, 1926:72. pl.10:4-6.

Distribución: Océano Pacífico Tropical zona Este.

Alcance estratigráfico: Reciente.



Fig. A.24. *Rhyncholampas rodriguezii* (Roig, 1926).

FAMILIA PLIOLAMPADIDAE Kier, 1962

GÉNERO *GITOLAMPAS* Gauthier, 1889

Gitolampas.- Gauthier, 1889:98.

Bothriolampas.- Fourtau, 1899:652.

Echanthus.- Cooke, 1942:37.

Gitolampopsis.- Checchia-Rispoli, 1921:18.

Santeelampas.- Cooke, 1959:61.

Phaleropygus.- de Loriol, 1902:15.

Bothriolampas.- Gauthier.

Echanthus.- Cooke.

Gitolampopsis.- Checchia-Rispoli.

Testa de mediano tamaño, alargada. El ambitus se nota puntiagudo posteriormente, pero más ancho detrás del centro. El sistema apical se encuentra en posición anterior, es monobasal y presenta 4 poros genitales. Los petaloides están bien desarrollados, anchos pero cerrándose distalmente; las zonas interporíferas son anchas, las zonas poríferas del mismo petaloide son del mismo largo, éstas se forman de poros conjugados de los cuales el poro externo está alargado, mas no tiene forma de ojal; más

allá del petaloide se observan poros sencillos. El periprocto es longitudinal y se encuentra en posición marginal, ligeramente visible por encima y por debajo.

El peristoma es transverso y largo, de forma subpentagonal y en posición anterior; le rodean *burrelets* bien desarrollados, además de poros bucales. Los filodios son anchos, con dos o hasta tres series de poros sencillos en cada medio ambulacro.

Gitolampas cuvieri (Münster) † Fig. A.25.



Fig. A.25. *Gitolampas cuvieri* (Münster).

ANEXOS (Cooke, 1942).

FAMILIA CASSIDULIDAE L. Agassiz & Désor, 1847

GÉNERO *ECHANTHUS* Cooke, 1942, p. 37

Echinanthus.- Désor, 1858:291. No Leske, 1778.

Echanthus.- Cooke, 1942:37.

Echinanthus.- Breynius, 1732:59.

Podría ser sinónimo juvenil de *Gitolampas* Gauthier, 1889.

Testa de mediana a grande, con ambitus subpentagonal. La superficie aboral presenta el ápice excéntrico anteriormente. El sistema apical presenta una madreporita central, con 5 poros oculares y 4 poros genitales. Los petaloides son espatulados, abiertos al final; el par posterior es más largo que el resto. Las zonas

poríferas de cada petaloide son del mismo largo. Los poros, del mismo tamaño, vienen en pares oblicuos, mientras que los poros que sobrepasan el petaloide son sencillos. El periprocto ovalado es terminal, más alto que ancho y se encuentra hundido en un surco marginal.

La superficie oral es ligeramente cóncava, con el peristoma excéntrico anteriormente más allá del ápice. Los filodios se observan bien desarrollados, cortos y anchos. Se puede observar una delgada línea longitudinal granulada.

Echanthus placenta Dames Fig. A.26.



Fig. A.26. *Echanthus placenta* Dames.

Priabonian, Late Eocene (~35 Ma). Priabona (Vicenza).

PARÁMETROS Y RESULTADOS DE LOS DIFERENTES ANÁLISIS
DISCRIMINANTES.

Cassidulus caribaeorum y *Rhyncholampas pacificus*

Tabla B.1. Coeficientes Estandarizados de la Función Canónica Discriminante; *C. caribaeorum*
y *R. pacificus*.

	Funci—n						
	1	2	3	4	5	6	7
A	-0,445	0,292	0,757	0,596	0,047	0,121	-0,309
H	0,784	0,149	0,162	-0,188	0,102	-0,531	0,597
S	-0,099	0,453	-0,495	0,591	-0,202	0,298	0,465
AA	-0,25	-0,866	0,324	-0,263	0,08	0,42	0,511
ABe	0,606	-0,177	-0,445	0,495	0,523	-0,226	-0,518
Bh	0,758	0,303	0,093	-0,238	0,082	0,667	0,08
BF	-0,641	0,191	-0,026	-0,502	0,667	-0,059	0,282

ANEXO B. Parámetros y resultados de los Análisis Discriminantes.

Tabla B.2. Variables en el análisis; *C. caribaeorum* y *R. pacificus*.

	Paso	Tolerancia	F al remover	Lambda de Wilks
1	Bh	1	46,427	
2	Bh	0,957	28,221	0,236
	BF	0,957	17,851	0,171
3	Bh	0,955	21,259	0,093
	BF	0,957	12,662	0,067
	AA	0,997	10,203	0,059
4	Bh	0,887	14,238	0,037
	BF	0,944	9,374	0,029
	AA	0,965	10,655	0,031
	H	0,894	8,809	0,028
5	Bh	0,851	14,804	0,021
	BF	0,938	6,216	0,013
	AA	0,928	11,099	0,018
	H	0,756	9,812	0,016
	A	0,774	7,444	0,014
6	Bh	0,846	11,513	0,011
	BF	0,828	8,026	0,009
	AA	0,751	7,295	0,009
	H	0,748	7,996	0,009
	A	0,757	7,119	0,009
	ABe	0,698	5,82	0,008
7	Bh	0,84	10,838	0,007
	BF	0,814	7,028	0,006
	AA	0,699	8,31	0,006
	H	0,743	7,976	0,006
	A	0,756	6,969	0,006
	ABe	0,697	5,627	0,005
	S	0,866	4,087	0,005

GÉNEROS *Cassidulus* Y *Rhyncholampas*

Tabla B.3. Coeficientes Estandarizados de la Función Canónica Discriminante; géneros *Cassidulus* y *Rhyncholampas*.

	Funci—n						
	1	2	3	4	5	6	7
A	0,123	0,228	-0,675	0,294	0,374	0,561	-0,256
HP	-0,162	0,406	0,602	0,528	-0,405	0,196	-0,375
S	-0,06	0,511	0,134	0,433	0,125	-0,078	0,823
ABe	-0,051	0,179	0,07	-0,688	-0,623	0,401	0,234
Bh	1,391	-0,126	-0,049	-0,025	-0,034	0,072	-0,04
Ba	-0,853	0,278	0,364	-0,597	0,784	-0,006	-0,003
BF	-0,214	-0,793	0,469	0,138	0,172	0,485	-0,036

Tabla B.4. Variables en el análisis; géneros *Cassidulus* y *Rhyncholampas*.

ANEXO B. Parámetros y resultados de los Análisis Discriminantes.

Paso		Tolerancia	F al remover	Lambda de Wilks
1	Bh	1	69,701	
2	Bh	0,554	101,75	0,316
	Ba	0,554	25,207	0,094
3	Bh	0,542	102,446	0,096
	Ba	0,542	23,269	0,027
	BF	0,974	16,441	0,021
4	Bh	0,529	102,609	0,033
	Ba	0,532	18,623	0,008
	BF	0,961	15,97	0,007
	HP	0,875	13,431	0,006
5	Bh	0,52	100,329	0,016
	Ba	0,526	18,275	0,004
	BF	0,929	13,054	0,003
	HP	0,866	13,413	0,003
	A	0,951	7,311	0,002
6	Bh	0,52	97,722	0,008
	Ba	0,525	15,669	0,002
	BF	0,913	12,952	0,002
	HP	0,865	12,73	0,001
	A	0,888	7,965	0,001
	ABe	0,904	6,487	0,001
7	Bh	0,51	94,327	0,005
	Ba	0,524	15,437	0,001
	BF	0,847	13,752	0,001
	HP	0,851	10,461	0,001
	A	0,885	6,916	0,001
	ABe	0,895	6,469	0,001
	S	0,855	4,085	0,001

GÉNEROS *Cassidulus*, *Eurhodia* Y *Rhyncholampas*

Tabla B.5. Coeficientes Estandarizados de la Función Canónica Discriminante; géneros *Cassidulus*, *Eurhodia* y *Rhyncholampas*.

	Funci—n								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
A	0,097	0,948	-0,449	-0,399	-0,126	0,276	0,003	-0,007	-0,044
HP	-0,183	0,088	0,884	-0,016	0,199	0,435	0,168	-0,035	-0,183
S	0,025	0,11	0,357	-0,491	0,03	-0,475	0,353	0,466	0,475
AA	-0,129	0,123	-0,345	-0,133	0,577	0,285	-0,12	0,736	-0,275
AFi	0,016	-0,435	-0,338	-0,685	0,727	0,247	0,822	-0,946	0,361
AFe	-0,02	0,254	0,16	1,263	-0,764	-0,386	0,3	0,461	-0,541
ABe	0,08	0,117	0,213	0,603	0,352	0,019	-0,541	-0,006	0,668
Bh	1,009	-0,143	-0,248	0,184	0,053	0,085	0,294	-0,06	-0,12
BF	-0,138	-0,578	-0,117	-0,014	-0,486	0,697	-0,171	0,246	0,281

ANEXO B. Parámetros y resultados de los Análisis Discriminantes.

Tabla B.6. Variables en el análisis; géneros *Cassidulus*, *Eurhodia* y *Rhyncholampas*.

	Paso	Tolerancia	F al remover	Lambda de Wilks
1	PA	1	53.715	
2	PA	0.999	53.037	0.213
	LA	0.999	25.24	0.114
3	PA	0.93	53.956	0.053
	LA	0.964	25.549	0.028
	PP	0.904	21.28	0.024
4	PA	0.864	40.774	0.017
	LA	0.869	25.118	0.011
	PP	0.904	20.722	0.01
	AVe	0.831	10.078	0.006
5	PA	0.855	40.684	0.007
	LA	0.822	25.827	0.005
	PP	0.904	20.118	0.004
	AVe	0.774	10.227	0.003
	BOa	0.838	8.78	0.002
6	PA	0.831	36.72	0.003
	LA	0.822	25.196	0.002
	PP	0.904	18.296	0.002
	AVe	0.35	10.17	0.001
	BOa	0.833	8.413	0.001
	AVi	0.354	6.454	0.001
7	PA	0.809	36.554	0.002
	LA	0.821	24.451	0.001
	PP	0.899	17.126	0.001
	AVe	0.34	10.515	0.001
	BOa	0.795	8.873	0.001
	AVi	0.354	6.362	0.001
	S	0.854	5.049	0.001
8	PA	0.804	30.963	0.001
	LA	0.784	23.929	0.001
	PP	0.898	16.075	0.001
	AVe	0.34	8.457	0
	BOa	0.795	7.984	0
	AVi	0.332	6.882	0
	S	0.851	4.807	0
	ARe	0.776	4.644	0
9	PA	0.801	30.676	0.001
	LA	0.734	24.702	0
	PP	0.897	15.359	0
	AVe	0.332	8.566	0
	BOa	0.795	7.677	0
	AVi	0.326	4.753	0
	S	0.851	4.635	0
	ARe	0.774	4.525	0
	Aanuev	0.824	3.905	0

FAMILIA ECHINOLAMPADIDAE, GÉNEROS *Echinolampas* y *Santeelampas*

Tabla B.7. Coeficientes Estandarizados de la Función Canónica Discriminante; géneros *Echinolampas* y *Santeelampas*.

	Funci—n			
	1	2	3	4
HP	0,944	0,271	0,059	0,271
Pa	-0,541	0,605	0,2	0,912
Ph	-0,169	1,026	0,679	-0,067
Bh	0,141	0,681	-0,671	-0,476

ANEXO B. Parámetros y resultados de los Análisis Discriminantes.

Tabla B.8. Variables en el análisis; géneros *Echinolampas* y *Santeelampas*.

	Paso	Tolerancia	F al remover	Lambda de Wilks
1	HP	1	94,964	
2	HP	0,994	91,138	0,379
	Bh	0,994	9,837	0,062
3	HP	0,966	89,696	0,159
	Bh	0,888	10,934	0,028
	Ph	0,876	8,335	0,023
4	HP	0,961	39,871	0,044
	Bh	0,861	5,629	0,011
	Ph	0,647	11,733	0,017
	Pa	0,654	4,431	0,01

MORFOLOGÍA DE *Cassidulus pacificus* y *Cassidulus caribaeorum*

Se tomaron fotografías de diferentes estructuras de cinco ejemplares de *Cassidulus caribaeorum* y cinco ejemplares de *Cassidulus pacificus* de la misma talla (Tabla II.1) para poder hacer comparaciones; las imágenes fueron tomadas por la técnica de Microscopía Electrónica de barrido en las instalaciones del National Museum of Natural History, Smithsonian.

Las estructuras seleccionadas fueron: periprocto, peristoma y sistema apical. Se tomaron algunas imágenes de la madreporita los poros de los petaloides y la zona desnuda del interambulacro 5 para su comparación.

PERIPROCTO

El periprocto alberga a la apertura anal y en el género *Cassidulus* tiene una posición supramarginal y se encuentra dentro de una ranura conocida como surco anal. Siempre se encuentra rodeado por las placas del interambulacro 5 (Kier, 1962; Smith, 2005).

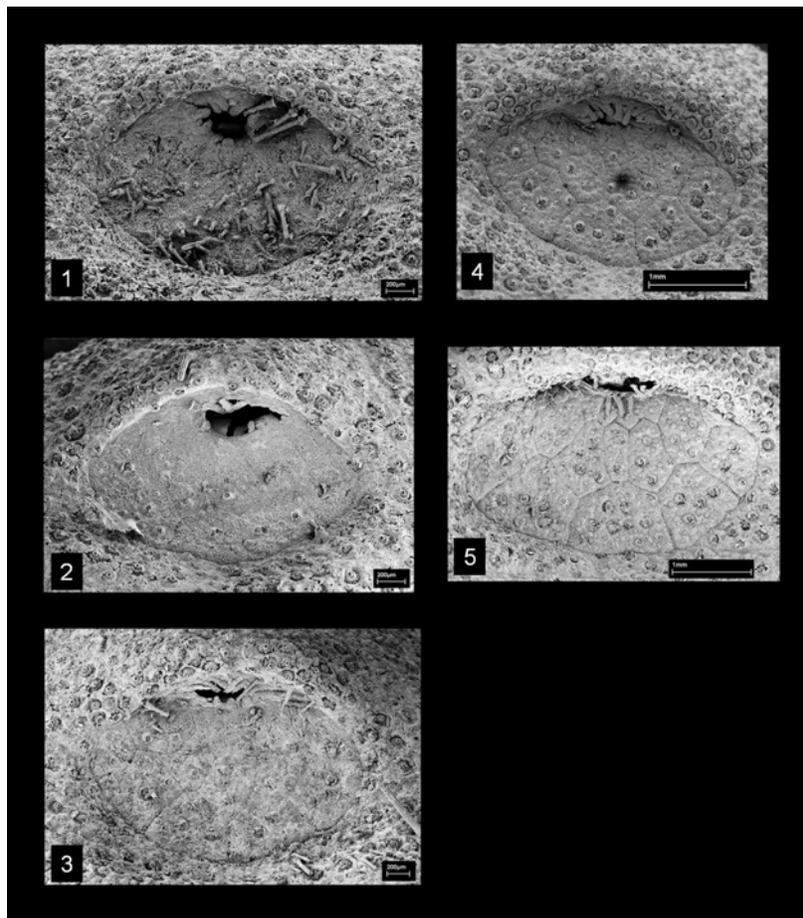


Fig. C.1. Periprocto; *Cassidulus caribaeorum* (clases 1-5).

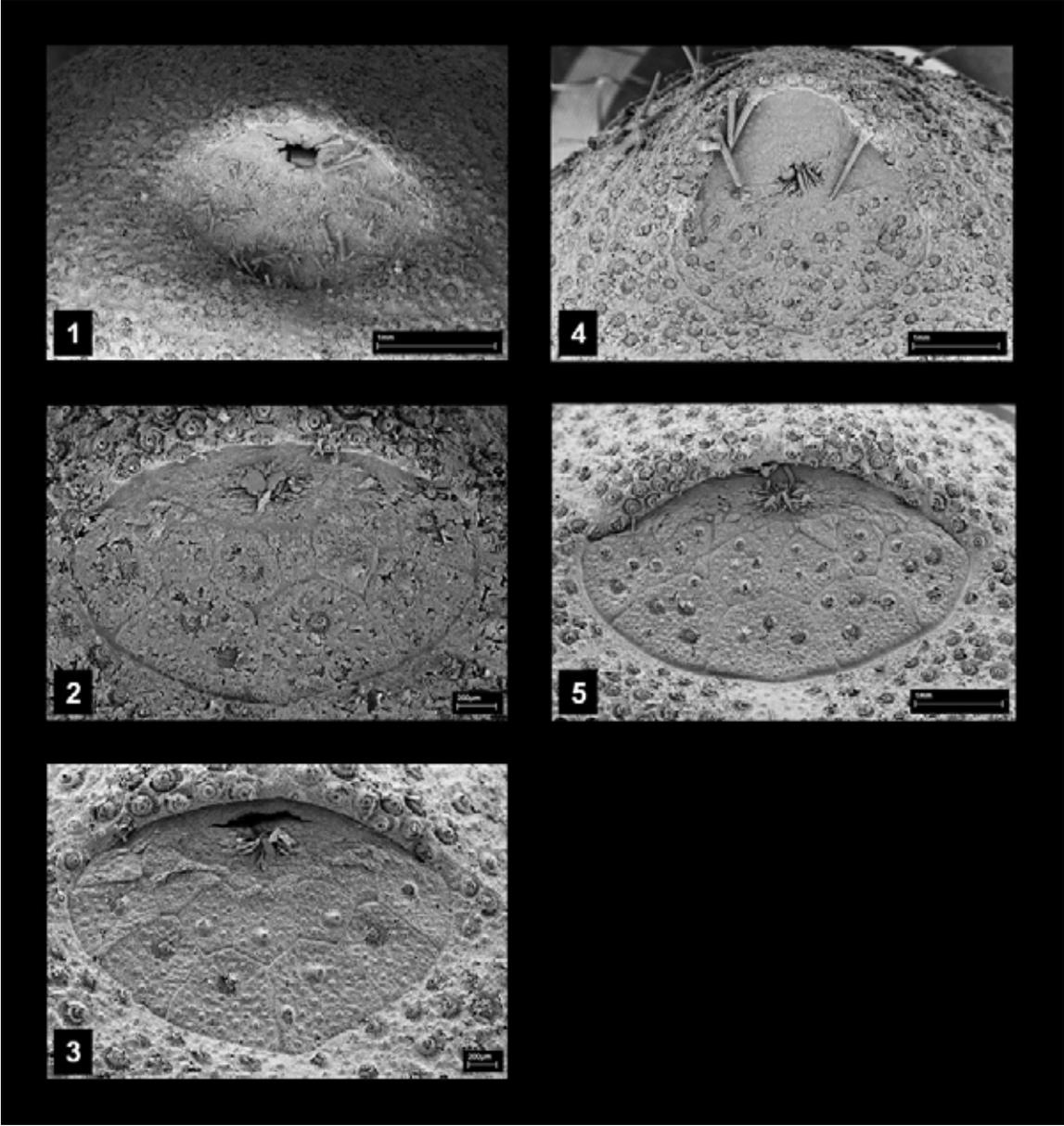


Fig. C.2. Periprocto; *Cassidulus pacificus* (clases 1-5).

PERISTOMA

El peristoma alberga la boca y se encuentra situado en la superficie inferior, desplazado levemente hacia el borde anterior de la testa, pequeño y de forma circular o pentagonal. Cuando los organismos están vivos el peristoma está cubierto por espinas (Smith, 2005).

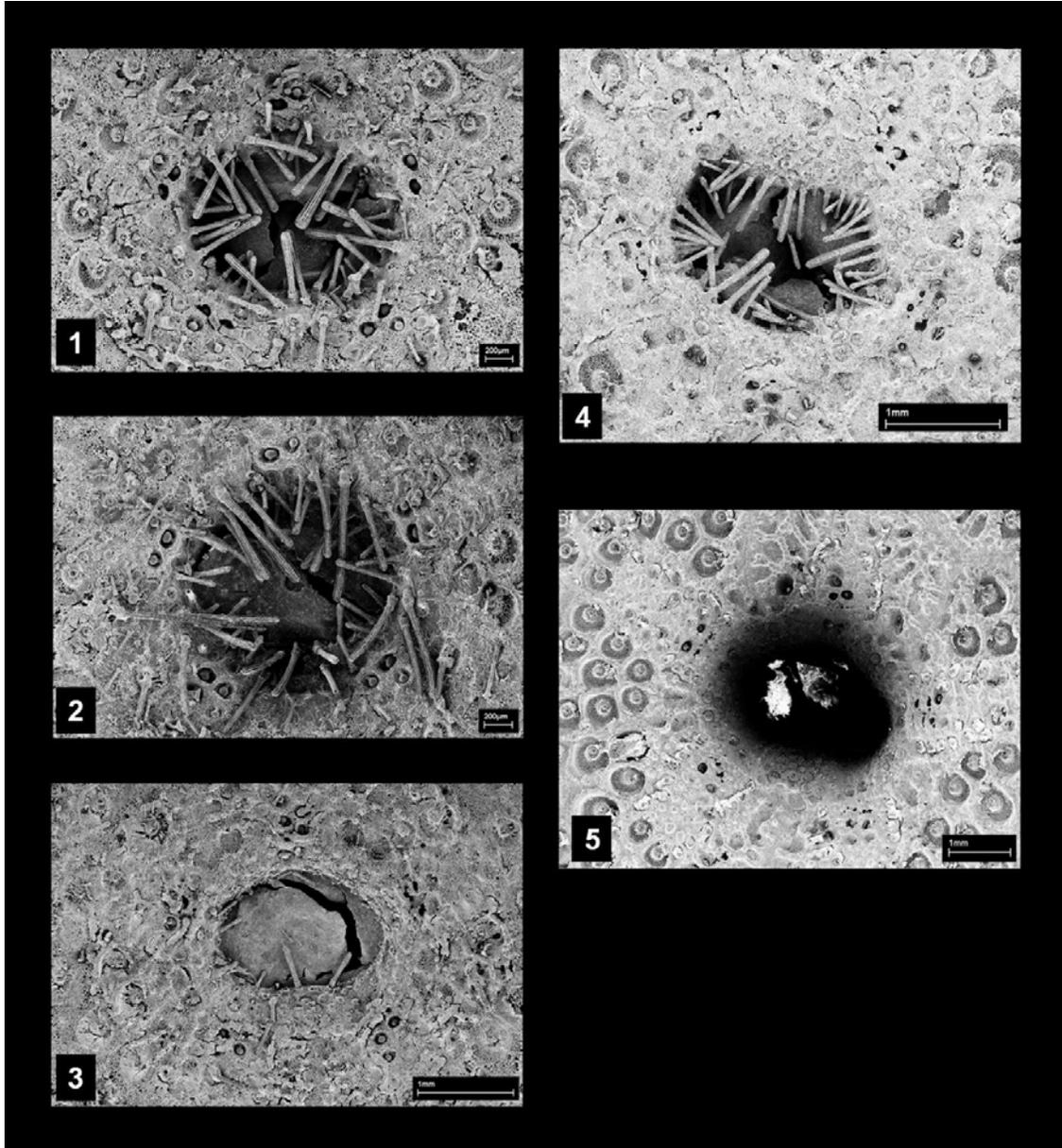


Fig. C.3. Peristoma; *Cassidulus caribaeorum* (clases 1-5)

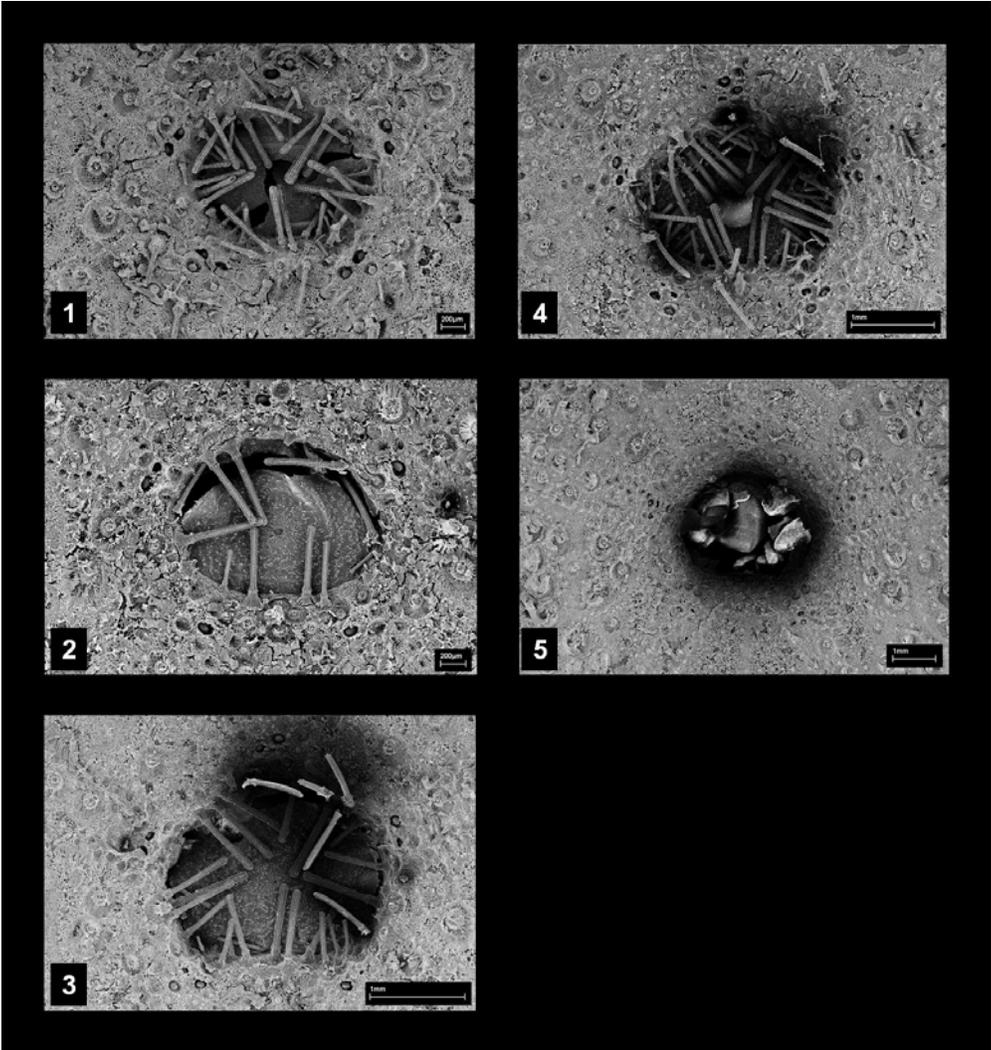


Fig. C.4. Peristoma; *Cassidulus pacificus* (clases 1-5)

SISTEMA APICAL

El disco apical se encuentra en la superficie aboral, en el punto de origen de los petaloides, el número de placas en él es variable, aunque en algunos casiduloides y algunos taxa fósiles el sistema apical se compone de cuatro placas genitales. Presenta una placa perforada que sirve como filtro para el sistema vascular acuífero y cuatro gonoporos, colocados en los interradios al inicio de las zonas interambulacrales; dichos gonoporos son los pasajes por donde los huevos y espermias son liberados al medio (Smith, 2005).

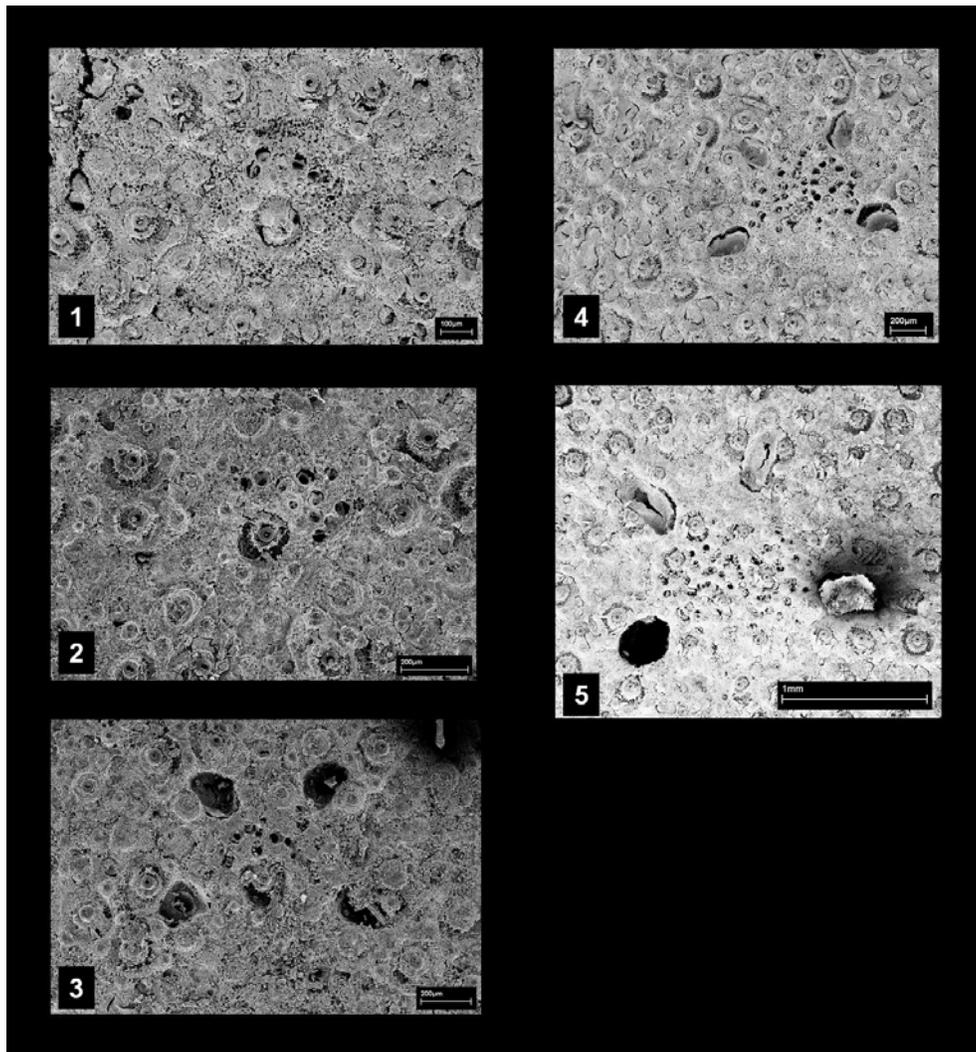


Fig. C.5. Sistema apical; *Cassidulus caribaeorum* (clases 1-5)

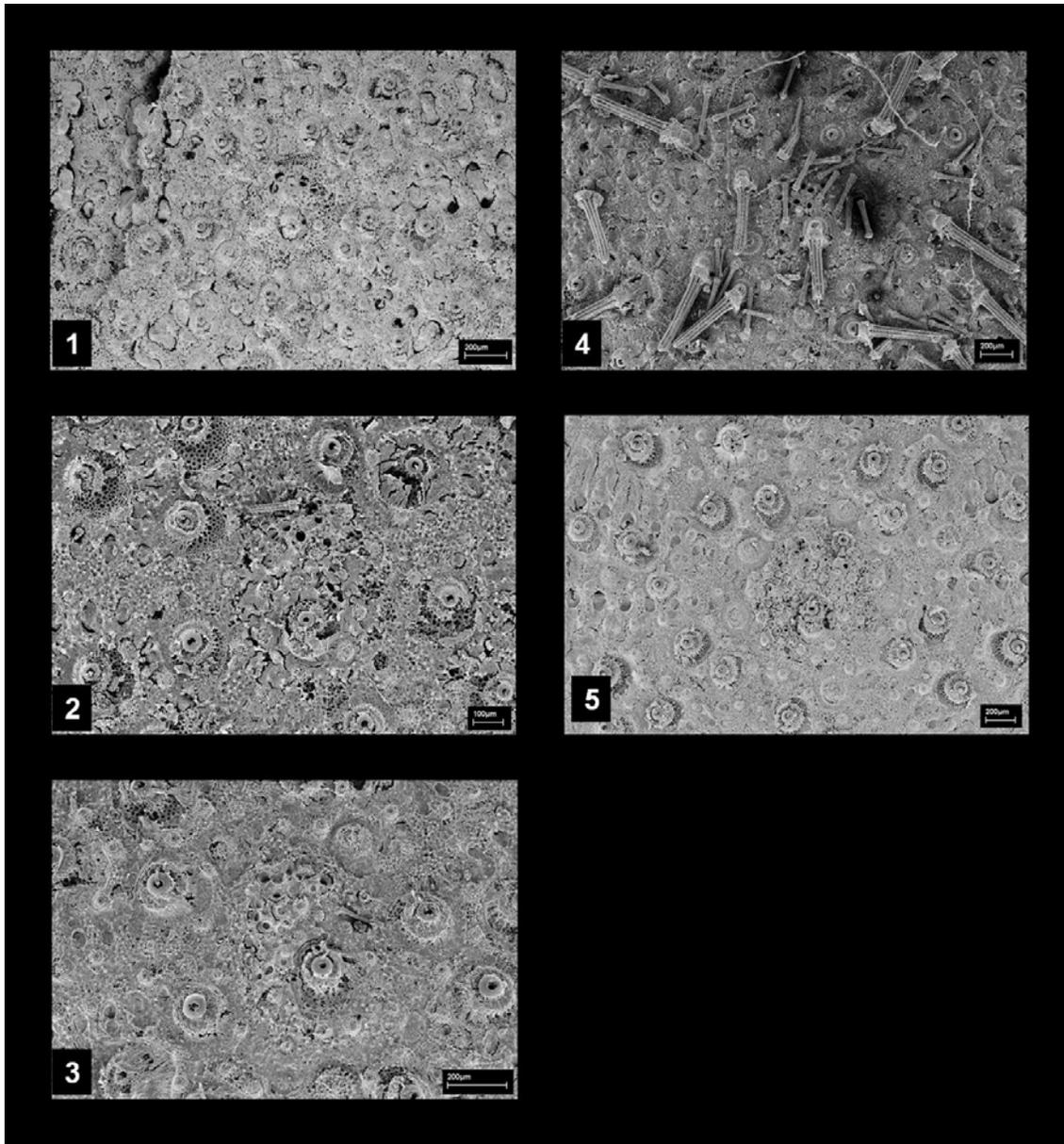


Fig. C.6. Sistema apical; *Cassidulus pacificus* (clases 1-5).

GLOSARIO

ALOMETRÍA: Velocidades de crecimiento diferentes en distintas partes del cuerpo; durante el crecimiento (aumento de tamaño) un carácter puede cambiar con una velocidad diferente de otro carácter, lo cual resulta en un cambio de forma (Strickberger, 1993).

ÁRBOL FILOGENÉTICO: Representación utilizada en las relaciones filogenéticas de parentesco (Arroyo, 1986).

BOURRELET: Parte un poco inflada externamente en los interambulacros de la superficie oral. (Maluf, 1988)

CLADO: En un cladograma se reconocen tres tipos de grupos diferentes (Morrone, 2001):

MONOFILÉTICO: Aquellos que incluyen todos los descendientes de un ancestro común, es decir que poseen existencia real como resultado de la evolución, y que pueden ser reconocidos por compartir una o más sinapomorfías o una combinación particular de caracteres (Grupo natural).

PARAFILÉTICO: Son los que excluyen algunos de los descendientes del ancestro común, y están basados en simplesiomorfías (Grupo artificial).

POLIFILÉTICO: Incluyen descendientes de ancestros distintos y están basados en paralelismos o convergencias (Grupo artificial).

CLADOGRAMA: Diagrama arborescente que refleja las relaciones genealógicas de los taxones terminales, es decir, el patrón resultante del proceso evolutivo (Morrone, 2001). Sus partes son:

RAÍZ (Nodo basal): Base o punto de partida del cladograma.

NODOS INTERNOS (Nodos componentes): Son los puntos de ramificación del cladograma, es decir que están conectados con dos o más nodos o taxones terminales.

RAMAS INTERNAS (Internodos): Segmentos que unen nodos internos entre sí.

RAMAS TERMINALES: Segmentos que unen nodos internos y taxones terminales.

TAXONES TERMINALES: Taxones situados en los extremos de las ramas terminales, es decir que están conectados por un solo nodo interno (o con la raíz).

CRITERIOS PARA LOS ESTADOS DE CARACTER (Morrone, 2001):

ONTOGENÉTICO: Asume que el estado plesiomórfico de un carácter aparece en etapas más tempranas del desarrollo ontogenético de los organismos del

grupo en estudio, mientras que el estado apomórfico lo hace en etapas más avanzadas.

COMPARACIÓN CON GRUPO EXTERNO: Asume que los estados plesiomórficos son aquellos presentes en algunos de los integrantes del grupo de estudio y en los del grupo externo, mientras que los apomórficos solo se hallan dentro del grupo de estudio.

ESPECIACIÓN: Conjunto de procesos que llevan a la aparición de un nuevo linaje evolutivo a partir de una especie ancestral (Morrone, 2001). Los factores de especiación pueden ser intrínsecos (cambios genéticos, ecológicos, etológicos y reproductivos) o extrínsecos (condiciones en que la especiación ocurre).

E. ALOPÁTRIDA: GeoFigura o por vicarianza. Se produce por la disyunción o separación física de una población ancestral en dos subpoblaciones (debido al surgimiento de una barrera que impide la dispersión), las cuales evolucionan independientemente (Morrone, 2001).

E. PERIPÁTRIDA: Variación del modelo alopátrido, en la que una nueva especie se origina en un hábitat marginal de la población ancestral.

E. SIMPÁTRIDA: Se da cuando se origina una especie a partir de una o más especies ancestrales en ausencia de disyunción GeoFigura. Se puede producir por hibridación, macromutaciones, reproducción asexual, poliploidía o segregación de hábitats.

ESPECIE (Concepto evolutivo): Es una secuencia ancestro-descendiente de poblaciones que evolucionaron separadamente de otras secuencias y que posee papeles y tendencias evolutivas propias (Crisci, 1994).

ESPECIE (Concepto paleontológico): Serie cronológica en un solo linaje cuyos límites son por definición arbitrarios (Crisci, 1994).

ESTADOS DE CARACTER (Morrone, 2001):

PLESIMÓRFICO: Es aquel estado de caracter que surge primero en el tiempo, ya que se hala o se infiere que se encontraba en el antecesor del grupo de estudio.

APOMÓRFICO: Es aquel estado de caracter que surge a partir del estado plesiomórfico, es decir, que resulta de una transformación dentro de un grupo de estudio.

SIMPLESIOMORFÍA: Es el estado de caracter plesiomórfico que se presenta en dos o más taxones.

AUTAPOMORFÍA: Es un estado de caracter apomórfico o novedad evolutiva que se presenta en un único taxón.

SINAPOMORFÍA: Es un estado de caracter apomórfico que se presenta en dos o más taxones.

A lo largo de la historia de la Sistemática Filogenética se han propuesto numerosos criterios para determinar cuáles estados son plesiomórficos y cuáles son apomórficos, aunque los únicos que se aceptan en la actualidad son el criterio ontogenético y el de comparación con un grupo externo.

FILOGENIA: Desarrollo de los linajes, los cuales logran su independencia de otros linajes cuando las relaciones tocogenéticas entre los grupos relacionaos ya no son posibles, esto es, cuando se ha logrado el aislamiento reproductivo (Ball, 1994).

HOMOPLASIAS: Cuando un caracter se desarrolla de manera independiente a partir de ancestros diferentes (Morrone, 2001).

LABRUM: Placa modificada, con forma de labio, placa primordial en el borde posterior del peristoma en el interambulacro 5. (Maluf, 1988)

LINAJE: Secuencia de poblaciones ancestro-descendientes (Ball, 1994).

MORFOLOGÍA: Teoría de la diversidad de formas vegetales y animales, especialmente de su formación y evolución (Arroyo, 1986).

ONTOGENIA: Desarrollo de los individuos (Ball, 1994).

PLASTRÓN: Porción alargada del interambulacro 5, compuesto por una o varias placas posteriores al labrum (Maluf, 1988).

PODER ESTADÍSTICO: Probabilidad de identificar correctamente una diferencia entre dos grupos en un estudio si es que ésta existe genuinamente en las poblaciones muestreadas.

SISTEMÁTICA: Estudio de la diversidad o de las relaciones entre los organismos en el nivel de población o superior (Ball, 1994). Disciplina que estudia la clasificación de los seres vivos (Morrone, 2001).

S. **GRADISTA:** Los taxónomos gradistas admiten grupos parafiléticos o “grados” en sus clasificaciones (Morrone, 2001).

S. **FENÉTICA** (o numérica): Se basa en la idea de agrupar taxones por su similitud global; actualmente la taxonomía fenética ha sido abandonada casi por completo, salvo por su uso para resolver problemas taxonómicos por debajo del nivel de especie (Morrone, 2001).

S. **CLADÍSTICA** (o filogenética): Considera que la clasificación de los seres vivos debe basarse en el reconocimiento de sus relaciones genealógicas, a través de un cladograma. A lo largo de la historia de la Sistemática Filogenética se han propuesto numerosos criterios para determinar (Morrone, 2001).

TAXONOMÍA: Estudio y aplicación de los principios de clasificación a los organismos y nominación de los taxa reconocidos (Ball, 1994).

TOCOGENIA: Sucesos relacionados con el nacimiento, incluyendo aquellos involucrados con la fertilización de los huevos (Ball, 1994).

