



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



**Análisis Filogenético
del Género *Lissothuria* (Verrill, 1867)
(Dendrochirotida: Psolidae)**

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias
(Biología Marina)

P r e s e n t a

Julio Adrián Arriaga Ochoa

Director de Tesis: Dr. Francisco A. Solís Marín.

Comité Tutorial: Dra. Blanca E. Buitrón Sánchez.

Dr. F. Alberto Abreu Grobois.

Dra. Ma. Dinorah Herrero Pérezrul.

Dr. Francisco Benítez Villalobos.

México, D.F. 2010



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.



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México
Coordinación del Posgrado, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología,
Carillo Ibarra s/n, Ciudad Universitaria, México, D.F. 04510
Teléfono y fax: (52) 56-22-9802, 9825, 9990 y 2093
Correo electrónico: posgrado@marlim.unam.mx
http://www.icml.unam.mx



Oficio No. PCML-01903/2009

Biól. Julio Adrian Arriaga Ochoa

Presente.

Por medio del presente, me permito informar a usted que el Comité Académico de este Posgrado, en su sesión CA/09/09 celebrada el 3 de diciembre de 2009 y después de analizar su solicitud, acordó:

Reasignarle su Jurado para Examen de Maestría, el cual evaluará su tesis titulada "Análisis filogenético de la familia Psolidae (Perrier, 1902) (Dendrochirotida:Psolidae)".

		Fecha	Firma de aceptación
Dra. Blanca Buitrón Sánchez	Presidente	16/07/2010	
Dr. Francisco A. Solís Marín	Secretario	09/01/2010	
Dr. F. Alberto Abreu Grobois	Vocal	02/07/2010	
Dr. Francisco Benítez Villalobos	Suplente	18/07/2010	
Dra. Ma. Dinorah Herrero Parezrul	Suplente	26/Jul /2010	

Es necesario que usted recabe las firmas de los integrantes propuestos a la brevedad y nos remita una copia, para hacer efectivos estos nombramientos.

Sin más por el momento, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, D.F., a 3 de diciembre de 2009

DRA. GLORIA VILACLARA FATJÓ
Coordinadora del Posgrado

Note: Todos los miembros del jurado to son en el mismo nivel de jerarquía académica, ya sean titulares o suplentes. El orden en que aparecen en el jurado se asigna exclusivamente con base en su antigüedad laboral en el UNAM, con excepción del Director de Tesis, el cual se nombrará Secretario, con el fin de facilitar el llenado del Acta de Examen.

Índice de Contenido

Dedicatoria	I
Agradecimientos	II
I. Introducción	1
I.1. Generalidades de la Clase Holothuroidea	4
I.1.1. Estado taxonómico actual de la Clase Holothuroidea	4
I.2. Orden Dendrochirotida Grube, 1840	5
I.2.1. Familia Psolidae Forbes, 1841	6
I.2.2. Estado actual del Género <i>Lissothuria</i> Verrill, 1867	6
I.2.3. Distribución	7
II. Antecedentes	8
III. Hipótesis	12
IV. Objetivos	12
V. Materiales y métodos	13
V.1. Metodología de extracción de espículas para MEB	15
VI. Resultados	18
VI.1. Material revisado	18
VI.2. Formas de las espículas que caracterizan al género <i>Lissothuria</i>	18
VI.3. Caracteres y estados de carácter	22
VI.4. Cladograma prueba	27
VI.5. Cladograma final	28
VI.6. Relaciones Filogenéticas entre las especies del género <i>Lissothuria</i>	29
VI.7. Evolución de las espículas	32
VI.8. Taxonomía de las especies	33
Género <i>Lissothuria</i> Verrill, 1867	33
<i>Lissothuria ornata</i> Verrill, 1867	33
<i>Lissothuria braziliensis</i> (Théel, 1886)	36
<i>Lissothuria veleronis</i> (Deichmann, 1941)	40
<i>Lissothuria nutriens</i> (Clark, H. L., 1901)	45
<i>Lissothuria ekmani</i> (Deichmann, 1941)	48
<i>Lissothuria hancocki</i> (Deichmann, 1941)	51
<i>Lissothuria antillensis</i> Pawson, 1967	54

Género <i>Psolidium</i> Ludwig, 1886	58
<i>Psolidium mortenseni</i> (Pawson, 1967)	58
<i>Psolidium planum</i> Deichmann, 1941	61
<i>Psolidium dorsipes</i> Ludwig, 1886	64
Género <i>Psolus</i> Oken, 181566	
<i>Psolus tuberculosus</i> Théel, 1886	66
<i>Psolus diomedeeae</i> Ludwig, 1894	69
VI.9. Distribución geográfica	71
VII. Discusión	72
VIII. Conclusiones	75
Referencias bibliográficas	77
Índice de Figuras	
Figura 1. Tentáculos representativos de los holoturoideos	4
Figura 2. Representaciones del Orden Dendrochirotida	5
Figura 3. Ejemplares de <i>Lissothuria ornata</i>	6
Figura 4. Ilustración de <i>Lissothuria nutriens</i>	6
Figura 5. Reconstrucción paleogeográfica de América Central	7
Figura 6. Distribución geográfica del género <i>Lissothuria</i>	7
Figura 7. Cladograma de las relaciones filogenéticas de holoturoideos	9
Figura 8. Cladograma que muestra la monofilia del género <i>Labidodemas</i>	10
Figura 9. Mapa de las Ecorregiones Marinas del Mundo	17
Figura 10. Escamas de algunos géneros de la Familia Psolidae	19
Figura 11. Espículas en forma de dedal	19
Figura 12. Torres altas	20
Figura 13. Espículas en forma de relojes de arena	20
Figura 14. Espículas en forma de cestas o canastas	21
Figura 15. Placas perforadas del vientre del género <i>Lissothuria</i>	21
Figura 16. Barrotes, barras, placas de soporte y rosetas	21
Figura 17. Cladograma prueba	27
Figura 18. Relaciones filogenéticas de las especies del género <i>Lissothuria</i>	28
Figura 19. Clado de <i>Lissothuria ornata</i> y <i>L. braziliensis</i>	29
Figura 20. Clado de <i>Lissothuria deichmannae</i> y <i>L. veleronis</i>	29
Figura 21. Clado de <i>Lissothuria nutriens</i> y <i>Psolidium ekmani</i>	30
Figura 22. Clado de <i>Lissothuria antillensis</i> y <i>L. hancocki</i>	31
Figura 23. Clado de las especies del género <i>Psolidium</i>	31
Figura 24. Evolución de las espículas	32
Figura 25. Ejemplares de <i>Lissothuria braziliensis</i>	37

Figura 26. Morfotipo de un botón de la suela de <i>Lissothuria ekmani</i>	48
Figura 27. Ejemplares (<i>in vivo</i>) de <i>Lissothuria antillensis</i>	55

Índice de Láminas

Lámina 1. <i>Lissothuria ornata</i> Verrill, 1867; morfotipos de espículas dorsales	34
Lámina 2. Espículas ventrales y tentaculares de <i>Lissothuria ornata</i>	35
Lámina 3. <i>Lissothuria braziliensis</i> (Théel, 1886); espículas dorsales	38
Lámina 4. Espículas ventrales y tentaculares de <i>Lissothuria braziliensis</i>	39
Lámina 5. <i>Lissothuria veleronis</i> (Deichmann, 1941); espículas dorsales	41
Lámina 6. Espículas ventrales y tentaculares de <i>Lissothuria veleronis</i>	42
Lamina 7. <i>Lissothuria veleronis</i> (Deichmann, 1941) <i>non</i> <i>Lissothuria deichmannae</i> ; morfotipos de espículas dorsales y tentaculares	43
Lámina 8. Espículas ventrales de <i>Lissothuria veleronis</i> (Deichmann, 1941), <i>non</i> <i>Lissothuria deichmannae</i>	44
Lámina 9. <i>Lissothuria nutriens</i> (Clark H.L., 1901); espículas dorsales	46
Lámina 10. Espículas ventrales y tentaculares de <i>Lissothuria nutriens</i>	47
Lámina 11. <i>Lissothuria ekmani</i> (Deichmann, 1941); morfotipos de las espículas dorsales y tentaculares	49
Lámina 12. Espículas ventrales y de pies ambulacrales de <i>Lissothuria ekmani</i>	50
Lámina 13. <i>Lissothuria hancocki</i> (Deichmann, 1941); espículas dorsales	52
Lámina 14. Espículas ventrales y tentaculares de <i>Lissothuria hancocki</i>	53
Lámina 15. <i>Lissothuria antillensis</i> Pawson, 1967; espículas dorsales	56
Lámina 16. Espículas ventrales y tentaculares de <i>Lissothuria antillensis</i>	57
Lámina 17. <i>Psolidium mortenseni</i> (Pawson, 1967); espículas dorsales y espículas ventrales	59
Lámina 18. Espículas ventrales de <i>Psolidium mortenseni</i> (Pawson, 1967)	60
Lámina 19. <i>Psolidium planum</i> Deichmann, 1941; espículas dorsales	62
Lámina 20. Espículas ventrales y tentaculares de <i>Psolidium planum</i>	63
Lámina 21. <i>Psolidium dorsipes</i> Ludwig, 1887 y morfotipos de espículas	65
Lámina 22. <i>Psolus tuberculosus</i> Théel, 1886; espículas dorsales y tentaculares	67
Lámina 23. Espículas ventrales y tentaculares de <i>Psolidium tuberculosus</i>	68
Lámina 24. <i>Psolus diomedae</i> Ludwig, 1894 y morfotipos de espículas	70

Índice de Tablas

Tabla 1. Reinos, provincias y ecorregiones	17
Tabla 2. Material revisado de las diferentes colecciones	18

Anexos

Anexo A. Matriz de datos condensada	81
Anexo B. Mapas de distribución	82
Anexo C. Claves de identificación	86

Por la esperanza,

A mi familia,

Mis papás
Mi hermano
Mis abuelos
Mi Tefa

A los que dejaron su espíritu en la tierra,

Entre ellos,

Cynthia Ahern

*Cambia lo superficial
Cambia también lo profundo
Cambia el modo de pensar
Cambia todo en este mundo*

*Cambia el clima con los años
Cambia el pastor su rebaño
Y así como todo cambia
Que yo cambie no es extraño
(Julio Numhauser)*

Agradecimientos

Quiero agradecer en primera instancia a mi director de tesis, el Dr. Francisco A. Solís Marín, por todo el apoyo brindado antes, durante y después del desarrollo de este proyecto, quien además de ser un gran investigador apasionado por los equinodermos, la ciencia y el mar, es un excelente ser humano que contagia de entusiasmo a quienes comparten un poco de esa locura. Francisco, gracias por escuchar, por entender, por la emoción del trabajo, por los ratos de risa, por los ratos alegres y los no tan alegres, por lo que viene.

Deseo agradecer también al Dr. Alfredo Laguarda Figueras, ejemplo de perseverancia para los integrantes del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos y para los no integrantes también. Por el conocimiento, por el manejo impecable de nuestra hermosa lengua, por las recomendaciones para mejorar el trabajo, por esos días de risa loca entre las labores en el Smithsonian, gracias por ser quien es.

Agradezco de manera especial a mis tutores, a los que están en el D.F. y los que están lejos pero siempre disponibles en los momentos necesarios. A la Dra. Blanca E. Buitrón Sánchez, por los consejos a favor de obtener un buen resultado en la elaboración de la tesis, por permitirme acercarme un poco al conocimiento generado con respecto a los equinodermos fósiles, por compartir experiencias, por el amor a la ciencia, por el “sí se puede”. Al Dr. F. Alberto Abreu Grobois de la unidad del ICML en Mazatlán, quien además de haber sido mi profesor de Genética (a distancia), siempre resolvía muchas de mis dudas y me daba sugerencias para resolver otras. Al Dr. Francisco Benítez Villalobos, por aceptar ser parte de esto y por la disponibilidad aún cuando nos enfrentábamos a retos contra la tecnología durante los tutorales, por las recomendaciones para la tesis, por la donación de ejemplares de Oaxaca y por el gusto de compartir el conocimiento acerca de los equinodermos. A la Dra. Ma. Dinorah Herrero Pérezrul, por aprobar su participación en este trabajo y porque todo se solucionó a tiempo, por las respuestas positivas. Gracias a todos.

A todos los que hicieron posible que este proyecto se realizará, que contribuyeron con su tiempo, trabajo, paciencia y disponibilidad. Gracias a la M. en C. Ma. Berenit Mendoza Garfias, del Instituto de Biología de la UNAM, por la toma de fotografías de espículas por medio de Microscopía Electrónica de Barrido, por los consejos para obtener mejores muestras y por lo llevaderas que fueron las sesiones. A la Biól. Yolanda Hornelas Orozco del Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, extendiendo mi admiración por la capacidad de ver a través del microscopio lo invisible, por los consejos. Asimismo, a Scott Whittaker, encargado del SEM lab (Scanning Electron Microscopy) en el National Museum Of Natural Histoy, Washington, D.C. Scott, Thank you for teaching me to use the microscope. Creo que todos hicimos un buen equipo.

A mis papás Ma. Guadalupe Ochoa y Rogelio Arriaga, por todo el apoyo, por dejarme ser, por creer y confiar en mí, por darme las alas para volar, por el infinito amor que saben que es mutuo, por financiar aún muchas de las cosas necesarias, por la vida. Gracias a mis abuelos (Carmen y Javier) por todo el cariño, por ser una de las partes medulares en mi vida, por todo. A mi hermano Christian, por seguir en el camino, por la admiración, por los ratos de música y cine, por ser uno de mis motivos, te quiero. A Estefania Prado (mi Tefa), por estar a mi lado, por creer en nuestros proyectos, por el tiempo, porque me ayudaste mucho con la tesis, porque sí se pudo y se podrá, por el amor, “siempre”. A mi familia del D.F. tía Martha e hijas, por cuidarme después de mi cirugía, por el legado de solidaridad familiar que hemos heredado.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme ser parte de ella, por lo que he aprendido de ella y por lo que ahora significa. A CONACYT, al EBC, al personal del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Dra. Vilaclara, Diana, Gaby, Chantal y Lupita, por resolver las dudas y sacarme del hoyo cuando me atoraba en el proceso.

Del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos, agradezco a la M. en C. Alicia Durán González, quien mantiene el orden dentro de la Colección Nacional de Equinodermos, y gracias a ello se obtienen trabajos más eficientes. A la M. en C. Magali Honey Escandón, por compartir el conocimiento acerca de sistemática filogenética, por la enseñanza de cómo usar los programas necesarios para la obtención de cladogramas y por el gusto compartido por los holoturoideos, gracias Maggi. A la Biól. Andrea Caballero, por las recomendaciones para la parte geográfica, por la locura, por la pasión de saber, por la amistad sin condiciones, por los ratos buenos y los ratos no tan buenos, por creer, te quiero Andy.

A la M. en C. Alejandra Martínez Melo, por algunos comentarios en cuanto a la sintaxis de este documento, por estar siempre ahí, por confiar, por compartir, por contagiarme de buen humor, de cielo azul. También quiero agradecer a las Biólogas Quetzalli Hernández Díaz y Alejandra Hernández Herrejón, con quienes compartí mucho tiempo en la estancia en Washington, y con quienes aprendí mucho estando allá. Gracias a los chicos del Laboratorio de Equinodermos, Biól. Mauricio Valdés DeAnda (Mau), Tania Pineda, Carolina Martín, Viridiana Tapia, Guadalupe Bribiesca, Pam; Quetza, Andy y Alexa (de nuevo) por hacer los días alegres.

De los que recibí ayuda estando en Washington, al Dr. David Pawson por la información de especies que yo no conocía, por abrir las puertas de su recinto de trabajo, por la alegría que lo distingue. A Paul Greenhall, por los favores previos al viaje, por las cartas, por su transparencia, por su sabiduría y por el sentido de sorpresa.

A John Ahearn y Tracy, por recibirnos y soportarnos durante casi un mes en su casa, por las delicias de la cocina, por los ratos de juego, por las clases de inglés, Thank you.

A la señora Martha Ramsey (tía de Mau) y Bryan, porque nos dieron alojamiento (a Quetza y a mí) en nuestra última semana, por la calidez del hogar y además, porque aunque nos conocimos en Washington creyeron en nosotros.

A los que hicieron posible mi viaje a Guam (en la Micronesia), Dr. Gustav Paulay, François Michonneau & Nathaniel Evans, los tres de la Universidad de Florida y a Alexander Kerr, de la Universidad de Guam; durante ese periodo, aprendí una infinidad de cosas sobre taxonomía, manejo, ecología y sistemática filogenética de holoturoideos.

Agradezco también a las familias Ortiz-Torres (Amada y compañía); Prado-Ortiz y agregados culturales (Lau, José Luis, Joe y Gina) y Solís-Díaz por el apoyo en los momentos difíciles, ustedes saben a lo que me refiero; a la Taza de los sueños y a Lilly Hernández por dejar liberarme sobre su escenario, mil gracias.

A los que no veo con frecuencia pero están en mi mente, corazón y conciencia, José T. Aguilar Ramirez, Marco A. Florian (mi vido), Claudia Colín Aguilar, Eduardo Mozqueda Guijosa, Criselena Díaz DeLeón Cortés, Ana J. G., Rosa E. Sandoval, Raymundo Gil, porque sé que están allí, y saben que yo estoy también. A todos los que me faltan y que saben que son parte de todo esto, muchas gracias, el viaje sigue y yo camino.

I. Introducción

El género *Lissothuria* (Holothuroidea: Dendrochirotida) es un taxa perteneciente a la Familia Psolidae Perrier, 1841, y fue creado por Verrill en 1867, para incluir a un grupo de pepinos de mar que por lo general habitan en aguas poco profundas, salvo en algunos casos en los que se pueden rebasar los 300m de profundidad; este género cuenta con ocho especies descritas y conocidas hasta ahora, éstas se caracterizan por poseer una epidermis que cubre la testa dorsal de escamas imbricadas típicas de la Familia Psolidae, y en ella se encuentran embebidas las espículas o depósitos calcáreos que definen al género, las espículas pueden tener las siguientes formas: **dedales**, **torres altas**, **canastas**, **relojes de arena** y **placas perforadas**. Otro caracter distintivo del género son los orificios que se encuentran en la mayoría de las escamas dorsales, por donde cruzan algunos pies ambulacrales.

Actualmente, no existen trabajos sobre la taxonomía del género *Lissothuria* Verrill; la última revisión documentada de las especies descritas hasta ahora, fue hecha por Pawson en 1967 (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C.), y se trata de una monografía donde se dan a conocer 3 nuevas especies: *Lissothuria antillensis*, *L. deichmannae* y *L. mortenseni*, el autor presenta las diagnosis, descripciones y distribuciones de cada una de las especies, así como algunas ilustraciones de las combinaciones de espículas. Debido a la falta de estudios sobre el género *Lissothuria* y a que la Familia Psolidae está compuesta por otros géneros que comparten varias de las características con éste, se vuelve una necesidad llevar a cabo un análisis taxonómico extenuante con las especies descritas, para validar o revalidar a cada una de ellas, inferir y propone la filogenia del género y asimismo comprobar si se trata de un grupo monofilético, por medio del uso de caracteres morfológicos.

La sistemática filogenética es uno de los métodos más utilizados para construir historias naturales y tiene su fundamento en la cladística, la cual fue formulada originalmente por Willi Hennig en 1950 (Hennig, 1965); es un método que puede aplicarse al estudio de diferentes tipos de interacciones históricas (Platnick, 1977), es decir, estudia la diversidad orgánica a través del reconocimiento de las relaciones genealógicas de los organismos (Wiley, 1981). La base de la cladística se encuentra en el principio de parsimonia o simplicidad que maximiza la congruencia entre los caracteres estudiados y minimiza la cantidad de cambios evolutivos; la relación entre los caracteres permite distinguir entre homología o caracteres derivados compartidos (sinapomorfía) y no homología (homoplasia) (Morrone, 2000), dichos cambios evolutivos pueden ser comprobados por métodos probabilísticos, los cuales también son un medio utilizado para estudios filogenéticos, tal es el caso de la Máxima Verosimilitud, que sirve para evaluar una hipótesis acerca de una historia evolutiva en términos de la probabilidad de que un modelo propuesto de procesos evolutivos y la historia hipotética podrían dar lugar a los datos observados (Hillis *et al.*, 1996). Otros métodos que se utilizan para inferir filogenia son los bayesianos, que están estrechamente relacionados con los métodos probabilísticos, la diferencia es que éstos usan una distribución previa de los datos inferidos en los cladogramas (Felsenstein, 2004) y se busca el clado donde mejor se ajustan (Huelsenbeck & Crandall, 1997; Huelsenbeck, 2000).

En la sistemática filogenética se intentan descubrir los grupos naturales por medio del uso del análisis de caracteres (Wiley, 1981); un caracter es cualquier atributo ya sea morfológico, molecular, etológico, ecológico o biogeográfico que se pueden observar en un organismo, cuyas diferentes manifestaciones se denominan estados de caracter (Morrone, 2000), así pues, puede haber un solo estado de caracter o caracteres multiestado.

Dentro de los más utilizados se encuentran los caracteres morfológicos, considerados como atributos estructurales de los organismos desde el nivel celular hasta niveles superiores; y los moleculares, basados en la estructura u otros atributos de moléculas, incluyendo ADN y los productos del mismo. El uso de criterios morfológicos es una de las estrategias para identificar los caracteres sinapomórficos, aunque este medio no es infalible, provee una importante evidencia de cambios evolutivos y se puede tomar como punto de partida para posteriormente ser comprobado con otros métodos, por ejemplo, el uso de caracteres moleculares. El principio de parsimonia se puede aplicar tanto para caracteres morfológicos como para caracteres moleculares, tomando en cuenta el menor número de cambios evolutivos y esto puede ser reflejado finalmente en un cladograma o árbol filogenético que se basa en la homología de los caracteres (Wiley, 1981). Para la elaboración de un cladograma dentro de los análisis filogenéticos, es necesario contar con un grupo externo, esto es, un taxón que se comparará con el grupo en cuestión en relación a los caracteres que se han determinado. La utilización de un grupo externo para clasificación ha sido extendida y aplicada en muchos casos, dicho grupo se posiciona en el nodo basal del cladograma de nuestro taxón (Kitching *et al.*, 1998), en este caso los holoturoideos del género *Lissothuria* Verrill.

Aunque existe una gran discusión entre el uso de caracteres morfológicos y moleculares, se recomienda enriquecer y/o complementar los estudios filogenéticos con ambos tipos de caracteres, puesto que cada uno presenta grandes ventajas, por ejemplo, los caracteres morfológicos son una fuente significativa de información sobre los taxones, es más sencillo acceder a este tipo de análisis y es elemental conocer la morfología de los organismos para poder llevar a cabo estudios moleculares, por otro lado, cada caracter molecular es independiente y no afecta la probabilidad de cambio de otro caracter y la variación es heredada (Weins, 2000). Un caracter muy utilizado en la actualidad para análisis filogenéticos es la secuenciación de ADN. Teniendo una serie de secuencias, los caracteres están representados por las posiciones correspondientes en las secuencias y los estados de caracter son los nucleótidos o aminoácidos observados en esas posiciones (Hillis *et al.*, 1996).

Además de los caracteres morfológicos y/o moleculares, la distribución geográfica es uno de los factores más importantes que se deben tomar en cuenta para conocer la biogeografía del grupo que se quiere analizar. La Biogeografía como disciplina científica estudia las regularidades geográficas en la distribución, presente y pasada, de los organismos, alrededor de la superficie de la tierra y a través de una escala geológica de tiempo (Okolodkov, 2010); sus objetivos principales son describir y comprender los patrones de distribución geográfica de las especies y taxones supraespecíficos (Bueno & Llorente, 1991; Morrone, 2000).

De acuerdo con Pawson (1967), el género *Lissothuria* puede ser un taxón relativamente joven y pudo haber tenido una dispersión a través del Istmo de Panamá durante el Terciario Temprano, cuando se encontraba por debajo del nivel del mar. Esto sugiere la hipótesis de especiación alopatrica si se considera que las especies conocidas para el género se encuentran tanto en el Océano Pacífico como en el Golfo de México y Océano Atlántico. Debido a que la biodiversidad de macroinvertebrados marinos ha recibido una atención creciente, no obstante, con escaso tratamiento en el contexto biogeográfico (Lancellotti & Vásquez, 1999) ya que no existen estudios de biogeografía de holoturoideos pertenecientes a la Familia Psolidae, en este trabajo se efectuó un análisis con datos de distribución del género *Lissothuria*, usando el criterio de Spalding *et. al.*, (2007) de Ecorregiones Marinas del Mundo (MEOW, por sus siglas en inglés).

Durante la realización del presente trabajo se revisaron los ejemplares de las especies correspondientes al género *Lissothuria*, que han sido descritas hasta ahora y que se encuentran depositados en diversas colecciones científicas de importancia internacional, y en este sentido, cabe destacar la importancia de las colecciones ya que los aspectos estructurales de la biología comparada, como la evolución y diversidad orgánica, la taxonomía y la biogeografía, han estado ligados de manera íntima a ellas; creadas y mantenidas con diferentes intereses a lo largo del tiempo (Llorente & Luna, 1994).

La información obtenida para cada una de las especies, se reforzó revisando el material de la serie tipo, la cual consiste en “**todos los especímenes de los cuales el autor toma las bases para describir a una especie**” (Mayr, 1969), los elementos revisados para este estudio fueron los siguientes:

Holotipo: Ejemplar que sirve como referencia en la descripción de una especie. Generalmente este ejemplar es conservado, y sirve de referencia para posteriores comparaciones y descripciones de especies nuevas. Si una especie nominal se basa sólo en un ejemplar, ese ejemplar es el holotipo (Mayr, 1969).

Después de que el holotipo ha sido etiquetado, cada ejemplar restante (si es que hay) de la serie tipo, deberá ser etiquetado como Paratipo, en un orden claro para identificar los componentes de la serie tipo original (Mayr, 1969).

Paratipo: Ejemplar distinto del holotipo pero descrito al mismo tiempo que éste por considerarse como espécimen de un nuevo género o especie.

Si una nueva especie nominal no posee holotipo, todos los ejemplares de la serie tipo son considerados Sintipos, de igual valor nomenclatural.

Sintipo: Cualquiera de los ejemplares citados al describirse una nueva especie cuando no se ha elegido un holotipo.

I.1. Generalidades de la Clase Holothuroidea

Los holoturoideos o pepinos de mar pertenecen a la Clase Holothuroidea (del griego *holothourion*, pólipos de mar) del Phylum Echinodermata; a diferencia de otros equinodermos su plan corporal no muestra una simetría pentámera típica, generalmente presentan una simetría bilateral, con el cuerpo generalmente cilíndrico; en uno de los extremos (anterior) se encuentra la boca, que está rodeada por un anillo de 8 a 30 tentáculos retráctiles que son usados para la alimentación; el ano se sitúa en el extremo posterior o distal (Pawson *et al.*, 2010). Viven con un lado del cuerpo apoyado en el sustrato que casi siempre es la superficie ventral o trivio y cuenta con tres áreas ambulacrales o radios y dos áreas interambulacrales o interradios, en tanto que la superficie dorsal o bivio sólo presenta dos ambulacros y tres interambulacros (Ruppert & Barnes, 1996). Sus tallas alcanzan desde pocos milímetros (*Leptosynapta minuta*) hasta más de 5m de longitud total (*Synapta maculata*). A nivel mundial la Clase Holothuroidea está representada con aproximadamente 25 familias, 199 géneros y 1,300 especies. Los pepinos de mar habitan desde las zonas intermareales hasta las grandes profundidades oceánicas. Dominan en las comunidades marinas, tanto en cantidad de individuos (Sibuet, 1977) como en biomasa (Billett, 1991), ya que pueden llegar a formar hasta el 90% de la biomasa de megafuana en el ecosistema (Hendler *et al.*, 1995).

I.1.1. Estado Taxonómico actual de la Clase Holothuroidea

De acuerdo con Pawson (2007), las aproximadamente 1,300 especies de holoturoideos, en particular las formas tropicales de aguas someras, han recibido una creciente atención por parte de los especialistas. Los cambios por debajo del nivel especie han sido muy fluctuantes y se esperan aun más; por encima de este nivel, la clasificación ha sido bastante estable y ha permanecido así durante mucho tiempo. Los órdenes Aspidochirotida Grube, 1840; Elasipodida Theel, 1882; Molpadida Haeckel, 1896; y Apodida Brandt, 1835 permanecen bien caracterizados. Por otro lado, algunas diferencias morfológicas entre los órdenes Dendrochirotida Grube, 1840 y Dactylochirotida Pawson & Fell, 1965 no han sido bien definidas, sin embargo, las diferencias moleculares pueden proporcionar diferencias más robustas (Kerr & Kim, 2001), la diferencia morfológica principal entre los órdenes de la Clase Holothuroidea es la forma de los tentáculos (Fig. 1).

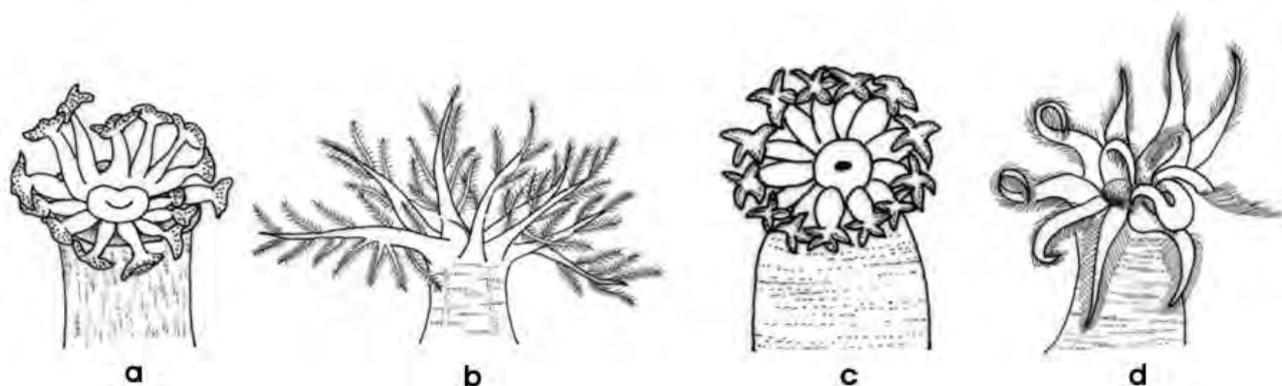


Figura 1. Tentáculos representativos de los holoturoideos: a) Peltados (Orden Aspidochirotida); b) Dendríticos (Orden Dendrochirotida); c) Digitados (Orden Molpadida); d) Pinados (Orden Apodida) (Tomado de: Solís-Marín *et al.*, 2009).

I.2. Orden Dendrochirotida Grube, 1840

Diagnosis: Grube (1840) hace una simple clasificación de los Holoturoideos con base en la forma de los tentáculos, **Aspidochirotida:** con tentáculos en forma de escudo; **Dendrochirotida** (Fig. 2): con tentáculos ramificados (arborescentes) y **Chiridotida:** con tentáculos pinados o digitados.

Descripción: El Orden Dendrochirotida se compone de holoturoideos que se alimentan de plancton por medio de tentáculos arborescentes (Fig. 2a), que van de 10 (con los 2 ventrales más pequeños) hasta 30 en algunos géneros. Los pies ambulacrales se distribuyen en mayor medida sobre los ambulacros, los pies terminales y dorsales pueden presentar forma de papilas. Internamente poseen un Anillo calcáreo simple o complejo, con prolongaciones posteriores cortas o largas (Fig. 2c-d). Uno o varios canales pétreos y una o varias vesículas de Poli, por lo general el músculo estomacal está bien desarrollado; el intestino presenta 3 asas adheridas al mesenterio, la tercer asa se puede encontrar a la derecha o a la izquierda de la banda muscular centro-ventral. Músculos retractores bien desarrollados, bien diferenciados de los músculos longitudinales. Árboles respiratorios, por lo general bien desarrollados. Gónadas en 2 mechones que usualmente se dividen desde la base (Fig. 2b). La pared corporal puede ser muy gruesa y atestada de espículas o delgada y con menos cantidad de espículas. Las espículas pueden ser: mesas, copas, botones, placas que cubren el cuerpo completamente o sólo la superficie dorsal. Pies ambulacrales con placa terminal conspicua, vestigial o completamente reducida. Tentáculos con pequeñas placas, barrotes o rosetas. En muchos casos las espículas desaparecen con la edad, parcial o completamente. Los organismos de este Orden son sedentarios; se adhieren a los sustratos o forman madrigueras en el sedimento. Los dendroquirótidos habitan todos los mares del mundo, se encuentran principalmente en aguas someras, aunque hay especies que habitan alrededor de 1,000 m de profundidad (Deichmann, 1941).

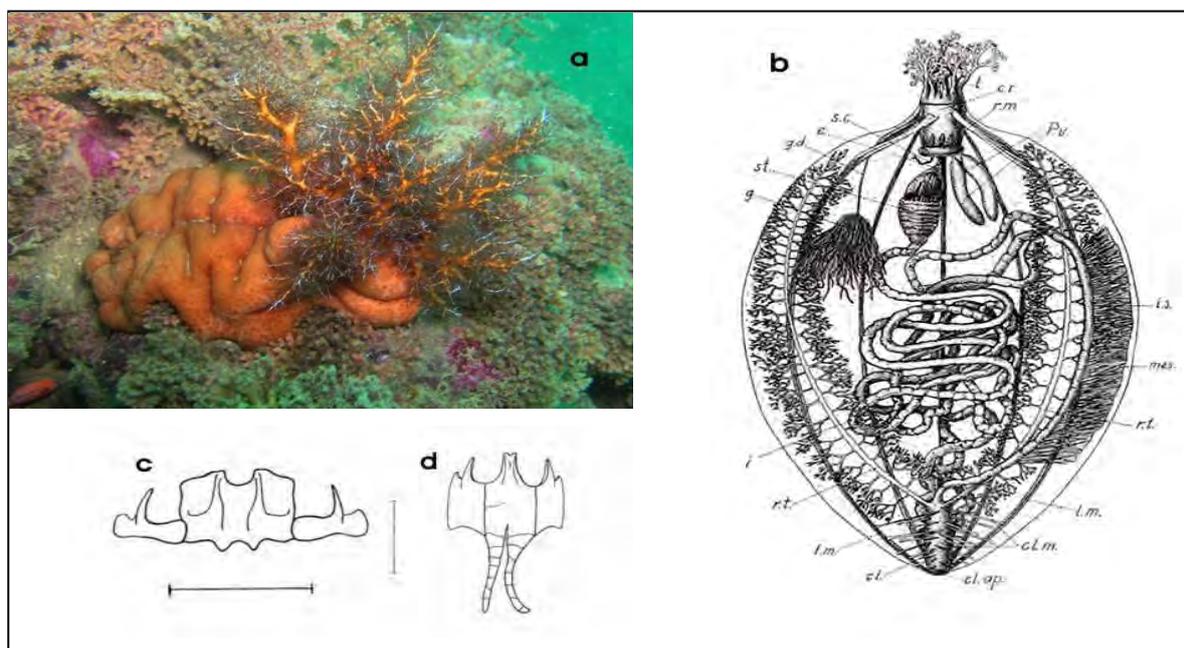


Figura 2. Representaciones del Orden Dendrochirotida: a) *Cucumaria flamma* Solís & Laguarda, 1999; b) anatomía interna de un pepino de mar dendroquirótido, disectado por el lado izquierdo. *t*, tentáculos; *cr*, anillo calcáreo; *sc*, canal pétreo; *rm*, músculo retractor; *pv*, vesícula de Poli; *g*, gónada; *gd*, ducto gonádico; *e*, esófago; *st*, estómago; *i*, intestino; *lm*, músculo longitudinal; *i3*, *rete mirabilis*; *cl*, cloaca; *clm.*, músculos suspensores de la cloaca; *cl. ap.*, ano; *mes*, mesenterio; *rt*, árbol respiratorio (Tomado de Forbes, 1841); c) anillo calcáreo simple, sin prolongaciones posteriores; d) anillo calcáreo complejo, con prolongaciones posteriores (Tomado de Clark & Rowe, 1971). **Foto de ejemplar in situ:** Yuri Hooker.

I.2.1. Familia Psolidae Forbes, 1841

Diagnosis: “Este grupo de animales fue llamado también **Ascidian Holothuroidea** y se compone de organismos parecidos a los moluscos debido a su forma, y a que presentan un suave disco circunscrito como el pie de los moluscos gasterópodos” (Forbes, 1841).

I.2.2. Estado actual del Género *Lissothuria* Verrill, 1867

Lissothuria Verrill, 1867, p. 322.

Thyonepsolus Clark H.L., 1901a, p. 167. (Especie tipo: *T. nutriens*, designación original).

Thionepsolus Delage and Herouard 1903, p. 320. (Error en el nombre para *Thyonepsolus*).

Diagnosis: Aliada a *Psolus*, pero con la superficie superior del cuerpo cubierta con una piel suave, lisa en la que están incrustadas diminutas placas perforadas. Superficie ventral plana, con tres hileras de pies succionadores, la zona anal elevada, apertura rodeada de papilas calcáreas. Diez tentáculos ramificados, los dos ventrales más pequeños (Verrill, 1867).

Especie tipo: *Lissothuria ornata* Verrill, 1867 (Fig. 3).

Localidad tipo: “Panamá” (Verrill, 1867).



Figura 3. Ejemplares de *Lissothuria ornata*, recolectados en Puerto Ángel, Oaxaca, México (Foto: Mauricio Valdés de Anda).

Género *Thyonepsolus* (Clark H.L., 1901)

Diagnosis: 10 tentáculos. Superficie ventral plana, bien definida, con pies ambulacrales distribuidos en tres series longitudinales. Superficie dorsal arqueada, cubierta por una delgada y suave capa de piel y con numerosos pies ambulacrales distribuidos de manera uniforme. Boca anterior y ano posterior sobre la superficie dorsal, rodeados por placas más o menos embebidas en la piel. Este género difiere de *Psolus* Oken, debido a que presenta un tegumento sobre las escamas dorsales; de *Psolidium* por la presencia de pies ambulacrales sobre toda la superficie dorsal y no sólo confinados a los ambulacros.

Especie tipo: *Lissothuria nutriens* (Clark, 1901).

Sinónimia: *Thyonepsolus nutriens* (Fig. 4).

Localidad tipo: Pacific Grove, California.

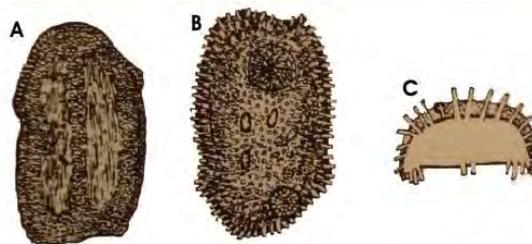


Figura 4. Ilustración de *Lissothuria nutriens* antes *Thyonepsolus nutriens*, mostrando: A) superficie ventral; B) superficie dorsal y C) vista de los pies ambulacrales dorsales (Tomado de Clark, 1901).

Pawson (1967) propone sinonimizar al género *Thyonepsolus* (Clark H.L., 1901), con el género *Lissothuria* Verrill, 1867 y retomar a este último como el nombre genérico válido. Después de haber revisado los ejemplares de la serie tipo, por ejemplo, el Holotipo de *Lissothuria ornata* Verrill; Pawson determina que el carácter más sobresaliente de este género es la forma de las espículas de la superficie dorsal, las cuales se componen de torres altas y relojes de arena, además de pueden encontrar placas perforadas de diversas formas y tamaños.

1.2.3. Distribución

De acuerdo con Pawson (1967), es probable que el género sea relativamente joven, derivado tal vez del género *Psolidium* Ludwig, en el Caribe o el Pacífico Oriental, dispersándose a través del Istmo de Panamá cuando éste estaba por debajo del nivel del mar, probablemente durante el Terciario Temprano (Fig. 5). En la actualidad, se conocen seis de las especies para el Pacífico oriental y dos para la región del Caribe (Fig. 6). Esto sugiere que la migración fue de oeste a este. La distribución de este género tiene su paralelo con otros géneros de la clase Holothuroidea, y se sabe que al menos 10 especies de holoturoideos son comunes tanto para el Pacífico como para el Atlántico, a los costados del Istmo de Panamá. Con la información obtenida de los registros en las diferentes colecciones científicas internacionales, así como en la literatura, se observa que el género *Lissothuria* es un taxa endémico del continente americano.

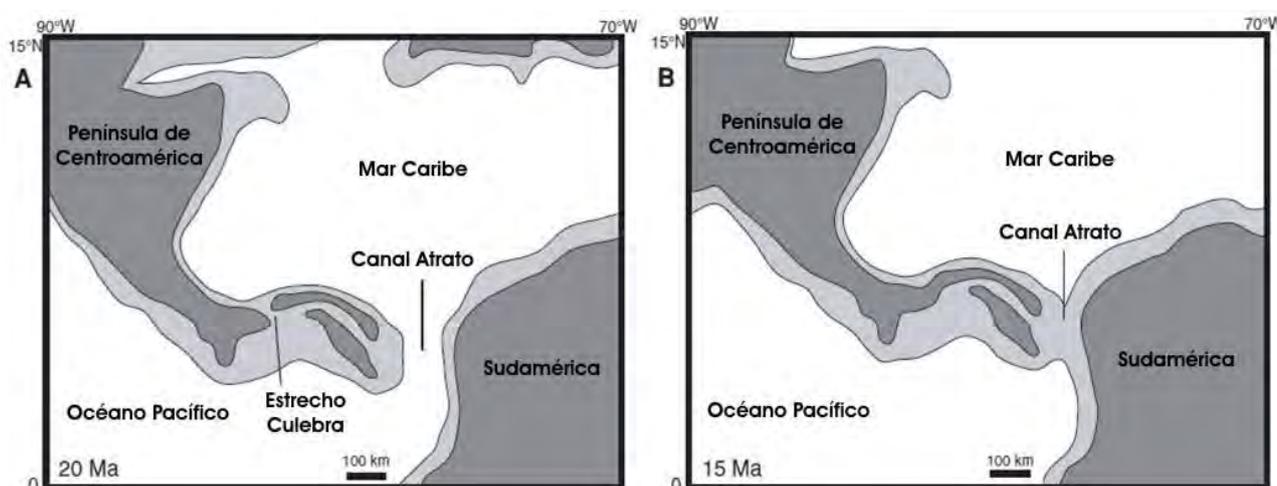


Figura 5. Reconstrucción paleogeográfica de América Central, a) 20 Ma y b) 15 Ma (Kirby *et. al.*, 2008).

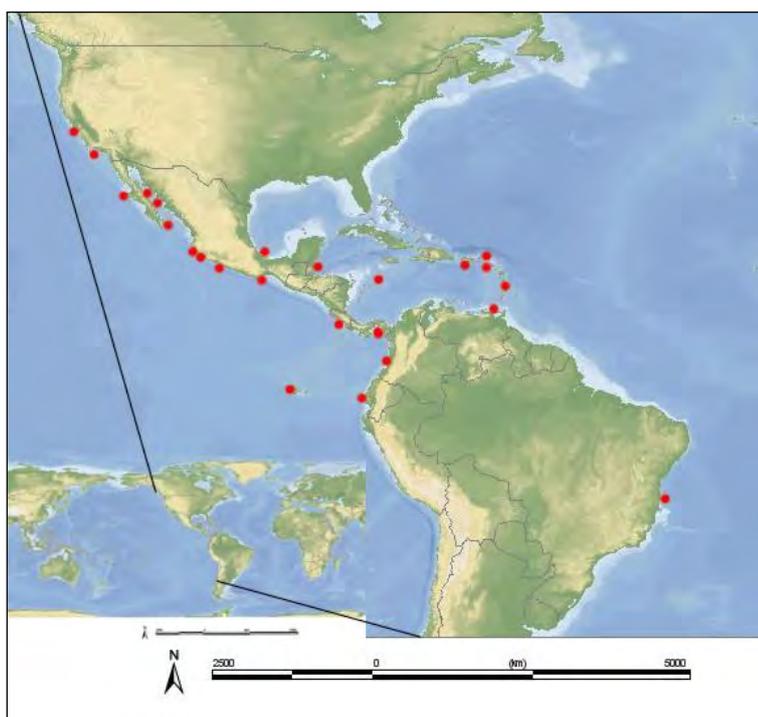


Figura 6. Distribución geográfica del género *Lissothuria* Verrill, 1867; las referencias geográficas fueron obtenidas de los registros bibliográficos, etiquetas de ejemplares y bases de datos de las diferentes colecciones de importancia científica internacional. Las especies *L. antillensis* Pawson y *L. braziliensis* (Théel), se distribuyen en el Atlántico (Golfo de México, Caribe y Brasil), en tanto que las 6 especies restantes, *L. deichmannae*, *L. hancocki*, *L. ekmani*, *L. nutriens*, *L. ornata* y *L. veleronis* se distribuyen en el Pacífico (desde California Estados Unidos hasta Ecuador); es posible que las especies hayan tenido una dispersión a través del Istmo de Panamá durante el Terciario Temprano, cuando éste se encontraba por debajo del nivel del mar. Además, de acuerdo con estos datos se puede observar que el género es endémico para el continente americano.

II. Antecedentes

El género *Lissothuria*, incluido en la Familia Psolidae, fue descrito por Verrill en 1867, con base en un ejemplar recolectado en las aguas del Golfo de Panamá, al cual asignó el nombre de *Lissothuria ornata*. En su trabajo, Verrill elabora una descripción imprecisa y no menciona la composición y combinación de las espículas, sino una breve descripción con caracteres morfológicos externos como presencia de pies ambulacrales en el dorso y coloración, el color es descrito como púrpura suave con anillos amarillos alrededor de las aberturas oral y anal, hasta ahora no se habían documentado imágenes de esta especie “*in vivo*”. En 1901 H.L. Clark describe como nuevo género a *Thyonepsolus* y a la especie *T. nutriens*, recolectada en California, E.U.A. Posteriormente, para 1903, Delage & Herouard hacen mención del mismo género y hablan de las diferencias entre éste y los géneros *Psolus*, *Psolidium* y *Theelia*, sin embargo, sólo tiene como base los caracteres morfológicos externos, sin incluir las espículas. Ludwig por su parte, en 1886, propone el género *Psolidium*, el cual está constituido por especies que al igual que *Lissothuria* poseen escamas dorsales con perforaciones por las que cruzan algunos pies ambulacrales, la diferencia es que este género carece de espículas en forma de torres altas y relojes de arena, y las perforaciones de las escamas en *Psolidium* se restringen a los ambulacros.

En 1902 se da a conocer el trabajo de Perrier y colaboradores: *Expéditions Scientifiques “Travailleur” et du “Talisman”*, expediciones que se hicieron en las costas de Francia en los años 1881 y 1883 respectivamente, en este trabajo Perrier asigna la jerarquía de “tribu” a la actual Familia Psolidae, en ese entonces conocida como Tribu Psolinae (= Gastropoda, Semper) y hace una breve descripción del grupo, enfatizando la forma de la suela y la cobertura de la superficie dorsal con escamas imbricadas, además, describe de manera detallada a la especie *Psolus nummularis*, y hace una distinción entre las diferencias morfológicas entre esta especie y otras del mismo género. A partir de entonces se elaboraron trabajos descriptivos con nuevas especies de psólidos de diferentes regiones del mundo, tales como los de Vaney (1914), Ohshima (1915) y Ludwig & Heding (1935), entre otros. Para 1930, Deichmann transfiere a la especie *Psolus braziliensis* Théel, 1886, recolectada en Porto Seguro, Brasil al género *Thyonepsolus* H.L. Clark (*T. braziliensis*). En 1938 describe a *Thyonepsolus beebi* como nueva especie, la cual fue recolectada en Baja California, México; Deichmann sugiere que la descripción de *Lissothuria ornata* Verrill es imperfecta y que es posible que sea la especie descrita por ella. Durante 1941, Deichmann hace un estudio taxonómico de los holoturoideos recolectados por el VELERO III durante los años 1932 a 1938 en la región Panámica del Océano Pacífico, en este trabajo se compilan 36 especies de holoturoideos del Orden Dendrochirotida, de las cuales 11 pertenecen a la Familia Psolidae, incluyendo la descripción de 2 nuevas especies del género *Thyonepsolus*, *T. veleronis* de las Islas Galápagos y *T. hancocki*, con registros de Baja California, México y Ecuador.

En 1967, Pawson reexamina el material tipo de *Lissothuria ornata* Verrill, y llega a la conclusión de que las espículas de la capa externa en la superficie dorsal coinciden con las que caracterizan al género *Thyonepsolus*; por esta razón y mostrando evidencias, se dio a la tarea de sinonimizar este género con el género *Lissothuria* y propuso la restauración del género y la validez del mismo. Hasta ese año el género estaba conformado por 6 especies, *Lissothuria braziliensis* (Théel, 1886), *Lissothuria hancocki* (Deichmann, 1941), *Lissothuria nutriens* (Clark H.L., 1901),

Lissothuria ornata Verrill, 1867 y *Lissothuria veleronis* (Deichmann, 1941), sinonimizando a las especies *Lissothuria ornata* Verrill y *Thyonepsolus beebi* Deichmann, considerando como válida la primer especie. Asimismo describe 3 nuevas especies: *Lissothuria antillensis* para el Caribe, *Lissothuria deichmannae* para California E.U.A. y *Lissothuria mortenseni* para el Golfo de Panamá.

En 1969, Tommasi elabora un listado de los holoturoideos recientes (hasta entonces) de Brasil, mencionando a *Lissothuria braziliensis* como la única especie representante del género y de la Familia Psolidae.

Para 1987, Martínez reporta por primera vez para Venezuela dos especies de holoturoideos pertenecientes al género *Lissothuria*: *L. antillensis* Pawson y *L. braziliensis* (Théel), constituyendo así los únicos miembros descritos de este género para la región del Atlántico Occidental, con ello se amplía el rango de distribución de ambas especies en el área del Caribe. Actualmente, el género *Lissothuria* cuenta con 8 especies reconocidas.

Entre los trabajos más recientes sobre filogenia de holoturoideos, se encuentran los del Kerr y Kimm (2001), quienes hacen un análisis filogenético de las familias pertenecientes a la Clase Holothuroidea inferido por medio de caracteres morfológicos (Fig. 7).

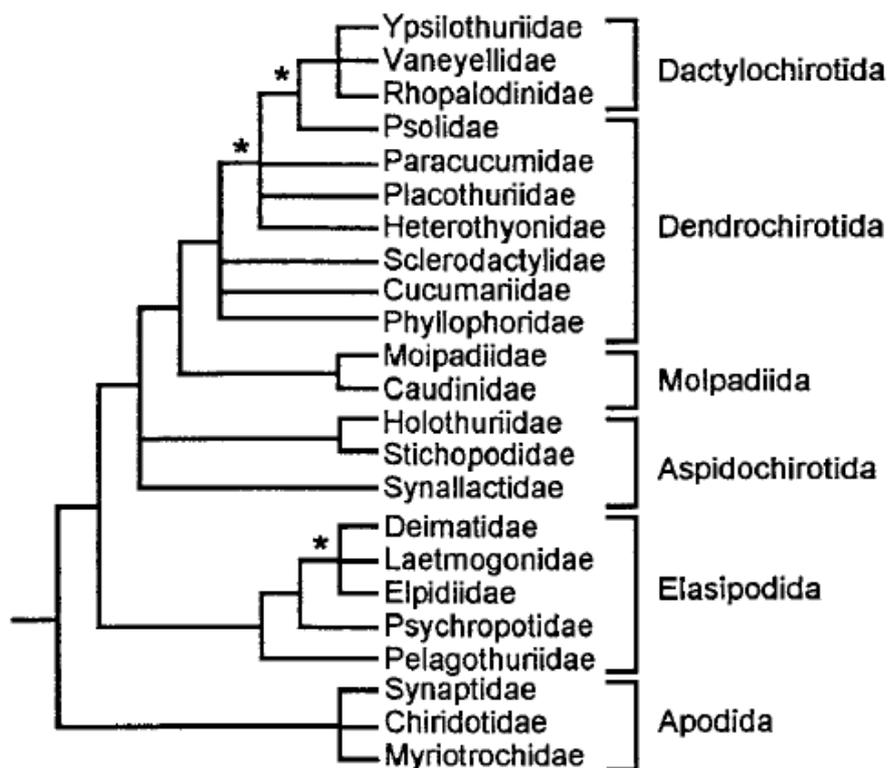


Figura 7. Cladograma con la mejor estimación de las relaciones de holoturoideos basado en un análisis ponderado, usando caracteres morfológicos (Tomado de Kerr & Kim, 2001).

Samyn y colaboradores (2005), proponen la filogenia para las especies del género *Labidodemas* Selenka, 1867, y de la Familia Holothuriidae (inferida por caracteres morfológicos); en dicho estudio se tomaron en cuenta 132 caracteres, los cuales incluyen morfología externa, morfología interna y espículas (Fig. 8). El cladograma obtenido muestra claramente la monofilia del género *Labidodemas*, obteniendo una posición derivada del género *Holothuria*.

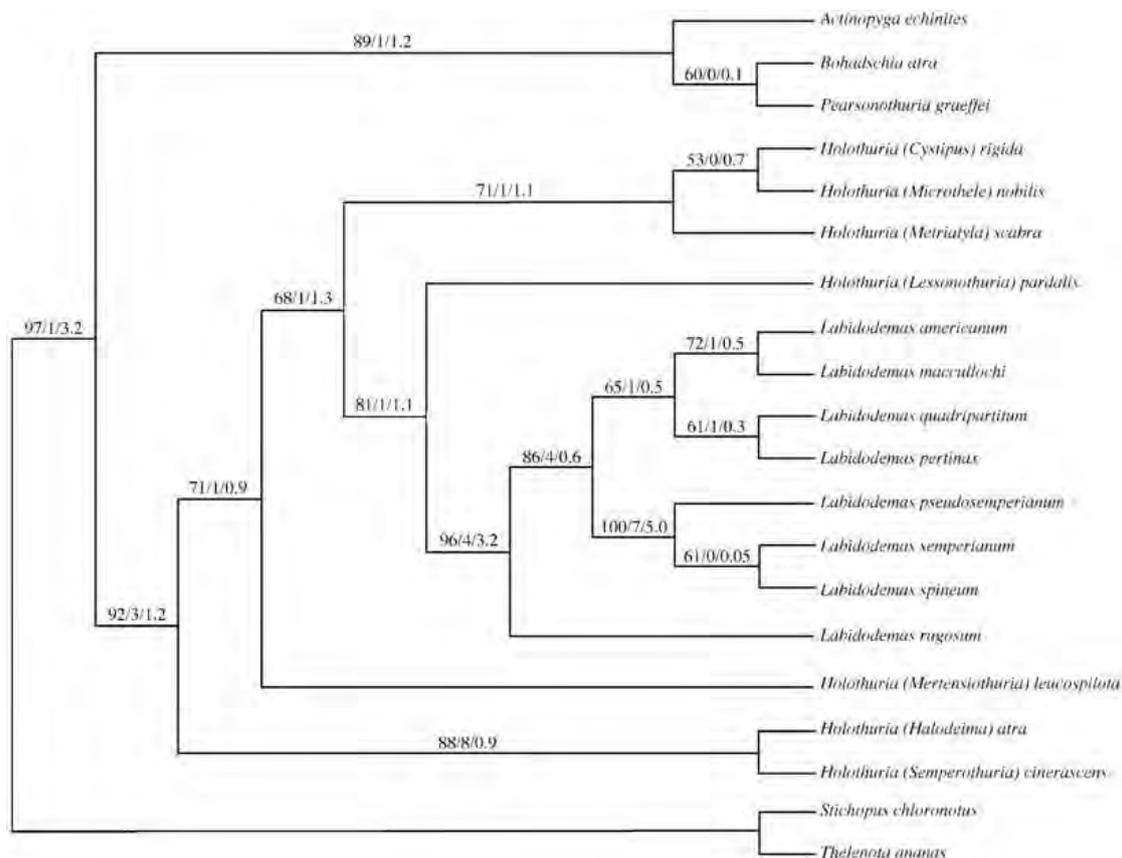


Figura 8. Cladograma que muestra la monofilia del género *Labidodemas* (Holothuroidea: Aspidochirotida), con una posición derivada del género *Holothuria* (Tomado de Samyn *et al.*, 2005).

Alvarado y colaboradores (2008), continúan con listados taxonómicos y llevan a cabo estudio de los equinodermos del Caribe Centroamericano, reportando a las especies *L. antillensis* para Belice y *L. braziliensis* para San Andrés en Colombia. Otros trabajos como el de Hendrickx *et al.*, (2005), consisten sólo en listados faunísticos y en los cuales se registran algunas especies del género *Lissothuria*.

Son pocos los estudios taxonómicos de equinodermos que integran análisis biogeográficos o zoogeográficos, sin embargo, existen diversos estudios de otros invertebrados marinos que incluyen este tipo de análisis, entre los trabajos más recientes se encuentran los de Samyn & Tallon (2005); Espinosa & Hendrickx (2006); Spalding y colaboradores (2007).

Pierrot (2003) lleva a cabo un estudio sobre la biodiversidad pelágica y biogeografía en torno al continente sudamericano; en este estudio se afirma que la biogeografía del Atlántico está mejor documentada que la del Pacífico, especialmente al sur de los 30°S. Se discuten también los diversos intentos para determinar las provincias biogeográficas, como el ejemplo que muestra los principales patrones de distribución latitudinal y de masas de agua basados en la presencia/ausencia de especies.

Samyn & Tallon (2005), hicieron un estudio zoogeográfico de los holoturoideos de aguas someras en el Oeste del Océano Índico; el objetivo de ese estudio fue proporcionar una explicación sobre la zoogeografía de los holoturoideos de aguas someras de la región mencionada y conocer en qué medida las especies pueden dispersarse a través de barreras potenciales. Los autores encontraron diferencias y afinidades entre la fauna de holoturoideos de la región, por ejemplo, afirman que la fauna del Norte es completamente diferente a la del Sur (en el Mar Rojo) y ésta última presentaba mayor afinidad con la del Sureste (Saudita, Golfo Pérsico), constituyendo así diversas provincias zoogeográficas.

Spalding y colaboradores (2007), analizan los diferentes sistemas de división biogeográfica marina costera, incluyendo zonas de la plataforma. De acuerdo con los autores, esta clasificación puede ser de importancia crítica para determinar los patrones de la biodiversidad marina, pero más importante aún, para dirigir esfuerzos en gestión de los recursos marinos y la conservación. Los autores proponen que el sistema más eficiente de biorregionalización de la costa son las Ecorregiones Marinas del Mundo.

A nivel mundial existen 12 reinos geográficos marinos que a su vez se dividen en 62 provincias y éstas se subdividen en 232 ecorregiones. En términos ecológicos, las ecorregiones son unidades fuertemente cohesivas, suficientemente grandes para abarcar la ecología o procesos de historias de vida de la mayoría de las especies sedentarias. Por lo tanto algunas ecorregiones marinas pueden tener niveles importantes de endemismo, esta no es la clave determinante en la identificación de la ecorregión, como lo ha sido en ecorregiones terrestres. La composición de especies es probablemente determinada por la predominancia de un pequeño número de ecosistemas y/o un conjunto distintivo de características topográficas u oceanográficas (Spalding *et al.*, 2007).

En la actualidad no existen trabajos o monografías dedicadas a la revisión de este género, el último trabajo sobre la taxonomía de las especies del género *Lissothuria* es el de Pawson (1967). En el presente trabajo se propone por primera vez la filogenia del género *Lissothuria*, basada en caracteres morfológicos. Con esta información se dará a conocer si éste es un grupo monofilético o parafilético, ampliando el conocimiento acerca de la sistemática y filogenia de uno de los taxa de la Clase Holothuroidea. Además se sientan las bases para análisis posteriores de los taxa de la Familia Psolidae y con ello, uno de los primeros estudios enfocados para los grupos que integran al Orden Dendrochirotida.

III. Hipótesis

Es posible que el género *Lissothuria* Verrill, 1867 sea un grupo natural con especies alopátricas; asimismo puede ser que su grupo hermano sea el género *Psolidium* Ludwig, 1887, ambos localizados dentro de la Familia Psolidae Forbes, 1841.

IV. Objetivos

Objetivo general

- Proponer una hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies que componen al género *Lissothuria* Verrill, 1867 basada en caracteres morfológico y conocer la distribución geográfica del grupo.

Objetivos específicos

- Localizar el material tipo de las especies del género *Lissothuria* en las distintas colecciones biológicas de importancia internacional, que resguardan este material.
- Llevar a cabo un análisis taxonómico exhaustivo de las especies del género *Lissothuria* Verrill, así como de algunas especies del género *Psolidium* Ludwig y *Psolus* Oken, el cual se utilizará como grupo externo en la inferencia filogenética.
- Conocer las formas y combinaciones de las espículas que componen a algunas de las especies de los géneros propuestos y someterlas a fotografía de Microscopía Electrónica de Barrido, para un mejor reconocimiento.
- Elaborar una lista de los caracteres morfológicos y de las espículas, así como de los estados de carácter, que se usarán para la inferencia filogenética.
- Proponer una hipótesis filogenética para el género *Lissothuria* Verrill, con base en los caracteres morfológicos elegidos y comprobar si el género es un grupo monofilético.
- Corroborar la validez de las especies del género *Lissothuria* Verrill, así como la validez de las especies de los géneros *Psolidium* Ludwig y *Psolus* Oken utilizadas en este estudio.
- Conocer los patrones de distribución geográfica del género *Lissothuria* Verrill, para determinar la alopatría o simpatría de las especies.

V. Materiales y métodos

Para este trabajo se ha hecho una revisión detallada de la literatura especializada para reconocer a las especies descritas del género *Lissothuria* Verrill y sus diagnósticos, hasta ahora sólo se conocen ocho especies de las cuales 6 se distribuyen en el Pacífico, de la costa de California, E.U.A. hasta Ecuador, y 2 en el Atlántico, del Golfo de México a Brasil. Con la información recabada, se reconocieron los museos y colecciones científicas de importancia internacional, donde ha sido depositado el material que corresponde a la serie tipo del género *Lissothuria* Verrill, el cual sustenta esta investigación. Se anexa el nombre científico actualizado de cada una de las especies del género *Lissothuria* Verrill, incluyendo a dos especies del género *Psolus* Oken, que fueron usadas como grupo externo, *P. diomedae* y *P. tuberculosus*; se agregaron también tres especies del género *Psolidium* Ludwig, *P. planua*, *P. ekmani* y *P. dorsipes*, para robustecer la información de caracteres y tener un punto de comparación más amplio.

Se localizó, revisó y procesó el material tipo en las diferentes colecciones científicas internacionales que han sido referenciadas en la literatura, así como ejemplares que no pertenecen a la serie tipo. Las colecciones en las que se encuentra depositado el material examinado durante esta investigación son: “Ma. Elena Caso Muñoz”, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México D.F. (CNE); National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C., E.U.A. (NMNH); Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, CA., E.U.A. (LACM o AHF); Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Boston, MA., E.U.A. (MCZ); Zoological Museum Natural History Museum of Denmark University of Copenhagen (Københavns Universitet) (ZMUC). Dentro de la información incluida para cada una de las especies, se adiciona en qué colección se encuentra depositado el material tipo, señalando a cada una de éstas con las siglas correspondientes.

El material tipo fue proporcionado por las colecciones antes mencionadas, y para ello fue necesario elaborar una solicitud de préstamo, ya que se trata de los elementos más importantes para poder reconocer a las especies y que se toma como base para la comparación de ejemplares recolectados posteriormente, que no han sido clasificados y que pudieran pertenecer al mismo grupo. Una vez aprobada la solicitud, los ejemplares fueron enviados al National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C., E.U.A. (NMNH), donde se llevó a cabo el análisis sistemático de las especies. Para esta revisión fue necesario hacer dos estancias; la primera del 19 de septiembre al 3 de octubre del 2009, durante la cual se examinó el material biológico de la serie tipo, correspondiente al Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Boston, MA., E.U.A. (MCZ), que incluyó cuatro de las especies que componen este trabajo, *Lissothuria braziliensis* (Théel), *L. ornata* Verrill, *Psolus diomedae* Ludwig y *Psolus tuberculosus* Théel.

La segunda estancia se hizo del 4 de abril al 4 de mayo de 2010; donde se examinaron ejemplares “tipo” que fueron facilitados por el Zoological Museum Natural History Museum of Denmark · University of Copenhagen (Københavns Universitet) (ZMUC), este material incluyó cinco de las especies que se usaron para este estudio, *L. antillensis* Pawson, *L. braziliensis* (Théel), *L. mortenseni* Pawson, *L. nutriens* (Clark H.L., 1901) y *L. ornata* Verrill, 1867.

Otros especímenes fueron facilitados y enviados a la Colección Nacional de Equinodermos “Ma. Elena Caso Muñoz” en la UNAM, por el Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, CA., E.U.A. (LACM), y National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM). El material del LACM contenía 5 especies que se incluyen en este trabajo, *L. deichmannae* Pawson, *L. hancocki* (Deichmann), *L. veleronis* (Deichmann), *Psolidium ekmani* Deichmann y *P. planum* Deichmann.; por otro lado, las especies correspondientes a la serie tipo del USNM y que fueron revisadas para el análisis son: *L. antillensis* Pawson, *L. braziliensis* (Théel), *L. nutriens* (Clark H.L.) y *Psolidium dorsipes* Ludwig. La Colección Nacional de Equinodermos “Ma. Elena Caso Muñoz”, cuenta en su acervo con ejemplares tipo y otros que no pertenecen a la serie tipo, esta colección incluye siete de las especies que se revisaron para esta investigación, *L. antillensis* Pawson, *L. hancocki* (Deichmann), *L. ornata* Verrill, *Psolidium dorsipes* Ludwig, *P. planum* Deichmann, *Psolus diomedae* Ludwig y *P. tuberculosus* Théel, aunque este material no pertenece a la serie tipo proporciona gran información, ya que en ocasiones, son pocos los registros de ejemplares recolectados en aguas mexicanas y con ellos se puede ampliar el rango de distribuciones geográficas o batimétricas. También fueron recolectados recientemente (marzo de 2010) ejemplares de *Lissothuria ornata* Verrill, en la costa de Guerrero, Michoacán y Oaxaca, documentando por primera vez fotografías de ejemplares de esta especie “*in vivo*”.

Para el análisis morfológico, se cotejaron los ejemplares con los caracteres diagnósticos descritos en la literatura, en muchos de los casos las diagnosis son ambiguas y no mencionan caracteres que pueden proveer información significativa en la inferencia filogenética; por esta razón se modificó, en medida de lo necesario, el contenido de las diagnosis, adhiriendo caracteres que influyeron de manera importante en la obtención del cladograma final. La mayoría de los caracteres externos se encontraron en buen estado, aún cuando los ejemplares han estado preservados en alcohol hasta por más de 50 años, esto ayudó a ser más eficiente la observación y la selección de caracteres. Sin embargo, uno de los más grandes retos durante este análisis, fue la observación de dichos caracteres en ejemplares pequeños (~1cm), para ello fue necesario recurrir al uso de un microscopio estereoscópico así como a material de disección como agujas, pinzas, bisturís y micro-fórceps. Con este análisis se corroboró la validez taxonómica de las especies; en el caso de las aquellas que se transfieren de género se anexan las abreviaturas “n. comb.” (nueva combinación) y se resaltan también las nuevas sinonimias para esas especies.

Se ha mencionado el tiempo que algunos ejemplares han permanecido en alcohol, por esta razón y por el manejo durante su fijación o conservación, la mayoría de los caracteres de morfología interna se encontraron en mal estado o simplemente se carecía de ellos, salvo el anillo calcáreo que se conservó casi en su totalidad en todos los ejemplares. Así pues, se determinó que el análisis morfológico, tendría sus bases esencialmente en características externas, forma y tamaño del anillo calcáreo, así como en la forma y combinación de espículas, este es el carácter más importante para el reconocimiento de las especies. Estos depósitos calcáreos se encuentran embebidos en la piel en una o varias capas, en algunos casos y para otros Órdenes de holoturoideos se ha documentado la presencia de espículas en las paredes de algunos órganos internos como árboles respiratorios, músculos longitudinales, músculos retractores, gónadas y cloaca.

Se llevó a cabo una revisión de órganos internos, en los ejemplares que tuvieron estructuras bien conservadas sin encontrarse espículas, por lo que sólo se extrajeron y procesaron para la toma de fotografías de Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) de las siguientes partes del cuerpo:

Superficie dorsal: se tomó una muestra de la capa epidérmica externa que cubre a las escamas imbricadas, un medio eficiente para la toma de muestra en esta zona del cuerpo, es hacer un raspado con ayuda de tijeras, pinzas de disección o bisturí; en esta zona se encuentran las torres, relojes de arena, canastas y diferentes tipos de placas perforadas.

Escamas: una vez tomada la muestra de epidermis dorsal y al dejar al descubierto las escamas dorsales, se tomaron de una a tres escamas, en la mayoría de los casos de la parte media del dorso y en algunas ocasiones (por ejemplo los holotipos o paratipos, de los que fue complicado extraer escamas de la parte media) se extrajeron una o tres escamas de la parte marginal de la testa.

Tentáculos: para un muestreo eficiente en esta zona, es necesario que los ejemplares preservados conserven los tentáculos expuestos, sin embargo, esto no ocurrió en la gran mayoría de los ejemplares, y los tentáculos se observaron contraídos dentro de la boca, lo cual dificultó en un alto grado su observación, por lo que se recurrió al uso de material de disección para obtener una muestra de tejido y observar a detalle la forma y combinación de las espículas.

Suela: se hizo un pequeño corte en la zona interambulacral de la suela, es decir, la parte libre de pies ambulacrales, teniendo cuidado de no cortar los órganos internos o mezclar espículas de superficie ventral y pies ambulacrales ventrales.

Pies ambulacrales: con ayuda de pinzas de punta aguda, se tomó una muestra de varios pies ambulacrales desde la base hasta la parte terminal. Estas estructuras suelen ser muy frágiles por lo que hubo que manejar cuidadosamente el tejido extraído.

V.1. Metodología de extracción de espículas, para la toma de fotografías en MEB

a) Extracción del material biológico

Una vez hechos los cortes (~3-4mm) en las diferentes partes del cuerpo, se coloca en un tubo Eppendorf de 1.5ml para microcentrífuga y se adiciona una solución de hipoclorito de sodio (cloro comercial) y agua destilada que evita el daño a las espículas; las muestras se dejaron reposar por 5-10 minutos (o hasta que el tejido fue disuelto), en esta solución se centrifuga a 1000 r.p.m. por 3 minutos (con el fin de precipitar las espículas) y posteriormente se lavaron las muestras con agua desionizada, destilada y filtrada donde se dejaron reposar nuevamente por 10 minutos, finalmente se retiró el sobrenadante con ayuda de pipetas Pasteur o micropipetas y se repitió la operación dos veces más para que las espículas quedaran libres de tejido.

b) Deshidratación

La deshidratación de las espículas se llevó a cabo por medio de lavado con alcohol etílico en diferentes concentraciones: 70, 80, 90 y 100%, esto se hizo de forma gradual en los tubos que contenían la muestra, se retiró el sobrenadante y se centrifugó a 1000 r.p.m. por 3 minutos entre cada lavado, dejando un tiempo de reposo de 10 minutos. Finalmente, cuando se extrajo el último

sobrenadante de alcohol al 100%, se sustituyó por bióxido de carbono (CO₂) en estado líquido, que al ser sometido a una temperatura de 31°C y a una presión de 72.9 bares es totalmente evaporado; este proceso es conocido como “secado por punto crítico”.

c) Montaje

Cuando las espículas estuvieron deshidratadas por completo, se colocaron en una etiqueta adhesiva de carbón previamente adherida a un portamuestras metálico para MEB, las espículas se distribuyeron en la etiqueta con ayuda de un pincel delgado (pincel de una pestaña) que facilita la dispersión de las espículas en la muestra.

d) Recubrimiento de las espículas con oro

Las espículas se recubrieron con una capa de oro, por medio de un ionizador, para permitir que los electrones formaran la imagen final en MEB y ésta pudiera ser tomada.

e) Análisis y registro fotográfico con MEB

La observación, el análisis y el registro fotográfico por medio de MEN, se llevó a cabo con el apoyo del Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido, Instituto de Biología, UNAM (Microscopio S-2460N Hitachi), del Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM (Microscopio JEOL JSM- 6360LV) y del SEM Laboratory, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.

Una vez obtenidas todas las fotografías, se concluyó el análisis morfológico y con los nuevos datos obtenidos sobre la morfometría de las espículas, se amplió la información en las diagnósis. Posteriormente se elaboró una lista de 72 caracteres y estados de carácter tomando en cuenta las particularidades de cada una de las especies, éstos fueron numerados en orden ascendente a partir de “0” y se cuenta con caracteres binarios (0 y 1) y caracteres multiestado, es decir, que dentro de un mismo carácter puede haber 2 ó más estados de carácter. Los caracteres se presentan en secuencia lógica de acuerdo al grupo externo *Psolus diomedae*, que en este caso y puesto que se coloca en el nodo basal del cladograma, se comporta como la especie con caracteres plesiomórficos. Con este listado resultante, se construyó una matriz de datos en el programa Excel-2007; se ubicó a los taxones en las filas y los estados de carácter en las columnas, llenando las celdas con la clave numérica de estado de carácter de acuerdo a la morfología de cada una de las especies. En el caso de los caracteres que están ausentes o son inaplicables, éstos están representados por un signo de interrogación “?” en las celdas respectivas. Los cladogramas se construyeron con el programa PAUP* versión 4 (Swofford, 1999) con análisis de parsimonia con la opción de búsqueda heurística y se aplicó una prueba de bootstrap con 1000 réplicas. La prueba de bootstrap es para verificar el apoyo a las ramificaciones en el cladograma.

Finalmente, se situó a cada una de las especies dentro de las MEOW a las que pertenecen (Fig. 9), éstas se clasifican de acuerdo a las provincias geográficas del mundo (Spalding, 2007). Se elaboraron además, los mapas de distribución para cada una de las especies, dichos mapas se construyeron con los registros de coordenadas y con ayuda de la página web www.reefbase.org.

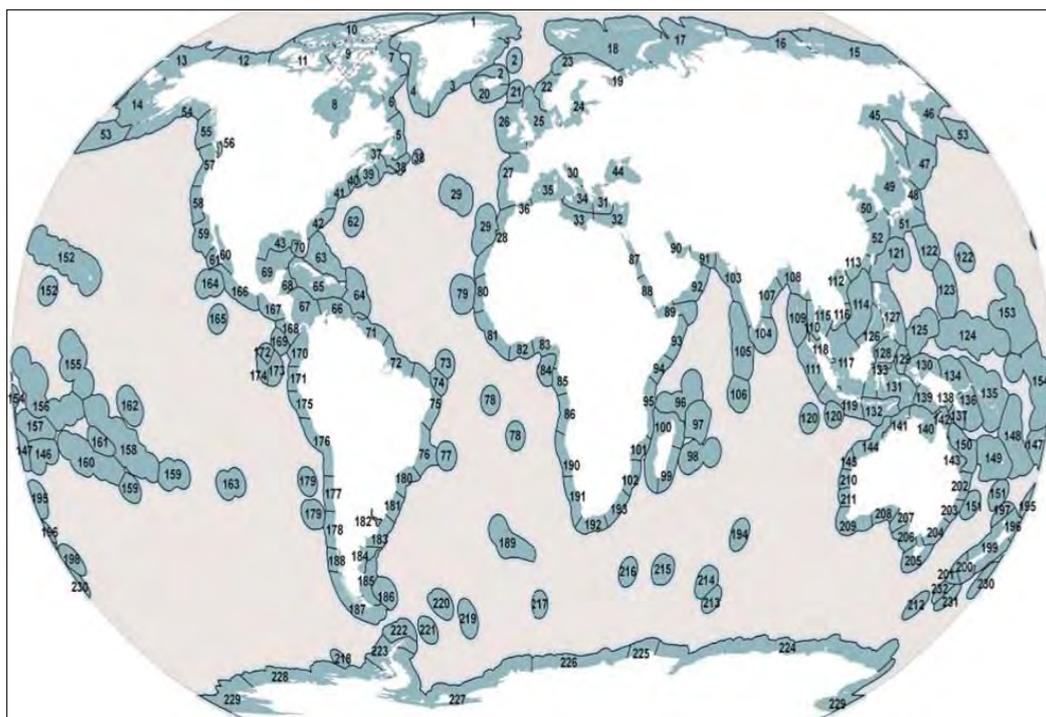


Figura 9. Mapa de las Ecorregiones Marinas del Mundo (MEO) (Tomado de Spalding, 2007).

De acuerdo a la distribución de las especies, obtenida en los registros bibliográficos o en las diversas colecciones, se utilizaron 17 ecorregiones (Tabla 1) correspondientes a 6 provincias y 3 reinos de acuerdo al criterio de Spalding (2007).

Tabla 1. Reinos, provincias y ecorregiones (MEO) usadas para conocer los patrones de distribución de las especies del género *Lissothuria* Verrill. El número corresponde a las ecorregiones ilustradas en el mapa.

Reinos	Provincias	Ecorregiones
Pacífico Norte Templado	Pacífico Norte Templado-Frío	58. California Norte
	Pacífico Norte Templado-Cálido	59. Ensenada California Sur
Pacífico Este Tropical	Pacífico Este Tropical	60. Cortesiana
		166. Pacífico Tropical Mexicano
		167. Chiapas-Nicaragua
		168. Nicoya
		169. Isla Cocos
	170. Ensenada Panamá	
	Galápagos	171. Guayaquil
Atlántico Tropical	Atlántico Noroeste Tropical	174. Islas Galápagos Oeste
		64. Caribeña del Este
		65. Antillas Mayores
		66. Caribeña del Sur
		67. Caribeña del Suroeste
	68. Caribeña del Oeste	
	Atlántico Suroeste Tropical	69. Golfo de México Sur
		76. Brasil Este

VI. Resultados

VI.1. Material revisado

Se revisaron 82 ejemplares de las especies correspondientes a los tres géneros examinados; este material se encuentra resguardado en las diversas colecciones científicas. En la siguiente tabla se presentan los nombres de las especies revisadas en orden alfabético, el museo o colección donde se encuentra, el número de catálogo, el material correspondiente a la serie tipo que se analizó en esta investigación y el número de ejemplares.

Tabla 2. Material revisado de las diferentes colecciones, incluyendo la serie Tipo.

Especie	Museo	Número de Catálogo	Material Tipo	No de ejemplares
<i>Lissothuria antillensis</i> Pawson, 1967	ZMUC	ZMUC HOL18	Holotipo	1
	ZMUC	ZMUC HOL296	Paratipos	2
	ZMUC	ZMUC HOL297	Paratipos	2
	USNM	USNM E53206	-	2
	USNM	USNM 1017634	-	2
	USNM	USNM E49450	-	2
	LSEE	LSEE 5.149.0	-	1
	LSEE	LSEE 5.149.1	-	1
<i>Lissothuria braziliensis</i> Théel, 1886	MCZ	MCZ 348	Sintipos	2
	ZMUC	-	-	2
	USNM	USNM 16531	-	1
<i>Lissothuria deichmannae</i> Pawson, 1967	LACM	AHF 325.1	Holotipo	1
<i>Lissothuria hancocki</i> Deichmann, 1941	LACM	AHF 325.2	Paratipos	3
	ICML UNAM	ICML UNAM	-	1
<i>Lissothuria mortenseni</i> Pawson, 1967	ZMUC	ZMUC-HOL18.	Holotipo	1
<i>Lissothuria nutriens</i> Clark H.L., 1901	ZMUC	-	-	2
	ZMUC	-	-	8
	USNM	USNM 22458	-	2
	USNM	USNM E16894	-	4
<i>Lissothuria ornata</i> Verrill, 1867	MCZ	MCZ 1811	-	1
	ZMUC	-	-	5
	ZMUC	-	-	1
	ICML UNAM	ICML UNAM 5.91.11	-	1
	ICML-UNAM	ICML-UNAM 5.61.8	-	8
<i>Lissothuria veleronis</i> Deichmann, 1941	LACM	AHF 325.2	Holotipo	1
<i>Psolidium dorsipes</i> Ludwig, 1886	USNM	USNM 1114251	-	5
	ICML UNAM	ICML UNAM 5.61.0	-	2
	ICML UNAM	ICML UNAM 5.61.4	-	1
<i>Psolidium planum</i> Deichmann, 1941	LACM	AHF 334.9	Paratipo	1
	ICML-UNAM	-	-	1
<i>Psolus tuberculosus</i> Théel, 1886	MCZ	MCZ337	Holotipo	1
	MCZ	MCZ338	Sintipos	2
	ICML-UNAM	ICML-UNAM 5.102.0	-	2

<i>Psolus diomedea</i> Ludwig, 1894	MCZ	MCZ312	Sintipo	1
	ICML-UNAM	ICML-UNAM 5.63.0	-	1
	ICML-UNAM	ICML-UNAM 5.63.1	-	6
	ICML-UNAM	ICML-UNAM 5.63.2	-	1
	ICML-UNAM	ICML-UNAM 5.63.3	-	1
	ICML-UNAM	ICML-UNAM 5.63.4	-	4

Con este material se llevó a cabo un análisis morfológico extenuante, se determinaron los caracteres y estados de carácter, usados para la inferencia filogenética, que además contribuyeron en la ampliación o modificación de las diagnósis, y se extrajeron las espículas para MEB.

VI.2. Formas de las espículas que caracterizan al género *Lissothuria* Verrill, 1867

Escamas (Fig. 10): Placas perforadas que conforman la testa de los pepinos de mar de la Familia Psolidae. En el caso del género *Psolus* Oken, las escamas no presentan perforaciones por las que crucen pies ambulacrales (a); las escamas de los género *Lissothuria* Verrill (b-c) y *Psolidium* Ludwig, en cambio, sí cuentan con perforaciones por donde cruzan los pies ambulacrales; a diferencia del género *Psolidium* que sólo presenta pies en las escamas dorso-laterales, el género *Lissothuria* los ostenta sobre toda la superficie.

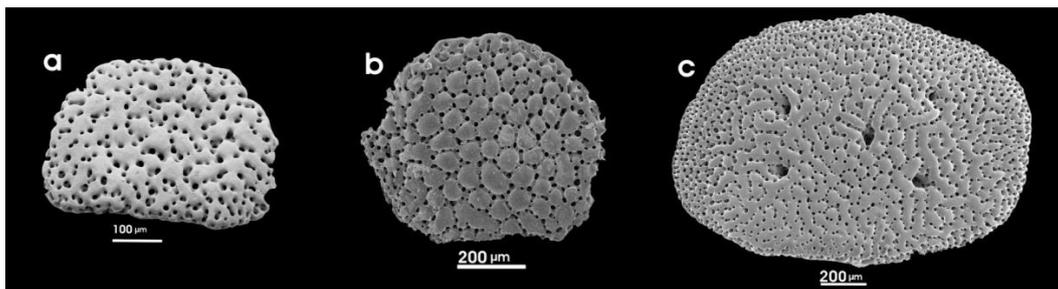


Figura 10. Escamas de algunos géneros de la Familia Psolidae (Fotos: C. Ahearn; Y. Hornelas-Orozco).

Dedales (Fig. 11): Estas espículas en forma de torre amplia o “dedal” se encuentran en la capa externa de la superficie dorsal y se logran ver a simple vista como pequeños gránulos que se pueden confundir con pies ambulacrales dorsales de tamaño pequeño. La base de los dedales puede ser regular o irregular y la cúspide puede estar compuesta por pequeñas espinas o dientes; a y b) dedales pequeños e irregulares, con la cúspide dentada de *Lissothuria antillensis* Pawson; c) dedal que presenta forma de reloj de arena de *Lissothuria mortenseni* Pawson; e) Dedal de gran tamaño y con cúspide ligeramente dentada de *Psolidium planum* Deichmann.

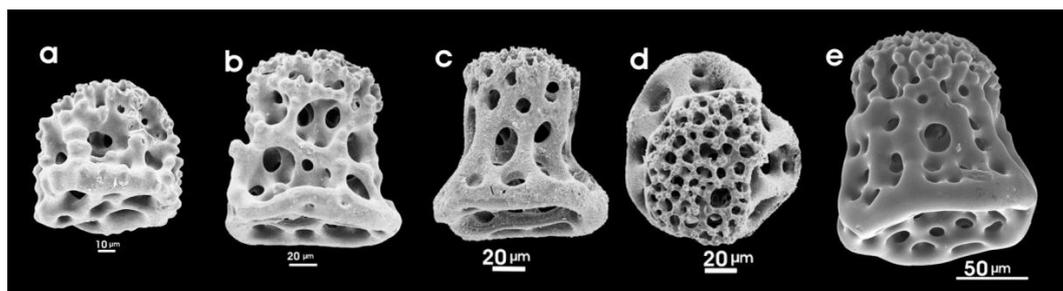


Figura 11. Espículas en forma de dedal, comunes en la superficie dorsal de los géneros *Lissothuria* y *Psolidium* (Fotos: J.A. Arriaga Ochoa; Y. Hornelas Orozco).

Torres (Fig. 12): Depósitos calcáreos en forma de torre alta que se localizan en la capa externa de la epidermis dorsal, las cuales poseen al igual que los dedos una base que puede ser regular o irregular, plana o profunda y una cúspide con espinas poco abundantes y definidas, más bien como dientes o muy abundantes y bien definidas; a y b) torres sencillas con la cúspide dentada y espira irregular; c y d) torres de base redondeada y cúspide ligeramente dentada; e) torre con la base irregular y cúspide fuertemente dentada.

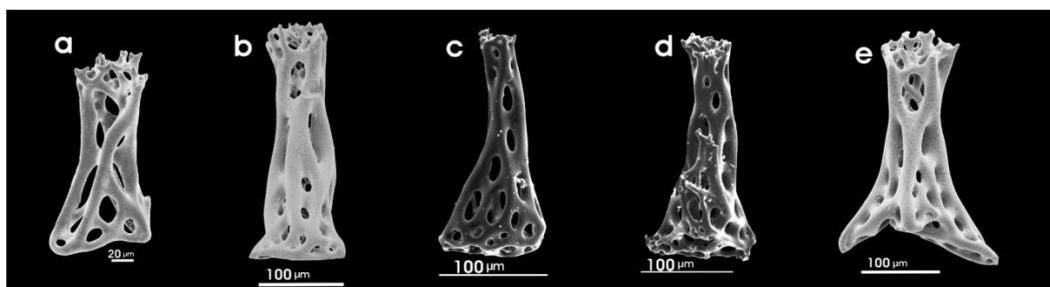


Figura 12. Torres altas características de la superficie dorsal en el género *Lissothuria* (Fotos: J.A. Arriaga-Ochoa; Y. Hornelas-Orozco).

Relojes de arena (Fig. 13): Depósitos característicos del género *Lissothuria*; los relojes de arena pueden ser simétricos o asimétricos/irregulares, con prolongaciones en las partes terminales de la base, la cual puede ser lisa o abollonada, algunas formas son cuadrangulares (*Lissothuria braziliensis*) y otras circulares (*Lissothuria veleronis*), otras veces pueden encontrarse en desarrollo más bien en forma de canasta.

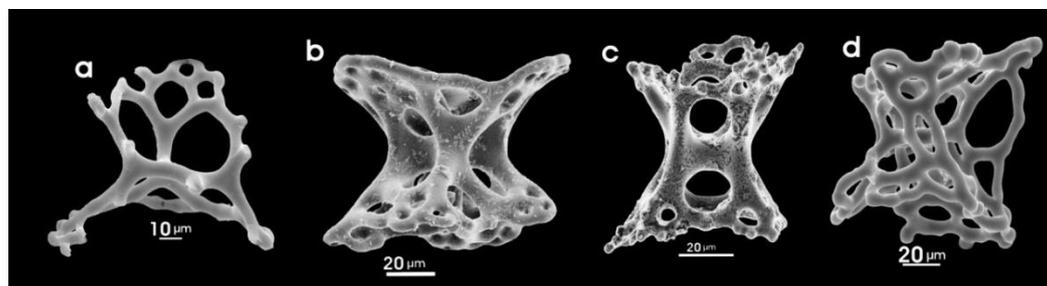


Figura 13. Espículas en forma de relojes de arena, presentes en el dorso de las especies del género *Lissothuria* (Fotos: Y. Hornelas-Orozco y J.A. Arriaga Ochoa).

Canastas (Fig. 14): Placas perforadas cóncavo-convexas con bordes lisos o dentados, pueden ser superficiales o profundas. Según Gilliland (1993), están restringidas a las familias Hetherothyonidae, Cucumariidae, Sclerodactylidae y Psolidae; del orden Dendrochirotida a la especie *Rhopalodina compacta* Cherbonnier, 1959; donde son muy pequeñas (25µm) y rudimentarias; a) canasta redonda con bordes dentados, se encuentra en el vientre de *Psolidium planum* Deichmann; b) canasta somera con bordes abollonados, usualmente se encuentran en el vientre de *Lissothuria antillensis* Pawson y *Lissothuria hancocki* Deichmann; c) canasta profunda y con bordes abollonados; d) canasta que al parecer es un reloj de arena en proceso, de *Lissothuria braziliensis* Théel.

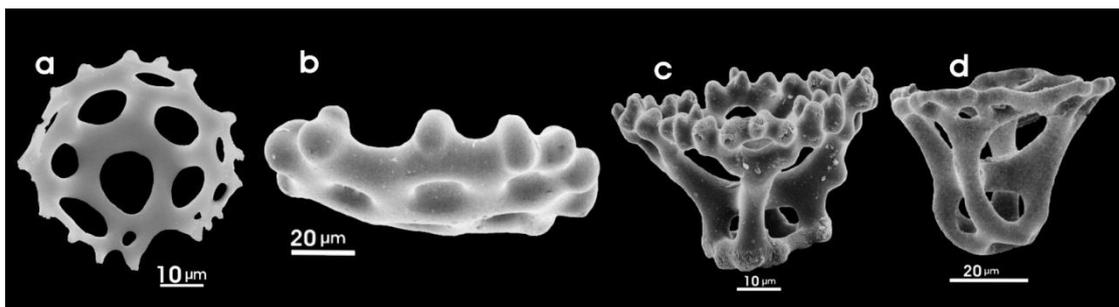


Figura 14. Espículas en forma de cestas o canastas, presentes en los géneros *Lissothuria* y *Psolidium* (Fotos: Y. Hornelas-Orozco; J.A. Arriaga Ochoa).

Placas perforadas (Fig. 15): Espículas de varios tamaños; la estructura normalmente puede tener formas variadas; se dividen en función de la longitud, anchura, la disposición de los orificios, la rugosidad y el espesor de la placa. Pueden ser **placas simples** (a, b): delgadas y con los orificios dispuestos regularmente sobre toda el área y con el tamaño de los orificios de forma bastante uniforme, y **placas abollonadas** (c, d): parecidas a las placas simples pero con abollonaduras o verrugas sobre la superficie.

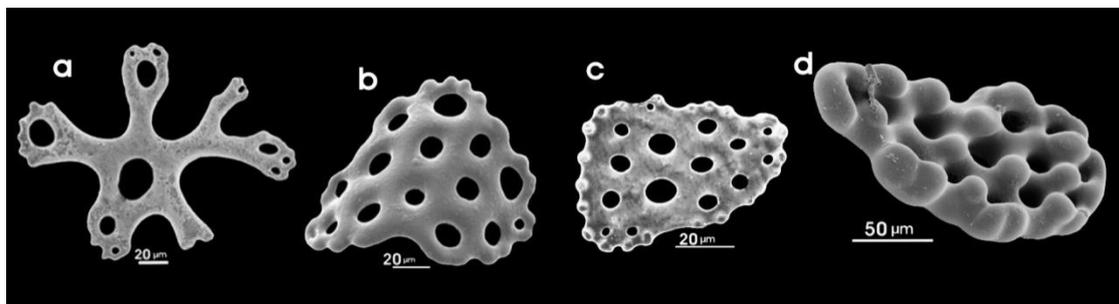


Figura 15. Placas perforadas del vientre de algunas especies del género *Lissothuria* (Fotos: C. Ahearn; Y. Hornelas Orozco; M.B. Mendoza Garfías; J.A. Arriaga Ochoa).

Otras espículas (Fig. 16): a y b) **Barrotes de pies ambulacrales**: Espículas que conforman las paredes de los pies ambulacrales, existen varias formas y tamaños, en general son curvados, planos y perforados; c y d) **Barras y barrotes de tentáculos**: Espículas que conforman las paredes de los tentáculos, pueden ser curvados, planos o cilíndricos y estar o no perforados, las perforaciones pueden presentarse en toda la estructura, o sólo en algunas zonas como centro y extremos; e) **Placas de soporte de los tentáculos**: generalmente simétricas, aunque pueden ser irregulares, son curvadas con la parte central en forma de espira; f) **Rosetas**: Pequeñas estructuras que presentan una barra central, de la cual se desprenden ramificaciones con terminaciones diversas. Por lo general en los tentáculos.

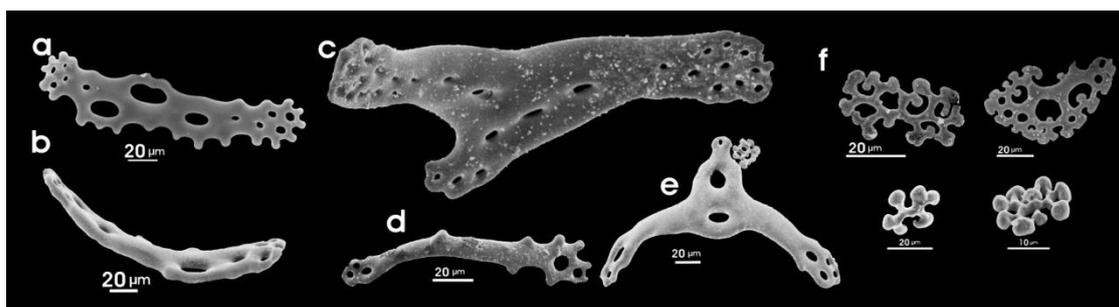


Figura 16. Barrotes, barras, placas de soporte y rosetas de algunas especies del género *Lissothuria* (Fotos: Y. Hornelas-Orozco; J.A. Arriaga-Ochoa).

VI.3. Caracteres y estados de caracter

Una vez que se obtuvieron las fotografías de MEB, y que se determinaron los caracteres que pueden aportar información significativa, se elaboró el siguiente listado para la inferencia filogenética del género *Lissothuria* Verrill, usando como grupo externo a las especies *Psolus diomedae* y *Psolus tuberculosus*.

Morfología externa:

1. *Escamas dorsales perforadas*: 0= perforadas (por donde cruzan algunos pies ambulacrales), 1= no perforadas. En el caso del género *Lissothuria* la mayoría de las escamas dorsales se encuentran perforadas; para el género *Psolidium* las perforaciones se limitan a los ambulacros dorsales; *Psolus* es un género que no presenta escamas perforadas.
2. *Escamas perforadas*: 0= limitadas a los ambulacros, 1= distribuidas en toda la superficie dorsal. El género *Psolidium* es el único que cuenta con la restricción de las perforaciones para los ambulacros dorsales.
3. *Longitud del cuerpo*: 0= 0-20mm, 1= >20mm. En general, los psólidos cuentan con tamaños pequeños, existen ejemplares del género *Lissothuria* que alcanzan más de 3cm, sin embargo, hay especies del género *Psolus* que miden más de 10cm.
4. *Tamaño de las escamas dorsales*: 0= 0-3mm, 1= >3mm. El tamaño de las escamas puede variar, existen ejemplares que cuentan con escamas de más de 2cm de diámetro y otras con escamas con un diámetro menor a 1cm.
5. *No. de escamas entre la apertura oral y la apertura anal*: 0= 5-7, 1= 8-10, 2= >10, 3= <5. Este es un caracter que se conserva siempre en las especies de la Familia Psolidae, y que en muchas de las diagnosis no se toma en cuenta.
6. *Escudo oral y anal muy conspicuos*: 0= no conspicuos, 1= conspicuos. En algunos casos como en la especie *Psolidium dorsipes*, el escudo oral y anal se elevan por encima de la testa, en otros casos permanece a ese nivel.
7. *Gránulos o tubérculos sobre las escamas*: 0= ausentes, 1= presentes. Cuando las escamas se presentan desnudas, como es el caso del género *Psolus*, puede haber ornamentaciones como los gránulos que le dan más resistencia.
8. *Longitud máxima de la testa*: 0= 10-15mm, 1= >15mm. Este caracter se toma en cuenta desde la base de la testa, que está unida a la suela y se mide longitudinalmente incluyendo los escudos oral y anal.
9. *Longitud máxima de la suela*: 0= 5-15mm, 1= >15mm. Es la medida longitudinal de la superficie ventral.
10. *Pies ambulacrales sobre el ambulacro medio ventral*: 0= presentes, 1= ausentes. Este no es un caracter particular para alguno de los géneros, sin embargo, puede proporcionar información en la inferencia filogenética. En algunas especies, los pies ambulacrales de esta zona se restringen a los extremos de la suela.
11. *Distribución de los pies ambulacrales en el margen de la suela*: 0= 2 bandas, 1= >2 bandas, 1= 1 banda. Las bandas pueden ser variables, algunas veces se presentan pies ambulacrales en el margen externo de la suela, prácticamente por debajo de las escamas marginales.
12. *Distribución de los pies ambulacrales en el ambulacro medio ventral*: 0= 2 bandas, 1= >2 bandas, 2= 1 banda. En las especies revisadas para este trabajo, se encontraron pies ambulacrales en el ambulacro medio ventral de todos los ejemplares.

Morfología interna:

13. *Forma del anillo calcáreo*: 0= radios e interradios de forma diferente, 1= radios e interradios de forma similar. El anillo calcáreo de algunas especies, puede tener en algunas de sus placas ya sea radiales o interradales, prolongaciones posteriores largas, haciéndolas diferentes unas de otras.
14. *Longitud de los radios*: 0= 1-3mm, 1= >3mm. En algunos casos la longitud es variable entre radios e interradios, sobre todo cuando se presentan prolongaciones u ornamentaciones en las placas.
15. *Amplitud de los radios*: 0= 1-3mm, 1= >3mm. Los radios del anillo calcáreo pueden tener la misma amplitud que los interradios, sin embargo, hay especies en los que una de las piezas puede ser más amplia.
16. *Longitud de los interradios*: 0= 1-3mm, 1= >3mm. Dentro de la Familia Psolidae, existen especies que presentan ligeras prolongaciones posteriores en las placas interradales, por lo que la longitud entre éstas y las placas radiales puede variar.
17. *Amplitud de los interradios*: 0= 1-3mm, 1= >3mm. Las especies que componen el género *Lissothuria*, tienen por lo general, placas interradales casi de la misma amplitud que las placas radiales, no obstante, esta condición varía a nivel genérico.
18. *Proporción de las placas radiales e interradales*: 0= radios de mayor tamaño que los interradios, 1= radios de igual tamaño que los interradios, 2= interradios mayores que los radios. Esta situación también puede ser variable, en el caso de las especies del género *Lissothuria* la proporción entre las placas se mantiene, es decir, suelen ser del mismo tamaño.
19. *Margen posterior de las placas radiales*: 0= cóncavo, 1= convexo, 2= plano. Las placas radiales pueden presentar pequeñas prolongaciones, éstas se encuentran

formando una pequeña muesca en la parte inferior, esto puede variar y cuando no hay prolongaciones esta parte puede verse más o menos plana o convexa.

20. *Margen anterior de las placas interradales*: 0= convexo, 1= cóncavo, 2= plano. En la mayoría de las especies, se presenta una muesca curvada en la parte anterior de las placas interradales, sin embargo esta condición puede variar y formar una saliente de forma convexa.
21. *Margen posterior de las placas interradales*: 0= cóncavo, 1= convexo, 2= plano. Dentro del Orden Dendrochirotida, es común observar ejemplares con prolongaciones posteriores largas, esto suele no reflejarse en las especies de la Familia Psolidae, salvo en algunas en las que se presenta como un carácter reminiscente.

Espículas Dorso:

22. *Torres altas*: 0= ausentes, 1= presentes. Estas espículas son características del género *Lissothuria* y pueden verse modificadas a formas de dedales en géneros como *Psolidium* o *Psolus*.
23. *Torres altas*: 0= con espira alta y delgada, 1= con espira gruesa. Algunas especies como *Lissothuria braziliensis* y *Lissothuria ornata* ostentan estas espículas con la espira alta y delgada, similar a una botella, y otras como las de *Lissothuria nutriens* son de espiras gruesas. Por lo que es un carácter importante para la inferencia filogenética.
24. *Base de las torres*: 0= sin prolongaciones terminales, 1= con prolongaciones terminales. En *Lissothuria ornata* es común encontrar torres con prolongaciones posteriores, lo que le confiere a la espícula una geometría irregular.
25. *Cúspide de las torres*: 0= espinoso, 1= dentado. Este es uno de los caracteres más variables, por ejemplo, en las torres que presentan una espira gruesa, hay por lo general dientes bien desarrollados.

26. *Torres gruesas en forma de dedal*: 0= presentes, 1= ausentes. Los dedales son un caracter compartido entre los género *Lissothuria* y *Psolidium*, sin embargo son más abundantes en el segundo, *Psolus* por su parte, suele no tener este tipo de espículas.
27. *Base de las torres*: 0= regular, 1= irregular. La regularidad o irregularidad de los dedales, consiste en ligeras curvaturas en la base del dedal, la mayoría presentan una base regular.
28. *Cúspide de las torres*: 0= muy espinoso, 1= poco espinoso. En algunos casos los dientes de la cúspide se desarrollan en mayor medida; en otros por el contrario, se observan mucho menos desarrollados.
29. *Relojes de arena*: 0= ausentes, 1= presentes. Este tipo de espículas son un caracter distintivo del género *Lissothuria* y son más característicos de las especies del Pacífico.
30. *Complejidad de los relojes de arena*: 0= sencillos, 1= complejos. Los relojes de arena sencillos suelen estar compuestos por piezas delgadas y poco elaboradas, por el contrario los relojes complejos son bien elaborados y en muchos casos simétricos.
31. *Forma de los relojes de arena*: 0= cuadrangulares, 1= cilíndricos. En especies como *Lissothuria nutriens* y *L. veleronis* los relojes presentan formas circulares, en tanto que los de *L. braziliensis* suelen ser cuadrangulares.
32. *Prolongaciones terminales de los relojes de arena*: 0= ausentes, 1= presentes. Algunos relojes pueden presentar prolongaciones en alguna de sus partes terminales, tal como las de las torres, un ejemplo son los relojes de *Lissothuria ornata*.
33. *Tamaño de las placas perforadas*: 0= grandes, 1= pequeñas. Todas las especies del género *Lissothuria* poseen placas perforadas en el dorso, pueden ser abollonadas, lisas o curvadas.
34. *Forma de las placas*: 0= planas, 1= onduladas. *Lissothuria antillensis* y *Lissothuria hancocki* son especies que presentan placas onduladas en la superficie dorsal.
35. *Placas perforadas*: 0= lisas, 1= abollonadas. Las especies del género *Lissothuria* y algunas del género *Psolidium* presentan por lo general placas abollonadas en el dorso, en el caso de *Lissothuria* pueden estar presentes éstas y algunas placas lisas, siendo así un caracter multiestado.
36. *Placas perforadas*: 0= irregulares, 1= regulares. Las placas irregulares consisten en depósitos que algunas veces presentan prolongaciones marginales bien definidas, las placas regulares no presentan estas ornamentaciones.
37. *No. de orificios*: 0= 10, 1= <10, 2= >10. El número de orificios es variable dependiendo de la forma y el tamaño de la placa, sin embargo, es un caracter que puede proporcionar datos interesantes en la inferencia filogenética.
38. *Distribución de los orificios*: 0= irregular, 1= en pares. Algunas placas más bien parecidas a botones, presentan una distribución de los orificios en forma pareada, esta condición se presenta por ejemplo, en las placas dorsales de *Lissothuria ornata*.
39. *Canastas*: 0= presentes, 1= ausentes. Las canastas suelen ser un caracter distintivo del género *Lissothuria* presentándose en el dorso, en algunas especies del género *Psolidium* también pueden presentarse, incluso en la superficie ventral.
40. *Canastas*: 0= lisas, 1= abollonadas. Las canastas lisas pueden ser circulares y someras, por lo general con cuatro orificios y algunos dientes en el borde; las canastas abollonadas son profundas y con ornamentaciones en el borde o en el interior.

Espículas Suela:

41. *Placas perforadas*: 0= presentes, 1= ausentes. Algunas especies pueden presentar placas poco desarrolladas, más bien parecidas a botones o canastas someras.
42. *Placas perforadas*: 0= lisas, 1= abollonadas. La mayoría de las especies de los géneros *Lissothuria*, *Psolidium* y *Psolus*, presentan placas ventrales abollonadas, sin embargo, existen casos en los que se pueden presentar ambos estados de caracter.
43. *Placas abollonadas*: 0= abollonadas solo en el margen, 1= abollonadas en el centro. Este es otro caracter que puede ser multiestado, ya que en especies como *Lissothuria antillensis* y *L. braziliensis* hay placas con los bordes y el centro abollonados.
44. *No. de orificios*: 0= 4-6, 1= 7-10, 2= >10. Cuando hay placas con 4-6 perforaciones, suelen ser más similares a botones, cuando hay más de 6 perforaciones no hay una distribución uniforme.
45. *Botones*: 0= ausentes, 1= presentes. Las placas perforadas pueden tener estas formas, por lo que se toma como un caracter diferente para la inferencia filogenética.
46. *Botones*: 0= lisos, 1= abollonados. Al igual que las placas, las ornamentaciones pueden o no presentarse, generalmente la mayoría de los botones son abollonados.
47. *No. de orificios*: 0= 4, 1= 5-6, 2= >6. Habitualmente los botones presentan perforaciones pareadas o cruzadas cuando se tienen sólo cuatro orificios, pocas veces se exceden 6 orificios.
48. *Canastas*: 0= presentes, 1= ausentes. Las canastas ventrales son más comunes en el género *Psolidium*, por esta razón se integró este caracter en el listado, así la comparación arrojará resultados más robustos.

49. *Forma de las Canastas*: 0= circular, 1= someras en forma de botón. Al igual que las canastas dorsales, pueden ser circulares y someras, por lo general con cuatro orificios y algunos dientes en el borde; las canastas abollonadas son profundas y con ornamentaciones en el borde o en el interior.
50. *Placas muy grandes circulares con abollonaduras conspicuas en el centro*: 0= ausentes, 1= presentes. Esta variedad de espículas se presentan en la superficie de *Lissothuria hancocki*.

Espículas Pies ambulacrales de la suela:

51. *Barrotes*: 0= curvados, 1= planos. En la mayoría de las especies de *Lissothuria* se observan barrotes curvados, aunque en ocasiones puede haber también barrotes de tamaño más pequeño que pueden ser planos.
52. *Borde de los barrotes*: 0= liso, 1= dentado, 2= ramificado. Por lo general, estas ornamentaciones se presentan en lo barrotes curvados, las dentaciones suelen estar a los lados del barrote y las ramificaciones en los extremos o también en la parte central del borde.
53. *Barrotes*: 0= uniformes, 1= más amplios del centro que de los extremos. La irregularidad de los barrotes se debe a las proporciones del mismo, algunas veces suelen tener forma de huso, aunque en ocasiones pueden ser uniformes y regulares.
54. *Barrotes perforados*: 0= perforados a lo largo del barrote, 1= perforados sólo en los extremos, 2= 3-4 perforaciones en el centro y otras en los extremos. Este es uno de los caracteres que cuenta con más multiestados, es decir, las especies de *Lissothuria* cuentan con barrotes ambulacrales con perforaciones en extremos, centro y a lo largo de toda la superficie.

Espículas Tentáculos:

55. *Barrotes cilíndricos*: 0= ausentes, 1= presentes. La condición de barrotes cilíndricos, se presenta de mayor manera en las especies del género *Psolus*, sin embargo, algunas especies de *Lissothuria* cuentan con pequeños barrotes cilíndricos en las paredes de las ramas tentaculares.
56. *Barrotes curvados*: 0= presentes, 1= ausentes. Cuando se presentan barrotes curvados en los tentáculos, éstos pueden tener tamaños muy variables desde 10 hasta más de 50µm.
57. *Barrotes curvados*: 0= más amplios del centro, 1= uniformes. Al igual que los barrotes de los pies ambulacrales, la uniformidad de los barrotes pueden ser muy variable, los barrotes que se encuentran en la parte basal de los tentáculos pueden ser más curvados que los que se presentan en las ramas.
58. *Perforaciones de los barrotes*: 0= 3-4 en el centro, 1= a lo largo del barrotes. Las perforaciones de los barrotes tentaculares pueden tener diversos tamaños, aunque no necesariamente tiene que ver el tamaño del barrote con el tamaño de los orificios, en general, los barrotes de la base de los tentáculos presentan orificios más grandes en el centro.
59. *Borde de los barrotes*: 0= liso, 1= dentado, 2= ramificado. Estas características pueden ser confusas, las ramificaciones consisten en grandes salientes a partir de los bordes de los barrotes, las dentaciones se pueden observar como espinas curvadas relativamente grandes y los barrotes lisos carecen de estas estructuras.
60. *Barras grandes perforadas, planas*: 0= presentes, 1= ausentes. Este tipo de espículas se encuentra en las especies *Lissothuria braziliensis* y *L. ornata*, consiste en largas barras muy grandes (de hasta >400µm), con perforaciones distribuidas en pares a lo largo de las superficie.
61. *Barras alargadas grandes parecidas a barras de soporte*: 0= presentes, 1= ausentes. La forma de las barras puede variar, este caracter distingue a *L. braziliensis* de *L. ornata*.
62. *Barras de soporte*: 0= presentes, 1= ausentes. Las barras de soporte consisten en depósitos en forma de huso con uno de los lados más prominente, el cual puede tener una o varias perforaciones grandes, al parecer estas espículas se encuentran como unión entre los barrotes.
63. *Perforaciones centrales de las barras de soporte*: 0= 2, 1= 1. La mayoría de las barras de soporte que se reportan en este documento, presentan usualmente dos perforaciones.
64. *Placas perforadas*: 0= presentes, 1= ausentes. La mayoría de las especies del género *Lissothuria* ostentan placas perforadas en los tentáculos, algunas carecen de barrotes y rosetas, y sólo presentan estas estructuras.
65. *Placas*: 0= aplanadas, 1= curvadas. *Lissothuria nutriens* es una de las especies que sólo cuenta con placas perforadas en los tentáculos, otras especies (la mayoría) poseen placas, barrotes y en ocasiones rosetas.
66. *Tamaño de las placas*: 0= pequeñas, 1= grandes. Las placas perforadas pueden presentarse en ambos estados de caracter, ya que la mayoría de las especies cuentan con placas grandes y al mismo tiempo con placas de tamaño pequeño.
67. *Forma de las placas*: 0= irregulares (con algunas prolongaciones o asimétricas), 1= regulares. La mayoría de las placas curvadas presentan una simetría irregular, en tanto que las placas aplanadas son más uniformes.
68. *Superficie de las placas*: 0= lisa, 1= abollonada. En ocasiones, las placas pueden presentar abollonaduras en el centro, en ocasiones sólo en el margen o ambas.

69. *Borde de las placas*: 0= *dentada*, 1= *lisa*, 2= *abollonada*. Al igual que la superficie de las placas, el borde puede tener abollonaduras que no siempre son evidentes. Especies como *Lissothuria veleronis* posee placas irregulares con pequeñas denticiones en el margen.

70. *Tamaño de los orificios*: 0= *grandes*, 1= *pequeños*. En las placas perforadas de los tentáculos de *Lissothuria*, el tamaño de los orificios, sí puede estar relacionado con el tamaño de las placas, aunque en existen algunas excepciones.

71. *Rosetas*: 0= *presentes*, 1= *ausentes*. Las rosetas se encuentran en las ramas de los tentáculos de algunas de las especies como, *Lissothuria antillensis*, *L. braziliensis* y *L. ornata*. Es posible que estas estructuras desaparezcan con la edad de los organismos.

72. *Rosetas*: 0= *poco desarrolladas*, 1= *bien desarrolladas*. El desarrollo de las rosetas puede estar relacionado directamente con la edad de los organismos, es decir, en ejemplares jóvenes puede haber rosetas poco desarrolladas, a diferencia de los ejemplares adultos que pueden tener rosetas bien desarrolladas o carecer de ellas.

VI.4. Cladograma prueba

Una vez elaborado el listado de caracteres y estados de caracter, se llevó a cabo una prueba con una sola especie como grupo externo, *Psolidium dorsipes* Ludwig, y con las ocho especies del género *Lissothuria* descritas hasta ahora, esperando obtener a este taxa como un grupo monofilético. Esta prueba se ajustó y se usaron 66 de los 72 caracteres. Una vez ingresados los datos se corrió el programa PAUP y se obtuvieron dos árboles igualmente parsimoniosos de 91 pasos cada uno, con un índice de consistencia (C.I.) de 0.7143 y un índice de retención (R.I.) de 0.6438, estos índices indican la eficiencia de los caracteres utilizados.

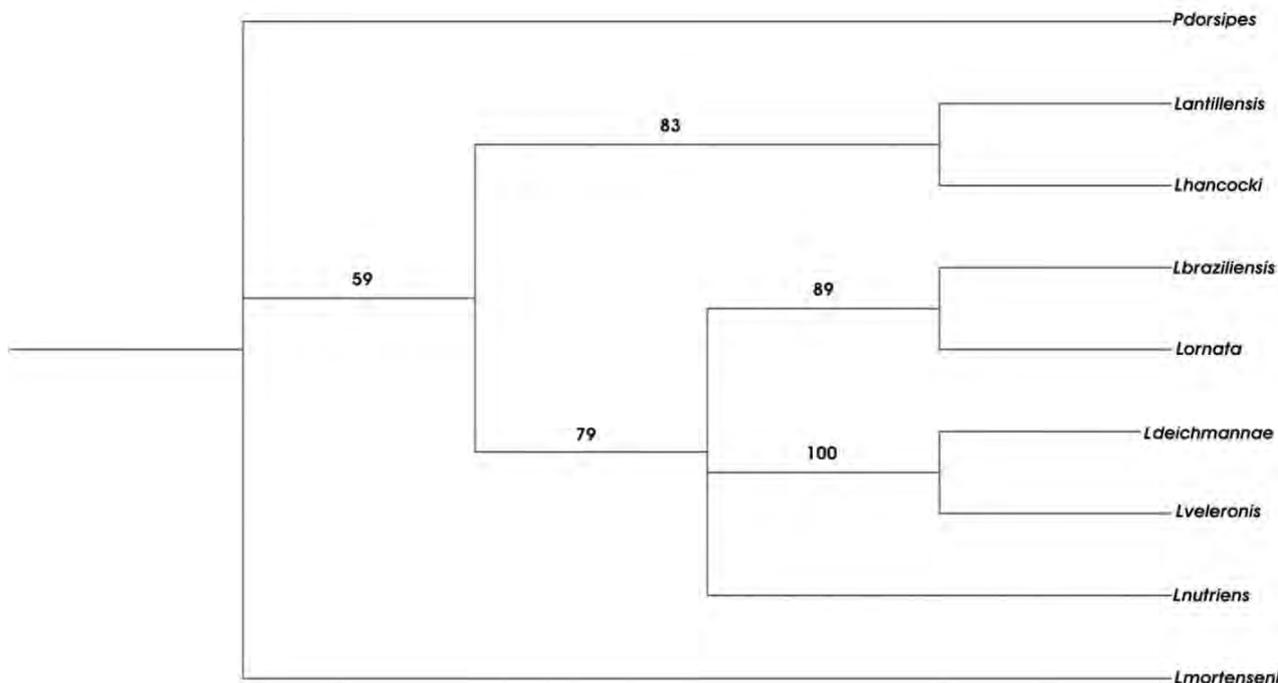


Figura 17. Cladograma más parsimonioso de 91 pasos, usando como grupo externo a la especie *Psolidium dorsipes* Ludwig. Se puede observar que el género *Lissothuria* resulta monofilético usando una sola especie.

El cladograma resultante sugiere que los taxones del género *Lissothuria* son monofiléticos, sin embargo, este resultado es muy ambiguo puesto que sólo se usa una especie como grupo externo. Se nota además la separación de la especie *Lissothuria mortenseni*, debido quizá a que es la única especie que presenta la mayoría de los caracteres y estados de carácter usados en el análisis. Las especies más emparentadas se refuerzan con un alto grado de apoyo *bootstrap*.

VI.5. Cladograma final

Debido a que el cladograma anterior no muestra datos confiables y se requiere de información más robusta para plantear una hipótesis filogenética eficiente, fue necesario apoyar dicha información, incluyendo en el análisis a tres especies del género *Psolidium* el cual presenta una gran similitud con el género *Lissothuria*; empleando dos especies del género *Psolus* como grupo externo, esto fortaleció los datos para la obtención de un cladograma más confiable. Con la ampliación del número de especies y usando los 72 caracteres enlistados, y una vez construida la matriz de datos (ver anexo A), se ingresaron los datos en el programa PAUP con el que se hizo el análisis y se obtuvo un sólo cladograma (Fig. 18) de 137 pasos con un C.I.= 0.5401 y R.I.= 0.5828. Donde el Índice de Consistencia es el cociente entre el número de cambios presentes en la tabla de caracteres y el número de cambios que se producen a lo largo de un cladograma. Si no hay homoplasia, dichos números serán iguales y el índice de consistencia será igual a 1. De acuerdo con el principio de parsimonia, se elige siempre el cladograma con mayor índice de consistencia. El RI es alto cuando los cambios de estado ocurren predominantemente en los nodos internos y bajo cuando los cambios están concentrados en ramas pertenecientes a taxones terminales. El RI tiene la ventaja de que no es sensible a los caracteres no informativos, autapomorfias o sinapomorfias.

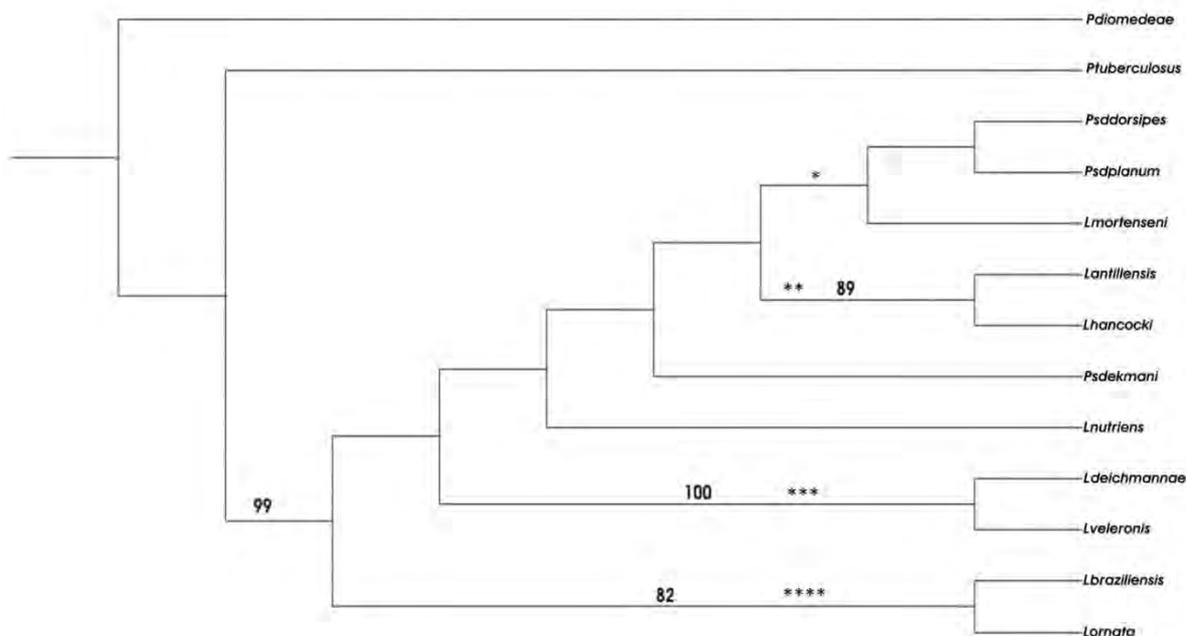


Figura 18. Relaciones filogenéticas entre las especies del género *Lissothuria*; cladograma de 72 caracteres morfológicos, 137 pasos y 1000 réplicas en *bootstrap*, usando como grupo externo a dos especies del género *Psolus* y anexando tres especies del género *Psolidium*.

VI.6. Relaciones Filogenéticas entre las especies del género *Lissothuria* Verrill, 1867

De acuerdo al cladograma resultante, se puede afirmar que el género *Lissothuria* Verrill no es un grupo natural, se manifiesta en este resultado como un grupo parafilético; las especies revisadas del género *Psolidium* se agrupan en el clado con las especies del género *Lissothuria*, lo que sugiere, en este caso, que *Psolidium* puede ser un género sinónimo. En este sentido cabe resaltar lo siguiente:

- De acuerdo con el cladograma *Lissothuria ornata* del Pacífico y *L. braziliensis* del Atlántico son las especies más plesiomórficas y son especies hermanas morfológicamente, aún cuando se encuentran en diferentes regiones geográficas, esto sugiere que poseen caracteres homoplásticos. En el clado se observa un apoyo *bootstrap* de 82% (Fig. 19), lo cual refuerza ampliamente la similitud entre estas dos especies. La semejanza de ambas especies radica esencialmente en la forma de las espículas; una de las diferencias más marcadas es la forma de las placas ventrales. Las dos especies cuentan con torres altas, las de *L. ornata* son más elaboradas y con algunas prolongaciones en la base, también presentan relojes de arena, que en el caso de *L. braziliensis* son de forma cuadrangular, además, se observan pequeñas canastas que podrían ser, aparentemente, relojes de arena en desarrollo.

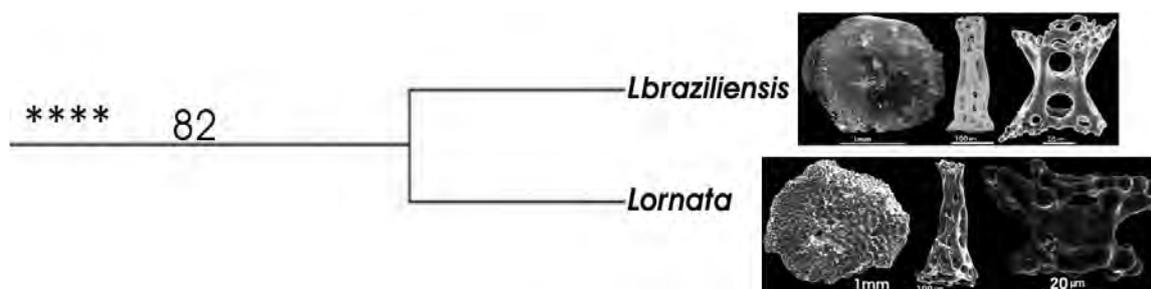


Figura 19. Clado en el que se agrupan las especies *Lissothuria ornata* y *L. braziliensis*, con un apoyo *bootstrap* de 82%.

- En el caso de las especies *Lissothuria veleronis* y *L. deichmannae* el apoyo *bootstrap* es de 100% (Fig. 20), morfológicamente estas especies no presentan diferencias, externa e internamente son idénticas y la forma de las espículas es la misma en ambas especies, en la literatura (Pawson, 1867) se afirma que la diferencia principal entre estas especies es la presencia de placas perforadas grandes que se componen por varias capas en *L. deichmannae*, sin embargo, estas estructuras se encontraron también en *L. veleronis*; por estas razones se propone la sinonimia, de este modo *Lissothuria veleronis* es el nombre válido para la especie a reserva de la distribución geográfica.

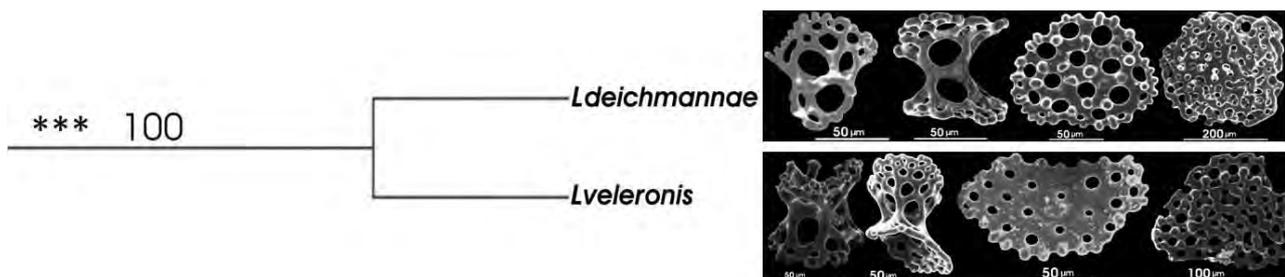


Figura 20. Clado en el que se agrupan las especies *Lissothuria deichmannae* y *L. veleronis*, con un apoyo *bootstrap* de 100%.

- *Lissothuria nutriens* y *Psolidium ekmani* se encuentran en la parte basal del clado donde se agrupan las especies de *Psolidium* (Fig. 21), donde *Lissothuria mortenseni* es la especie más basal, se propone entonces la transferencia de *P. ekmani* al género *Lissothuria*, debido a que no se agrupó en el clado más apomórfico y a que morfológicamente cuenta con todas las características del género *Lissothuria*, como escamas imbricadas perforadas por donde cruzan pies ambulacrales presentes en toda la superficie dorsal y no sólo exclusivas para los ambulacros, y presencia de depósitos en forma de torres que no se observan en las especies del género *Psolidium*. Aunque en cladograma indica que el género *Lissothuria* es parafilético el clado más apomórfico y monofilético reúne a las especies de *Psolidium*. Esto se justifica en el caso hipotético de que *Psolidium* sea un grupo diferente. Por lo tanto, el nombre válido para la especie es *Lissothuria ekmani* (Deichmann, 1941).

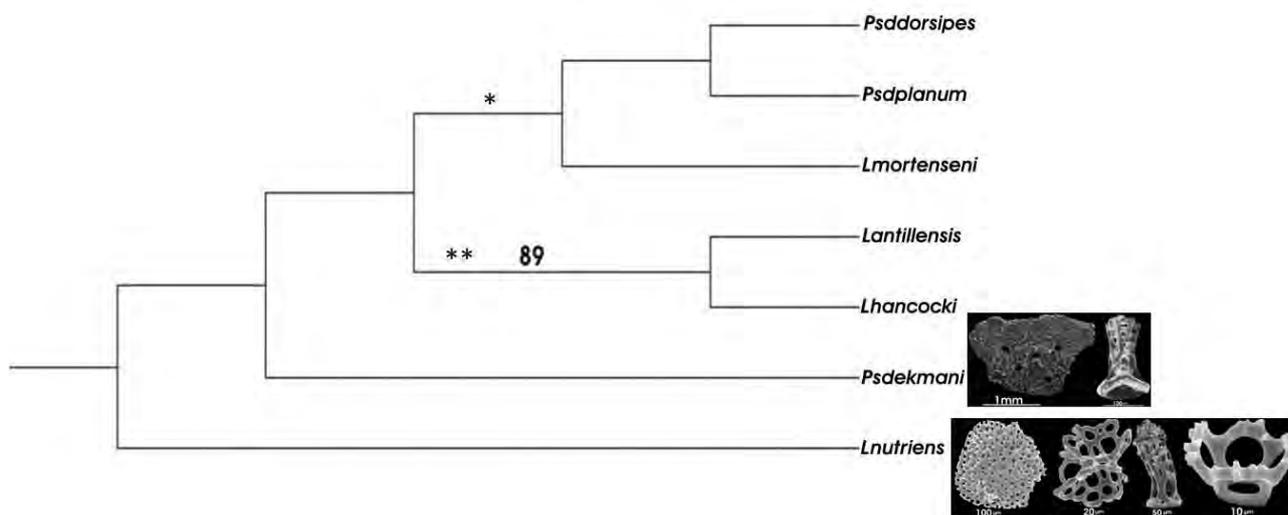


Figura 21. Clado en el que se localizan *Lissothuria nutriens* y *Psolidium ekmani*, se muestran las espículas de ambas especies; en el caso de *P. ekmani* se sustenta la transferencia de esta especie al género *Lissothuria* debido a la presencia de torres y escamas perforadas en toda la superficie dorsal, por lo que se valida el nombre *Lissothuria ekmani* para esta especie.

- Dentro del cladograma anterior se encuentran las especies *Lissothuria hancocki* y *L. antillensis* unidas como especies hermanas, morfológicamente son especies muy similares y esto se refleja en el cladograma con un 89% de apoyo *bootstrap* (Fig. 22). Estas especies también podrían ser equivalentes, la primera con distribución en el Pacífico y *L. antillensis* en el Atlántico. Se ha mencionado que en el caso de los taxa del Orden Dendrochirotida algunas especies van perdiendo las espículas conforme avanza la edad, los ejemplares revisados de *L. antillensis* parecen ser ejemplares jóvenes con espículas en todo el tejido externo, sin embargo, *L. hancocki* no presentó rosetas en los tentáculos, debido quizá a que se trataba de ejemplares de mayor edad. Los caracteres compartidos entre estas especies son: presencia de depósitos dorsales en forma de dedal, canastas profundas con abollonaduras en el borde, placas onduladas y torres altas de bases amplias; en el caso de las espículas ventrales, éstas consisten en placas perforadas abollonadas tanto en el margen como en la superficie interna, canastas someras con abollonaduras en el borde, algunas más parecidas a botones y barrotes curvados con algunas placas de soporte en los pies ambulacrales. Un carácter variable entre estas especies es el número de escamas que hay entre la abertura oral y la abertura anal, el número de éstas es mayor en *L. hancocki*.

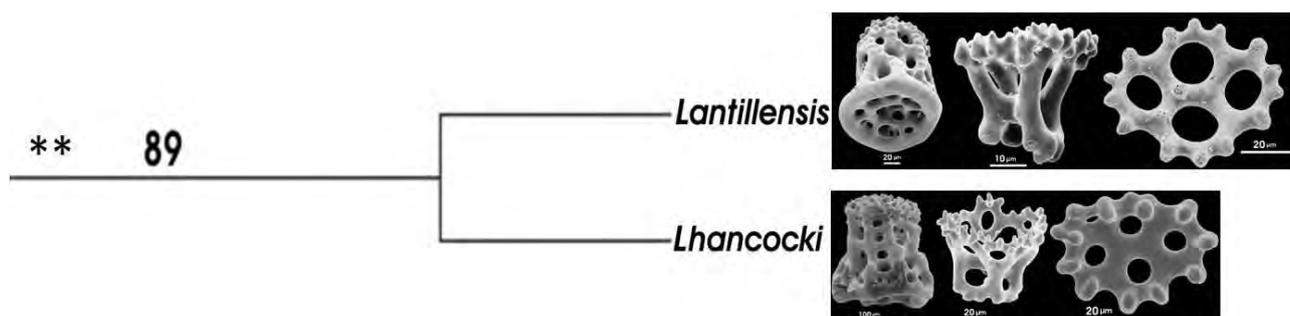


Figura 22. Clado en el que se agrupan las especies *Lissothuria antillensis* y *L. hancocki*, con un apoyo *bootstrap* de 89%.

- Aún cuando las especies del género *Lissothuria* son parafiléticas, dentro del clado monofilético donde se agrupan las especies del género *Psolidium* (Fig. 23), se une la especie *Lissothuria mortenseni*, por esta razón y en el supuesto de que *Psolidium* fuera un grupo diferente, se sugiere la transferencia de la especie *Lissothuria mortenseni* Pawson, 1967 al género *Psolidium*, por lo que es válida como *Psolidium mortenseni* (Pawson). Es importante mencionar que este último género no cuenta con escamas imbricadas perforadas en la parte media del dorso y tampoco con espículas en forma de torre o reloj de arena. En la superficie dorsal de las tres especies agrupadas en el clado, únicamente se encuentran las escamas perforadas (exclusivamente en los ambulacros); dedales y en algunos casos canastas pequeñas.

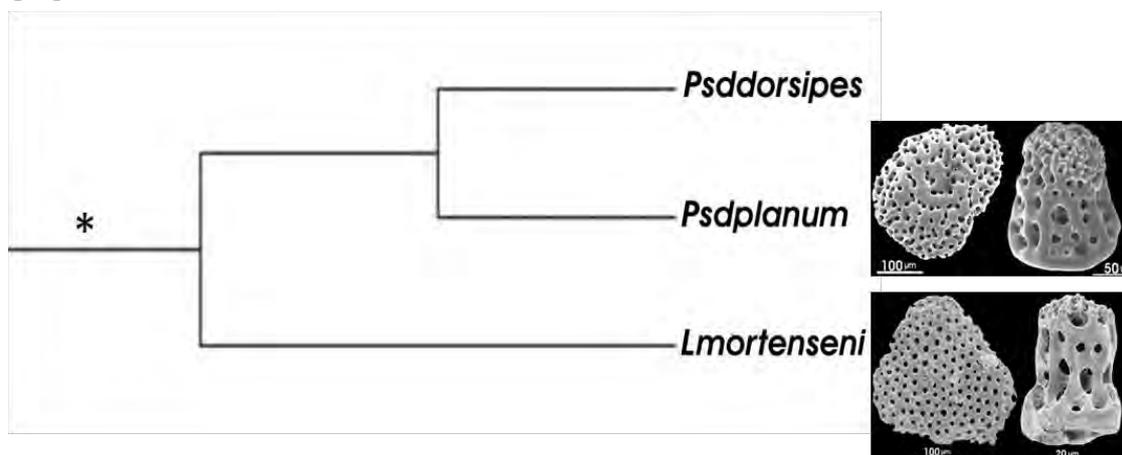


Figura 23. Clado en el que se encuentran agrupadas las especies del género *Psolidium*, se propone la transferencia de *Lissothuria mortenseni* al género *Psolidium*= *Psolidium mortenseni*.

Morfológicamente, *Psolidium* es el género que presenta mayor afinidad con el género *Lissothuria*, el cual es hasta ahora el grupo plesiomórfico, sin embargo, es necesario llevar a cabo un análisis con una mayor cantidad de especies pertenecientes a este género o a toda la Familia Psolidae. La diferencia principal entre ambos géneros es, como se dijo, la ausencia de torres, relojes de arena y escamas imbricadas perforadas en la parte media del dorso de los integrantes del género *Psolidium*. Con este cladograma se validan los nombres de las especies y se sugiere la transferencia de dos especies al género opuesto, es decir, *Lissothuria mortenseni* Pawson, 1867 debe ser transferida al género *Psolidium*, por lo que se valida como *Psolidium mortenseni*, y *Psolidium ekmani* debe ser transferida y válida como *Lissothuria ekmani* (Deichmann, 1941).

Por otro lado, se propone la sinonimia de las especies *Lissothuria deichmannae* Pawson, 1867 y *Lissothuria veleronis* Deichmann, 1941 debido a que son especies idénticas y no presentan diferencias morfológicas, en este caso el nombre válido es *L. veleronis* tomando como sinonimia a *L. deichmannae*.

El género *Lissothuria* está representado hasta ahora por siete especies que se distribuyen en el continente americano, su grupo hermano y al parecer sinónimo es el género *Psolidium*, sin embargo, es necesario llevar a cabo un análisis filogenético tomando en cuenta caracteres moleculares y morfológicos para comprobar de manera más amplia si se trata o no de grupos naturales.

VI.7. Evolución de las espículas

Escamas: Las escamas perforadas (orificios por donde cruzan algunos pies ambulacrales) del género *Lissothuria* se consideran el caracter plesiomórfico, debido a que éstas se distribuyen en toda la superficie dorsal; en el género *Psolidium* se restringen a los dos ambulacros dorsales y finalmente las perforaciones desaparecen en el género *Psolus*.

Las **torres** son un caracter plesiomórfico exclusivo del género *Lissothuria*, el cual se perdió en los géneros *Psolidium* y *Psolus*. En las especies del género *Lissothuria* un caracter plesiomórfico es la presencia de torres de base irregular, y las torres más evolucionadas son las de base regular. Las **canastas dorsales** son un caracter plesiomórfico para el género *Lissothuria*, asimismo, dentro del género es un caracter apomórfico para las especies *L. nutriens*, *L. ekmani*, *L. hancocki* y *L. antillensis* y los **relojes de arena** desaparecen en *L. hancocki* y *L. antillensis*.

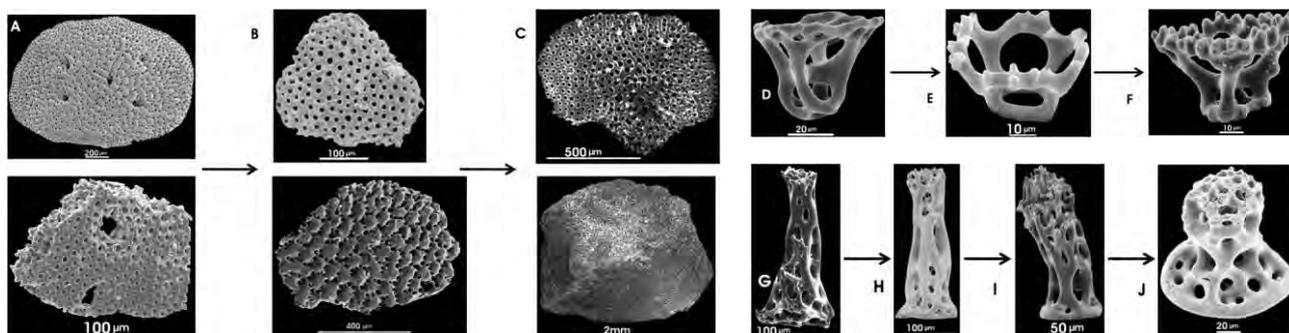


Figura 24. Evolución de las espículas; Escamas imbricadas de los géneros A) *Lissothuria*, B) *Psolidium* y C) *Psolus*; Evolución de las canastas dorsales en el género *Lissothuria* D) *L. braziliensis*, E) *L. nutriens* y F) *L. antillensis*; Evolución de las torres dorsales del género *Lissothuria* G) *L. ornata*, H) *L. braziliensis*, I) *L. nutriens* y J) *L. antillensis*.

A continuación se presenta, en orden filogenético, la sistemática de las especies revisadas en este análisis, cada una de ellas cuenta con el nombre válido, sinonimias, diagnosis, material examinado, museo en el que se encuentra el material tipo, distribuciones geográfica y batimétrica y ecorregiones en las que se encuentran; además se muestran por primera vez las fotografías de los diferentes morfotipos y combinaciones de espículas presentes en cada especie. Asimismo, se elaboró una clave dicotómica (Anexo C) para la identificación de las especies usando los caracteres más sobresalientes y se construyeron mapas de distribuciones con los datos obtenidos en la literatura y bases de datos de las diferentes colecciones científicas.

VI.8. Taxonomía de las especies**Género *Lissothuria* Verrill, 1867*****Lissothuria ornata* Verrill, 1867**

(Láms. 1-2)

Lissothuria ornata Verrill, 1867: 322.*Psolus ornatus*.- Théel, 1886a: 127; Ludwig, 1892: 350.*Thyonepsolus beebi*.- Deichmann, 1938: 172; 1938: 382; 1941: 139.

Diagnosis (modificada de Verrill, 1867): Cuerpo elongado deprimido. Holotipo de 51mm de longitud, 18mm de ancho y 10mm de alto en la parte media del cuerpo. Abertura oral rodeada por una serie de numerosas valvas irregulares pero agudas; el arreglo de las valvas es aparentemente con 5 externas y 5 internas más pequeñas alternadas con las valvas externas. Superficie dorsal cubierta completamente por escamas imbricadas; a través y entre las cuales pasan algunos pies ambulacrales conspicuos. Suela elongada, ovalada, bordeada por 5-6 hileras de pies ambulacrales que forman un margen continuo. Ambulacro medio-ventral con 3-5 hileras de pies ambulacrales. Tentáculos ramificados cortos y gruesos. Escudo anal cónico elevado, abierto posteriormente. La coloración que presenta esta especie cuando está viva es púrpura claro, con un anillo oral y uno anal de color amarillo, los tentáculos son de base púrpura y puntas amarillas. Las espículas de la superficie dorsal son torres altas complejas, con un rango de altura entre 0.25 a 0.40mm, diámetro de la base 0.15 a 0.20mm.

Referencias de identificación: Verrill, 1867: 322; Deichmann, 1938: 172, fig. 3; 1938: 382; 1941: 139, lám. 28, figs. 1-3.

Material examinado: 16 ejemplares: 1 ejemplar, MCZ 1811, (Holotipo de *Thyonepsolus beebi* Deichmann, 1938), Banco Arena, Golfo de California, México (23° 26' N, 109° 24' 30" W); 1 ejemplar, ICML-UNAM 5.91.11, Isla Cocina, Chamela Jalisco, México (19° 32' 4" N, 105° 6' 33" W); 5 ejemplares, ZMUC Tobago Panamá; 1 ejemplar, ZMUC *L. ornata* (como *Psolus ornatus*) Tobago, Panamá; 8 ejemplares, ICML-UNAM 5.61.8 (como *Psolidium dorsipes*) La Mina, Oaxaca, México (15° 44.433'N, 96° 28.595'W).

Material tipo: Holotipo, YPM 5327.

Localidad tipo: Isla Perla, Panamá (Verrill, 1867).

Distribución geográfica: Banco Arena, Baja California Sur, Méx.; Bahía Thurloe, Costa Oeste de Baja California, Méx.; Bahía de Zihuatanejo, Guerrero, Méx.; Bahía Santiago, Manzanillo, Colima, Méx.; Isla Cocina, Chamela, Jalisco, Méx.; Bahía Tangolunda, Huatulco, Oaxaca, Méx.; Isla Perla, Golfo de Panamá; Taboga, Panamá; Isla Jasper, Golfo de Nicoya, Costa Rica (Anexo B, mapa 1).

Ecorregiones a las que pertenece: Ensenada California Sur; Cortesiana; Pacífico Tropical Mexicano; Chiapas-Nicaragua; Nicoya e Isla Cocos.

Distribución batimétrica: 0-36m (Pawson, 1967).

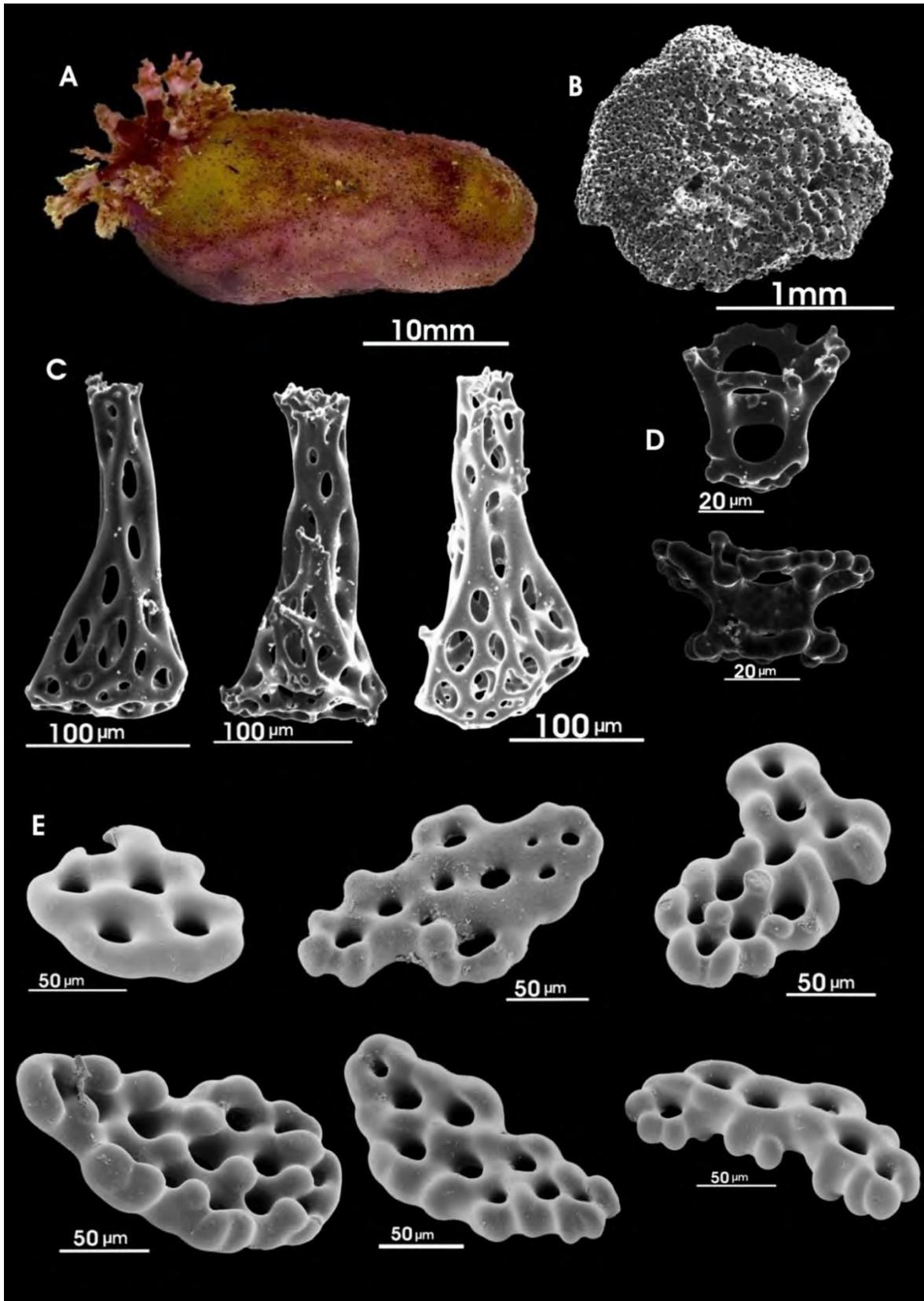


Lámina 1. *Lissothuria ornata* Verrill, 1867 y morfotipos de espículas dorsales; A) Ejemplar fotografiado en vivo, recolectado en las costas de Oaxaca, Méx.; B) Escama perforada de la superficie dorsal; C) Torres altas irregulares de la superficie dorsal; D) Canasta profunda que al parecer representa un reloj de arena en desarrollo, y reloj de arena bajo con bordes abollonados; E) Placas abollonadas de la superficie dorsal, algunas de ellas sólo presentan abollonaduras en el borde y otras también en la superficie interna (Foto del ejemplar: M. Valdés DeAnda. Fotos de espículas: C. Ahearn; M.B. Mendoza-Garfías).

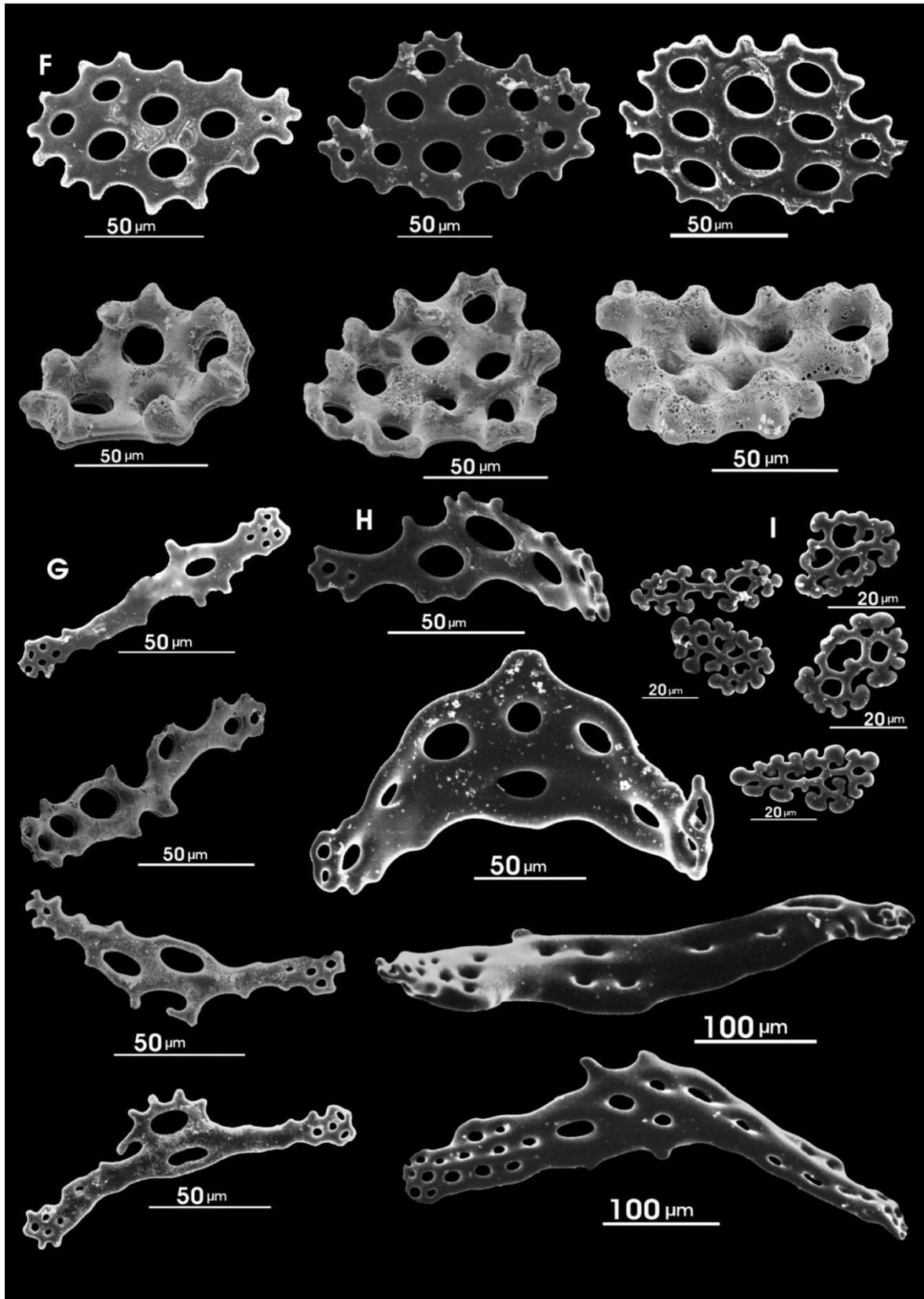


Lámina 2. Morfotipos de espículas ventrales y tentaculares de *Lissothuria ornata* Verrill, 1867; F) Placas perforadas con bordes abollonadas; G) Barrotes curvados ramificados y placas de soporte de los pies ambulacrales; H) Barrote, placa y barras alargadas de los tentáculos; I) Rosetas bien desarrolladas de las ramas de los tentáculos (Fotos: C. Ahearn; M.B. Mendoza-Garfias).

***Lissothuria braziliensis* (Théel, 1886)**

(Fig. 25; Láms. 3-4)

Psolus braziliensis Théel, 1886b : 15.*Thyonepsolus braziliensis*.- Deichmann, 1930: 192; Clark H.L., 1933: 117; Deichmann, 1954: 401.*Lissothuria braziliensis*.- Pawson, 1967: 8-10; Tommasi, 1969; Martínez, 1987: 165-172.

Diagnosis (modificada de Théel, 1886): Longitud total del cuerpo, 32mm, los organismos más pequeños miden 14mm de longitud, superficie dorsal cubierta por escamas grandes y gruesas que le confieren a la testa una gran firmeza; suela de 10-20mm de longitud. Tentáculos retraídos, densamente ramificados. Boca anterodorsal y ano posterodorsal. Abertura oral rodeada por numerosas valvas puntiagudas y angostas (3mm de longitud), abertura anal protegida por valvas similares a las de la boca, pero de menor tamaño, algunas a modo de pequeños dientes, alternándose entre las valvas más grandes. De 8 a 10 escamas entre las aperturas oral y anal. La suela es ovalada, ligeramente rectangular y cuenta con 3-4 bandas de pies ambulacrales en el margen y sólo 2 en el ambulacro medio-ventral. Superficie dorsal suave, cubierta por placas poco imbricadas, es decir, presentan poca superposición. Además de las escamas, la superficie dorsal cuenta con espículas en forma de torre con pequeñas espinas en la cúspide. Anillo calcáreo bajo, placas radiales e interradales casi del mismo tamaño; las placas radiales cuentan con una pequeña muesca en la parte central de la base; placas interradales de base ligeramente cóncava y sin muesca, las medidas de las placas radiales son, 0.7mm de ancho y 1mm de altura, las placas interradales miden 0.9mm de ancho y 1mm de altura. Gónadas bien desarrolladas ocupando más de la mitad de la cavidad celómica. No se lograron contar madreporitas ni canales pétreos. Las espículas de la suela son placas aplanadas con bordes dentados irregularmente, con proyecciones ligeramente levantadas, las cuales dan la apariencia de abollonaduras. Tentáculos con rosetas no complejas y placas de dos tipos, unas grandes (0.47mm), alargadas y planas, con perforaciones en toda la superficie y otras más pequeñas (0.16mm), irregulares con algunas perforaciones en el centro y en los extremos, además de barrotes. Pies ambulacrales ventrales con placa terminal bien desarrollada y barras de soporte elongadas, aunque generalmente son curvadas, que en promedio miden 0.18mm.

Referencias de identificación: Théel, 1886: 15, fig. 7; Deichmann, 1930: 192-193, lám. 21 fig. 1-6; Pawson, 1967: 8-10, figs. 2E; Martínez, 1987: 165-172.

Material examinado: 5 ejemplares: MCZ 348 (Sintipos) 2 ejemplares, Porto Seguro, Brasil (16° 27' 03" S, 39° 03' 52.57" O); ZMUC, 2 ejemplares (juveniles), Isla Tobago, Panamá; 1 ejemplar USNM-16531, Banco Serranilla, Colombia, Atlántico Norte (15° 51' W, 079° 46' N).

Material tipo: Sintipos, MCZ 348.

Localidad tipo: Porto Seguro, Brasil (Théel, 1886).

Distribución geográfica: Banco Serrana, Colombia; Sucre, Venezuela, Atlántico Norte; Isla Tobago, Panamá y Porto Seguro, Brasil. De acuerdo con Tommasi (1969), esta especie se distribuye de las Antillas a Brasil (Anexo B, mapa 2).

Ecorregiones a las que pertenece: Caribeña del Suroeste; Caribeña del Sur y Brasil Este.

Distribución batimétrica: 0-10m.

Comentarios: Deichmann (1930), menciona que esta especie también se distribuye en las aguas someras de Bahía Buccoo, Tobago, es decir, al oeste de las Antillas. En el trabajo de Tommasi (1969) sobre los holoturoideos de Brasil, esta es la única especie del género *Lissothuria* presente en esa región, y determina que es una especie litoral. Esta especie presenta una gran similitud morfológica (incluyendo la forma de las espículas) con *L. ornata*.

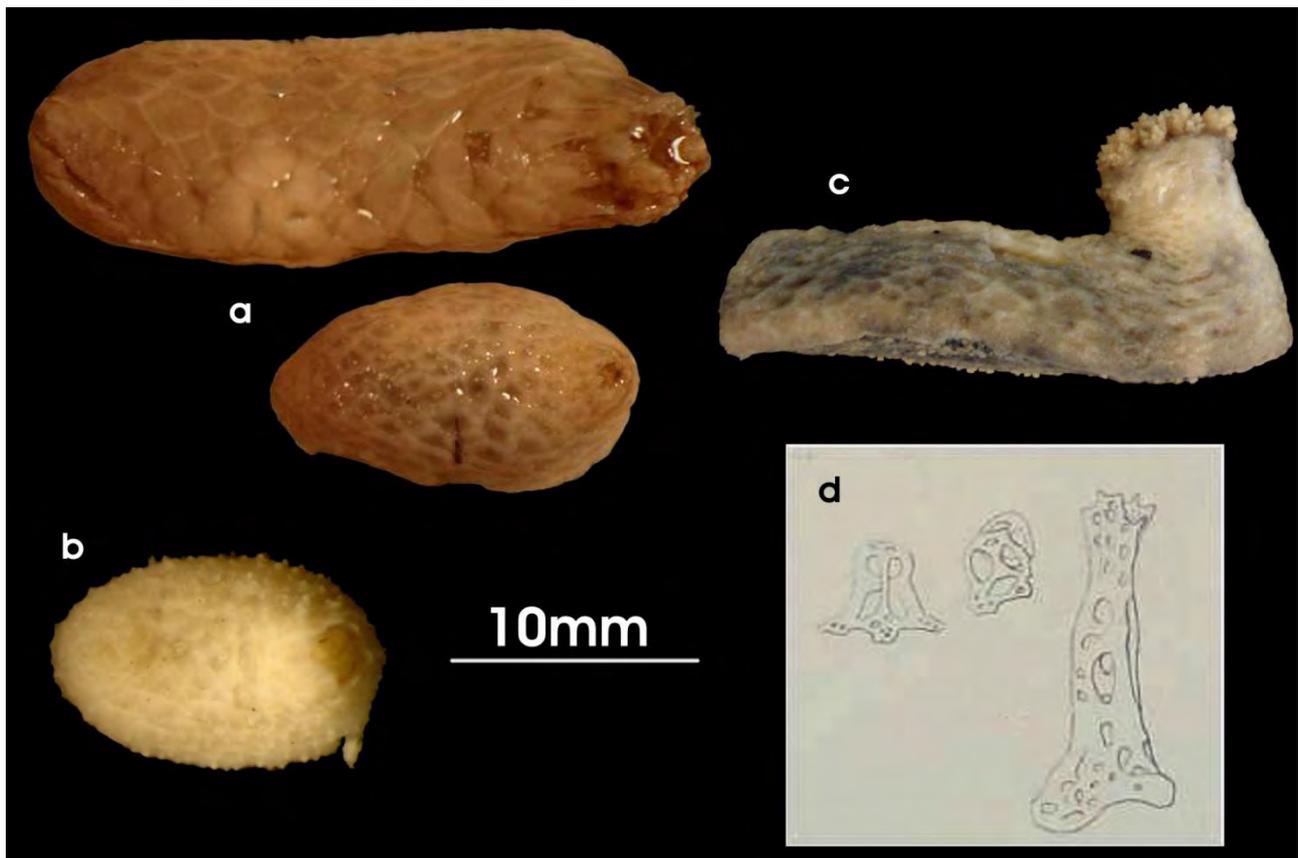


Figura 25. Ejemplares de *Lissothuria braziliensis* (Théel, 1886): a) Sintipos (MCZ 348), recolectados en Porto seguro, Brasil; b) ejemplar juvenil recolectado en Tobago, Panamá (ZMUC); c) Ejemplar de Banco Serranilla, Colombia (USNM 16531); d) ilustración de las espículas de *L. braziliensis*, tomada de Théel, 1886 (Foto de ejemplares: J.A. Arriaga-Ochoa).

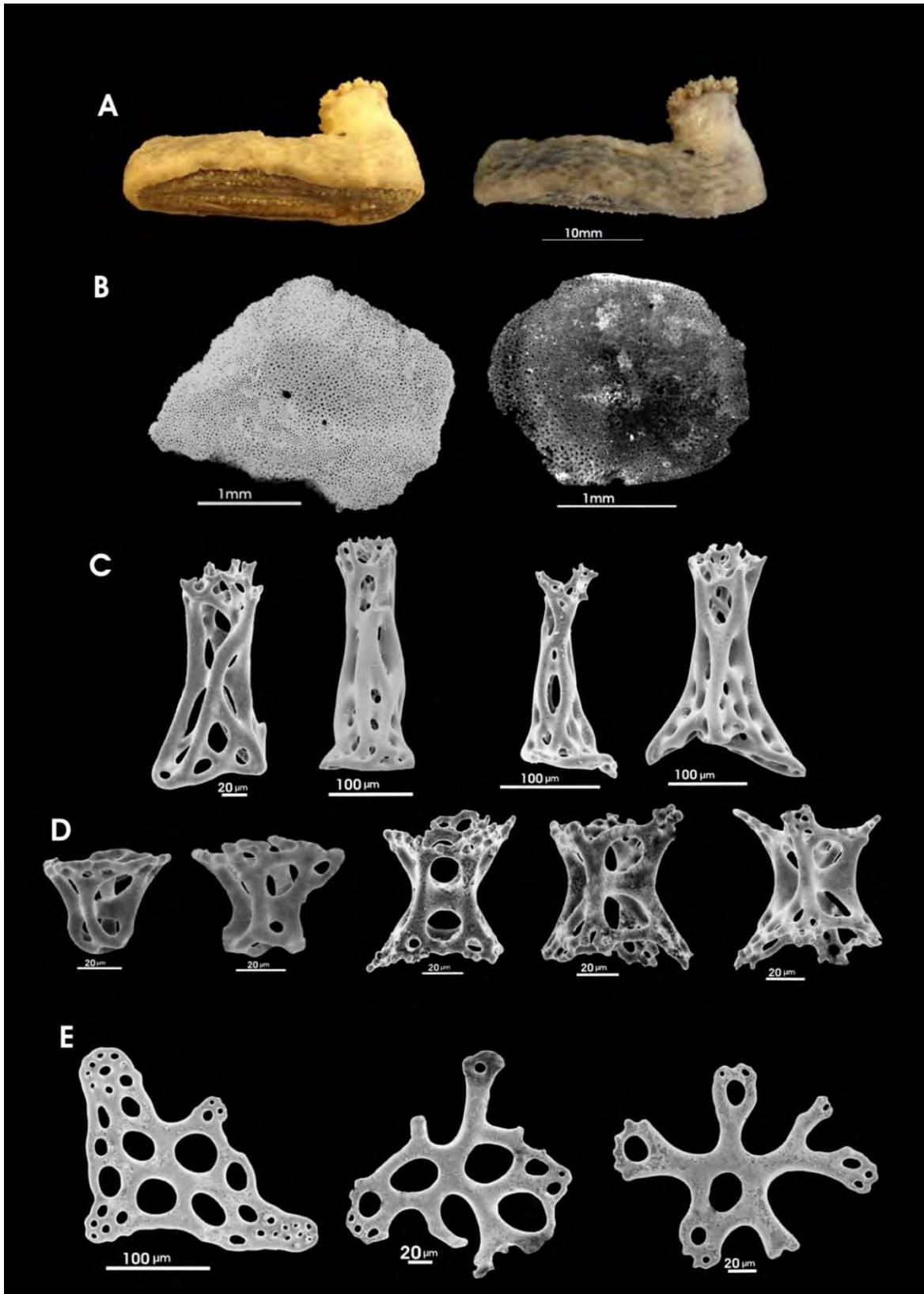


Lámina 3. *Lissothuria braziliensis* (Théel, 1886) y morfotipos de espículas dorsales: A) Ejemplar de Banco Serranilla Colombia (USNM 16531); B) Escamas mostrando las perforaciones por donde cruzan los pies ambulacrales; C) Torres altas y delgadas; D) Morfotipos mostrando el desarrollo de los relojes de arena; E) Placas perforadas irregulares de los pies ambulacrales ventrales (Foto del ejemplar preservado: J.A. Arriaga. Fotos de espículas: M.B. Mendoza-Garfias; J.A. Arriaga-Ochoa).

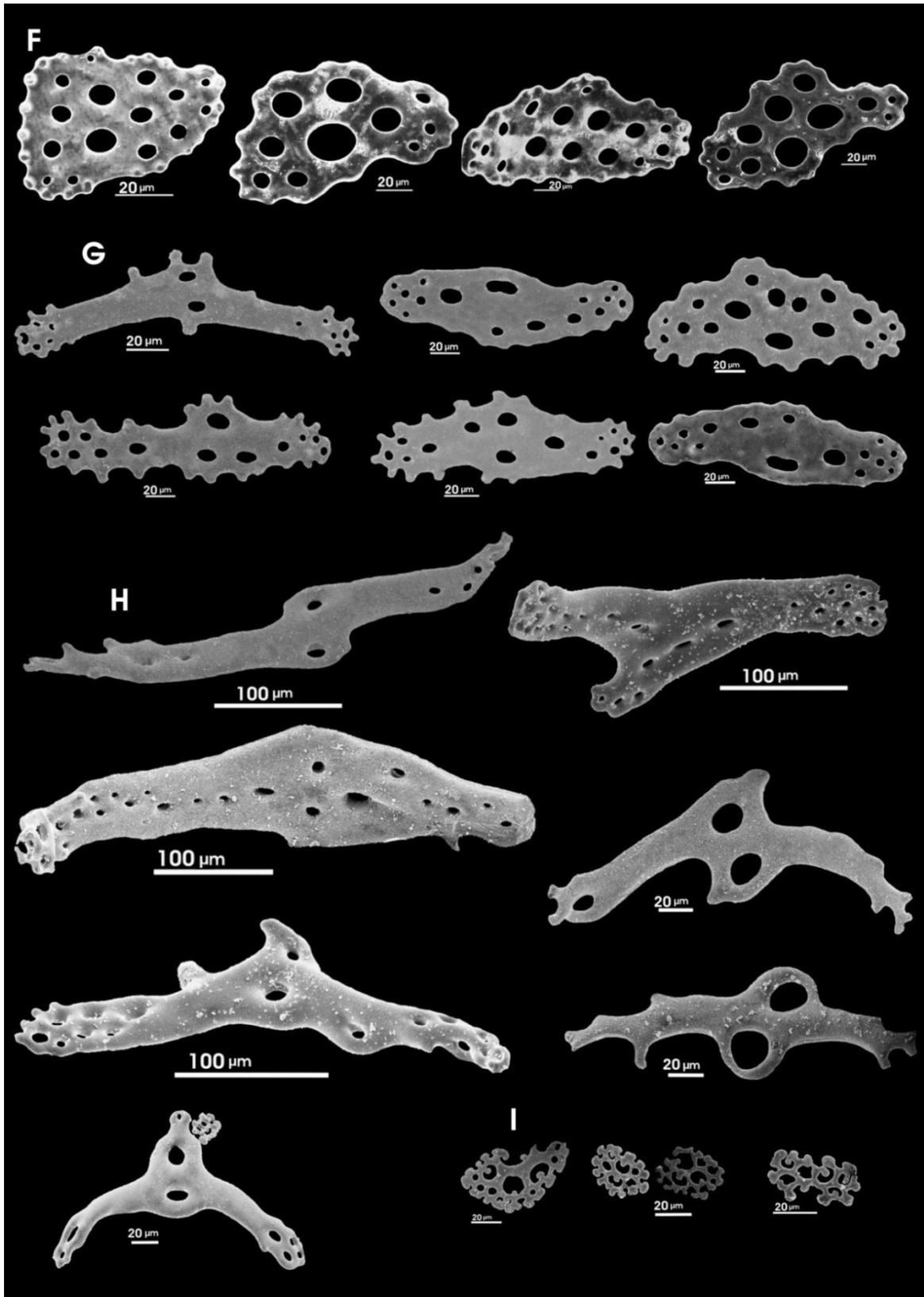


Lámina 4. Morfotipos de espículas ventrales y tentaculares de *Lissothuria braziliensis* Théel, 1886: F) Placas de la suela con bordes abollonados; G) Barras y barrotes de los pies ambulacrales; H) Barras, Placas y Barras de soporte de la pared de los tentáculos; I) Espículas bien desarrolladas de las ramas de los tentáculos (Fotos de espículas: J.A. Arriaga-Ochoa; M.B. Mendoza-Garfías).

***Lissothuria veleronis* (Deichmann, 1941)**

(Láms. 5-8)

Thyonepsolus veleronis Deichmann, 1941: 140.

Lissothuria deichmannae.- Pawson, 1967: 14-15 **nueva sinonimia.**

Lissothuria veleronis.- Pawson, 1967: 16.

Diagnosis (modificada de Deichmann, 1941): Organismos de tamaño pequeño (los ejemplares tipo con menos de 20mm de longitud); suela bien definida con una banda doble de pies ambulacrales en el margen y una banda de pies ambulacrales dispersos en el ambulacro medio-ventral. Superficie dorsal con escamas imbricadas comparativamente grandes y pies ambulacrales relativamente numerosos. Escamas dorsales cubiertas por una capa de tegumento con espículas bien desarrolladas. Las espículas de la suela consisten en placas abollonadas. Superficie dorsal con espículas en forma de reloj de arena, también se presentan canastas. Pies ambulacrales dorsales aparentemente sin placa terminal, las paredes de los pies están compuestas por placas curvadas ligeramente cuadrangulares de estructura típica. Tentáculos con placas fuertes y barras con pequeños orificios; ramificaciones con delicados barrotes o placas, aparentemente no hay rosetas.

Referencias de identificación: Deichmann, 1941: 140, lám. 26, figs. 8-9; Pawson, 1967: 16.

Material examinado: 2 ejemplares: 1 ejemplar, AHF 36 o AHF 325.2 (Holotipo), Cueva Tagus, Isla Albemarle, Galápagos, Ecuador; 1 ejemplar, AHF 325.1 Cueva Smuggler's, Isla Santa Cruz, Santa Bárbara, California, E.U.A.

Material tipo: Holotipo, AHF 36.

Localidad tipo: Cueva Tagus, (Isla Albemarle I) Isla Isabela, Galápagos, Ecuador (Deichmann, 1941).

Distribución geográfica: Localidad tipo (Deichmann, 1941) (Anexo B, mapas 3-4).

Ecorregiones a las que pertenece: Ensenada California Sur e Islas Galápagos Oeste.

Distribución batimétrica: 38m.

Comentarios: Pawson (1967), describe a *Lissothuria deichmannae* con la particularidad de que ésta presenta grandes placas fuertemente abollonadas y de gran tamaño en la superficie ventral. Sin embargo, estas placas también se presentan en *L. veleronis* descrita por Deichmann, en 1941; se propone sinonimizar a *L. deichmannae* con *L. veleronis*, tomando a ésta como la especie válida.

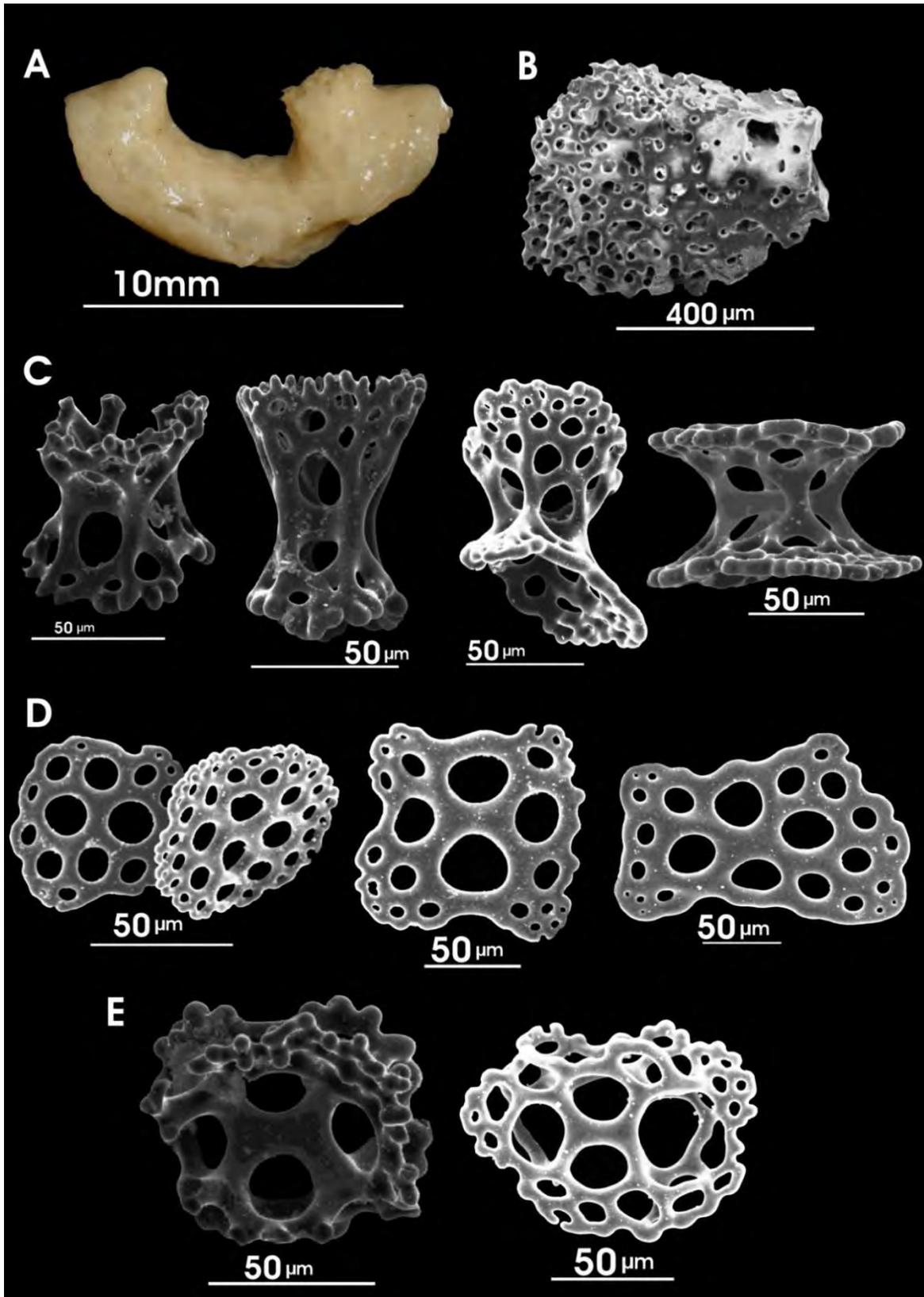


Lámina 5. *Lissothuria veleronis* (Deichmann, 1941) y morfotipos de espículas dorsales: A) Holotipo de la Cueva Tagus en las Islas Galápagos (ejemplar preservado); B) Escama dorsal perforada con un solo orificio por donde cruza un pie ambulacral; C) Relojes de arena de forma más o menos cilíndrica y abollonaduras en el borde; D) Placas perforadas de los pies ambulacrales dorsales, al parecer son placas terminales; E) Canastas irregulares o relojes de arena en proceso con ligeras abollonaduras marginales (Foto del Holotipo: J.A. Arriaga-Ochoa. Fotos de espículas: J.A. Arriaga-Ochoa; M.B. Mendoza-Garfias).

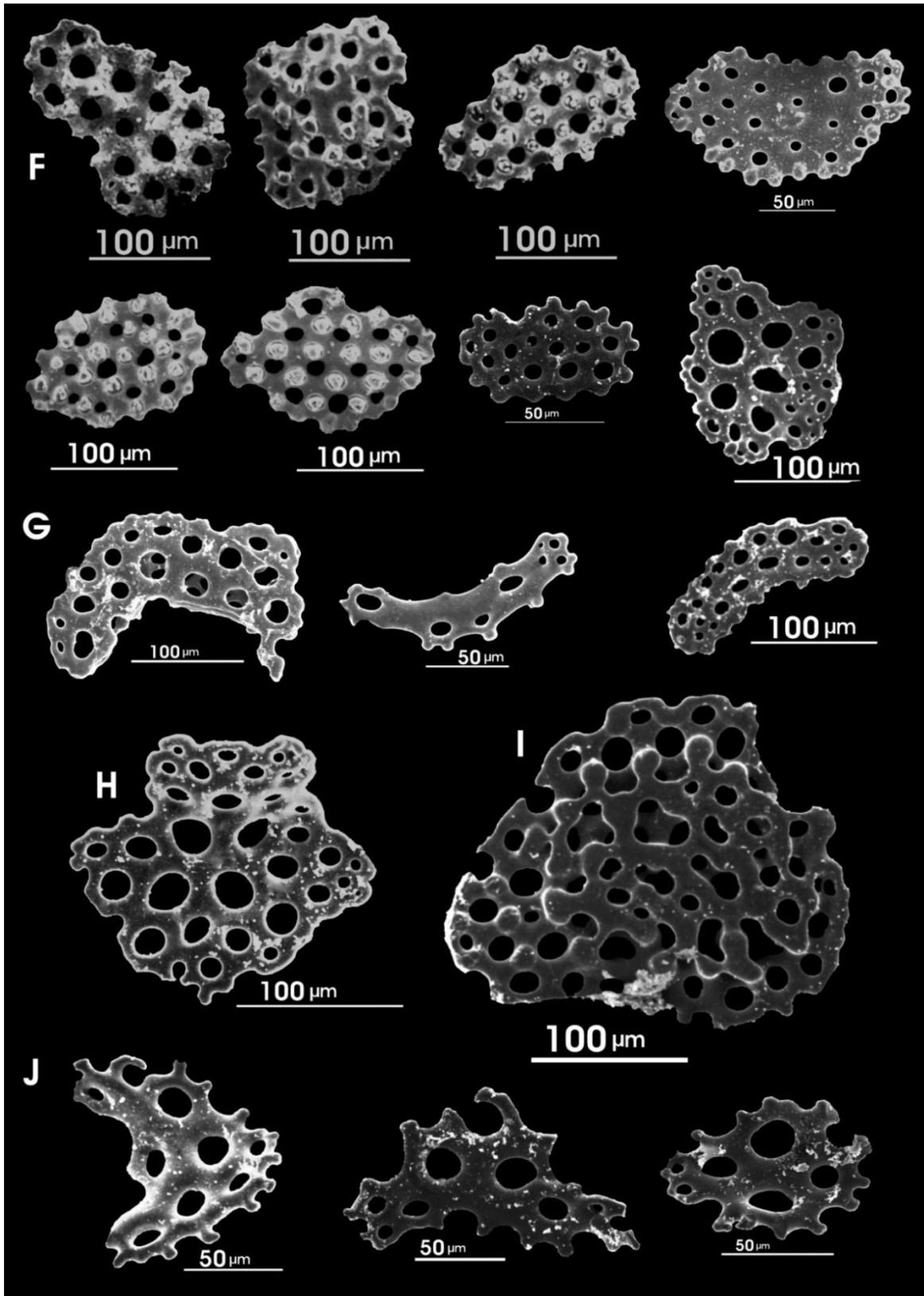
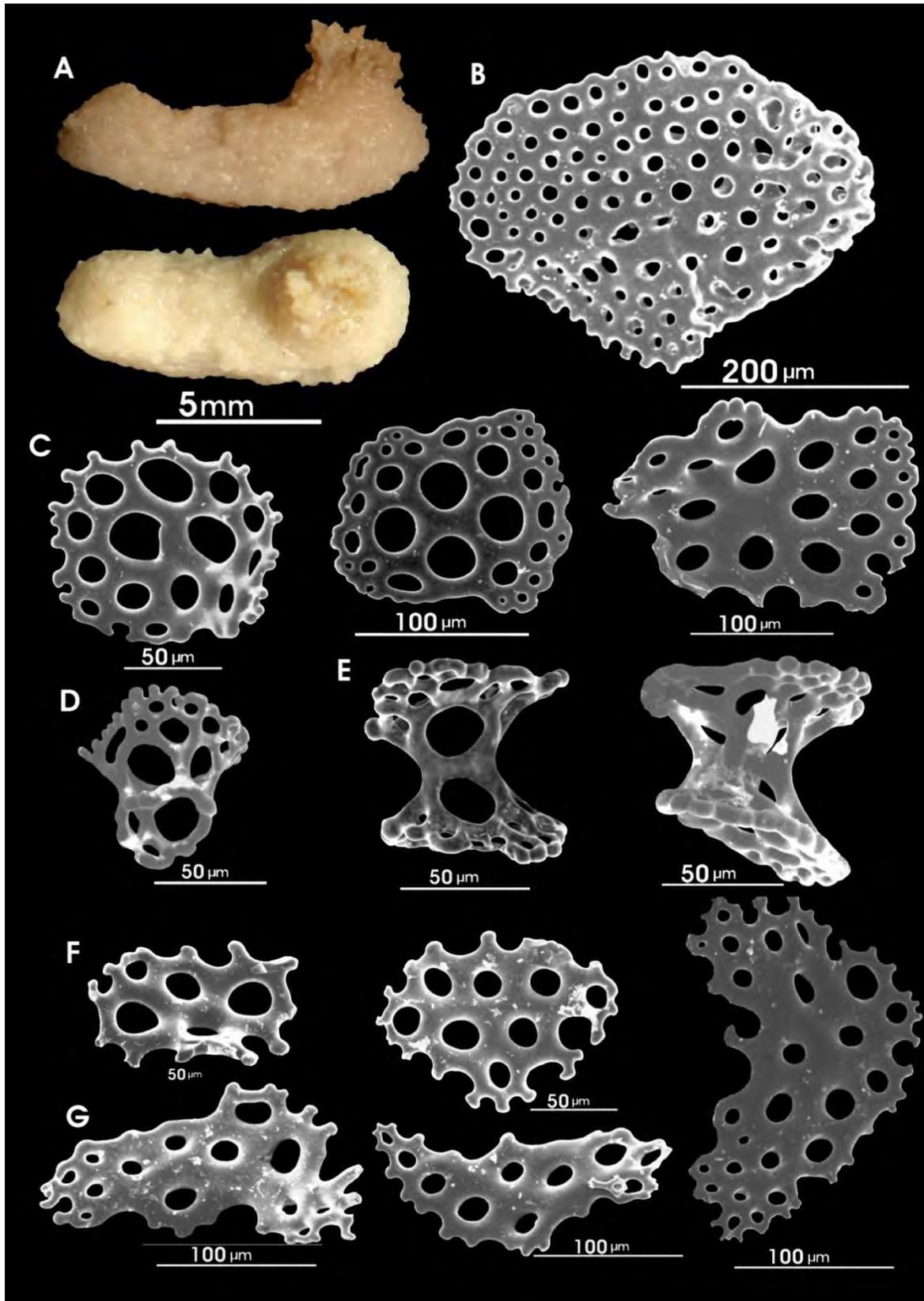


Lámina 6. Morfotipos de espículas ventrales y tentaculares de *Lissothuria veleronis* (Deichmann, 1941): F) Placas ventrales, irregulares y abollonadas; G) Barros y placas curvadas de los pies ambulacrales; H) Placa ventral irregular lisa de gran tamaño; I) Placa fuertemente abollonada de gran tamaño y característica de esta especie; J) Placas irregulares de los tentáculos con pequeñas ramificaciones (Fotos de espículas: M.B. Mendoza-Garfias; J.A. Arriaga-Ochoa).



Lamina 7. *Lissothuria veleronis* (Deichmann, 1941) non *Lissothuria deichmannae*; morfotipos de espículas dorsales y tentaculares: A) Holotipo de *Lissothuria deichmannae* (ahora sinonimia de *L. veleronis*) (ejemplar preservado); B) Escama dorsal perforada; C) Placas perforadas de los pies ambulacrales dorsales; D) Canasta dorsal o reloj de arena en proceso; E) Relojes de arena; F) Placas pequeñas y placa de gran tamaño de los tentáculos; G) Barrotes curvados irregulares de los tentáculos (Foto del ejemplar: J.A. Arriaga-Ochoa. Fotos de espículas: J.A. Arriaga-Ochoa; M.B. Mendoza-Garfías).

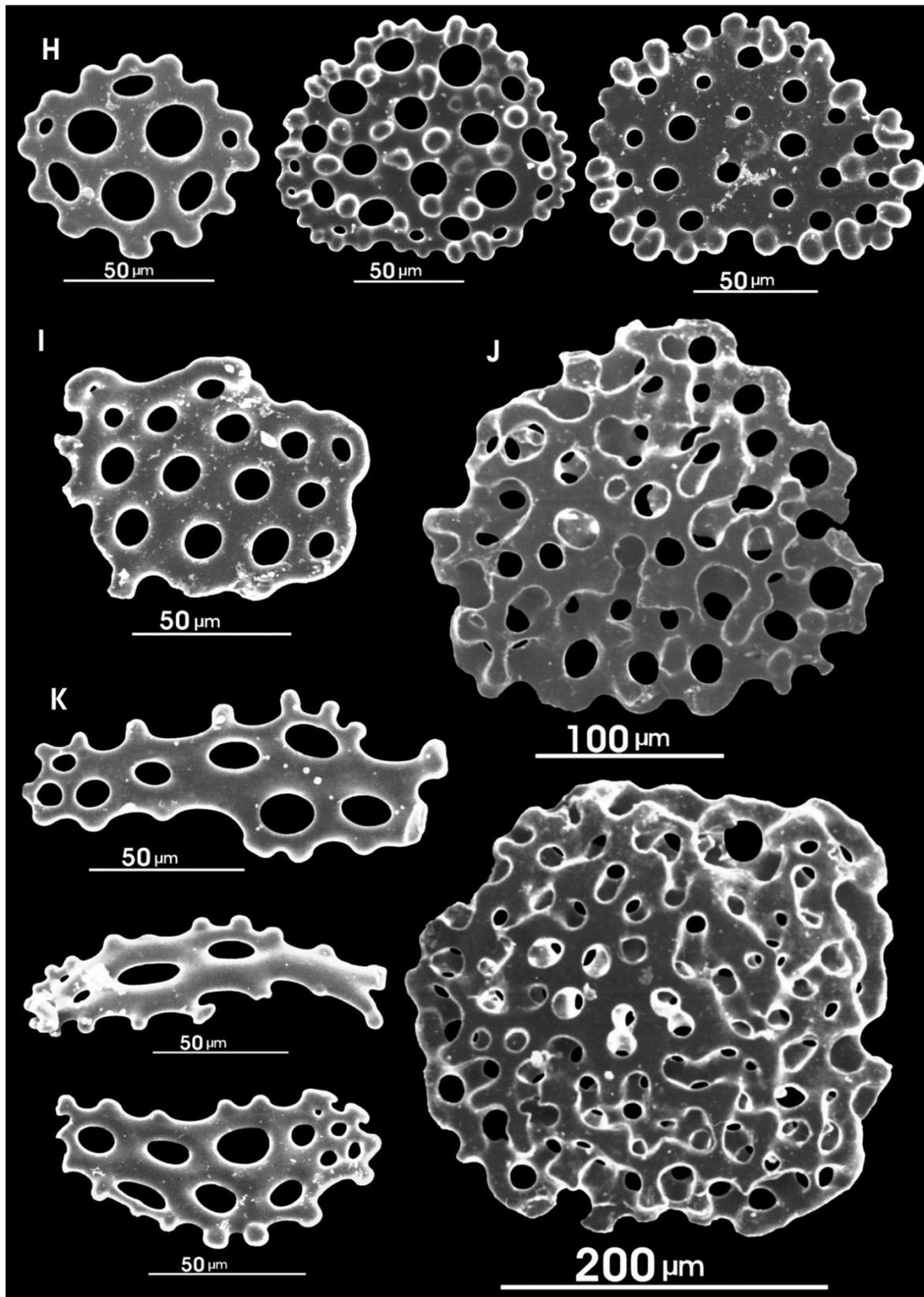


Lámina 8. Morfotipos de espículas ventrales de *Lissothuria veleronis* (Deichmann, 1941), *nono* *Lissothuria deichmannae*: H) Placas ventrales abollonadas; I) Placa ventral irregular; J) Placas fuertemente abollonadas y de gran tamaño, características de la especie; K) Barrotes curvados de los pies ambulacrales ventrales (Fotos de espículas: M.B. Mendoza-Garfias; J.A. Arriaga-Ochoa).

***Lissothuria nutriens* (Clark, H. L., 1901)**

(Láms. 9-10)

Thyonepsolus nutriens Clark H.L., 1901: 169; 1901a: 491; Deichmann, 1930: 193; 1937: 174; 1941: 138.

Lissothuria nutriens.- Pawson, 1967: 6-8.

Diagnosis (tomada de H.L. Clark, 1901): Organismos pequeños (longitud de la suela de 15 a 20mm, 8mm de ancho y 5mm de alto). Cuando están vivos son de color rojo; suela bien diferenciada con numerosos pies ambulacrales dispuestos en 3 bandas. Pies ambulacrales numerosos y distribuidos sobre toda la superficie dorsal. Los pies ambulacrales están dispuestos en tres bandas longitudinales (ambulacros), los ambulacros marginales presentan de 4 a 5 hileras de pies ambulacrales, el ambulacro medio-ventral sólo 2. Anillo calcáreo moderado, sin prolongaciones posteriores, placas radiales e interradales casi del mismo tamaño y con una muesca bien definida en la parte anterior, parte posterior casi plana. Gónadas y árboles respiratorios bien desarrollados, ocupando más de la mitad de la cavidad celómica. Una sola vesícula de Poli de forma esférica. Un canal pétreo corto, con una madreporita. Ano rodeado por pequeñas placas calcáreas (valvas) alargadas. Espículas de la pared del cuerpo muy numerosas. La piel ventral está constituida por pequeñas placas perforadas. En la superficie dorsal se pueden encontrar tres capas diferentes de espículas: Una capa interna que está compuesta por las escamas que conforman la testa, éstas son de gran tamaño, elipsoidales, abollonadas o lisas y más o menos aplanadas, las escamas presentan orificios por donde cruzan algunos pies ambulacrales. Una capa media de placas irregulares grandes y pequeñas con muchos orificios pequeños, que se hacen grandes cerca del centro y una última capa de pequeñas canastas reticuladas con el margen más o menos amplio. Los pies ambulacrales están provistos de placas curvadas perforadas parecidas a las de la pared del cuerpo, pero con barras de soporte. De acuerdo con Clark (1901) una de las características más sobresalientes de esta especie es la manera en que se lleva a cabo el cuidado parental. Uno de los ejemplares analizados por él, llevaba 4 individuos juveniles incrustados la superficie dorsal, según sus notas, estos organismos fueron los más jóvenes.

Referencias de identificación: Clark, H.L. (1901); Deichmann, 1941: 138-139, lám. 26, figs. 1-5; Pawson, 1967: 6-7.

Material examinado: 16 ejemplares: ZMUC 2 ejemplares (Pacific Grove, California, 1907?); ZMUC, 8 ejemplares (Pacific Grove, California, 1924); USNM 22458 2 ejemplares (Bahía Monterey, Pacific Grove, California, Estados Unidos, Pacífico Norte); USNM E16896 4 ejemplares (Bahía Monterey, Pacific Grove, California Estados Unidos, Pacífico Norte).

Material tipo: MCZ (sin número de catálogo).

Localidad tipo: Pozas de marea, Pacific Grove, California; Bahía Monterey, California, E.U.A.

Distribución geográfica: Hacia el sur de Isla Santa Cruz, Santa Bárbara, California (Anexo B, mapa 5).

Ecorregiones a las que pertenece: California Norte y Ensenada California Sur.

Distribución batimétrica: Sin información sobre distribución batimétrica.

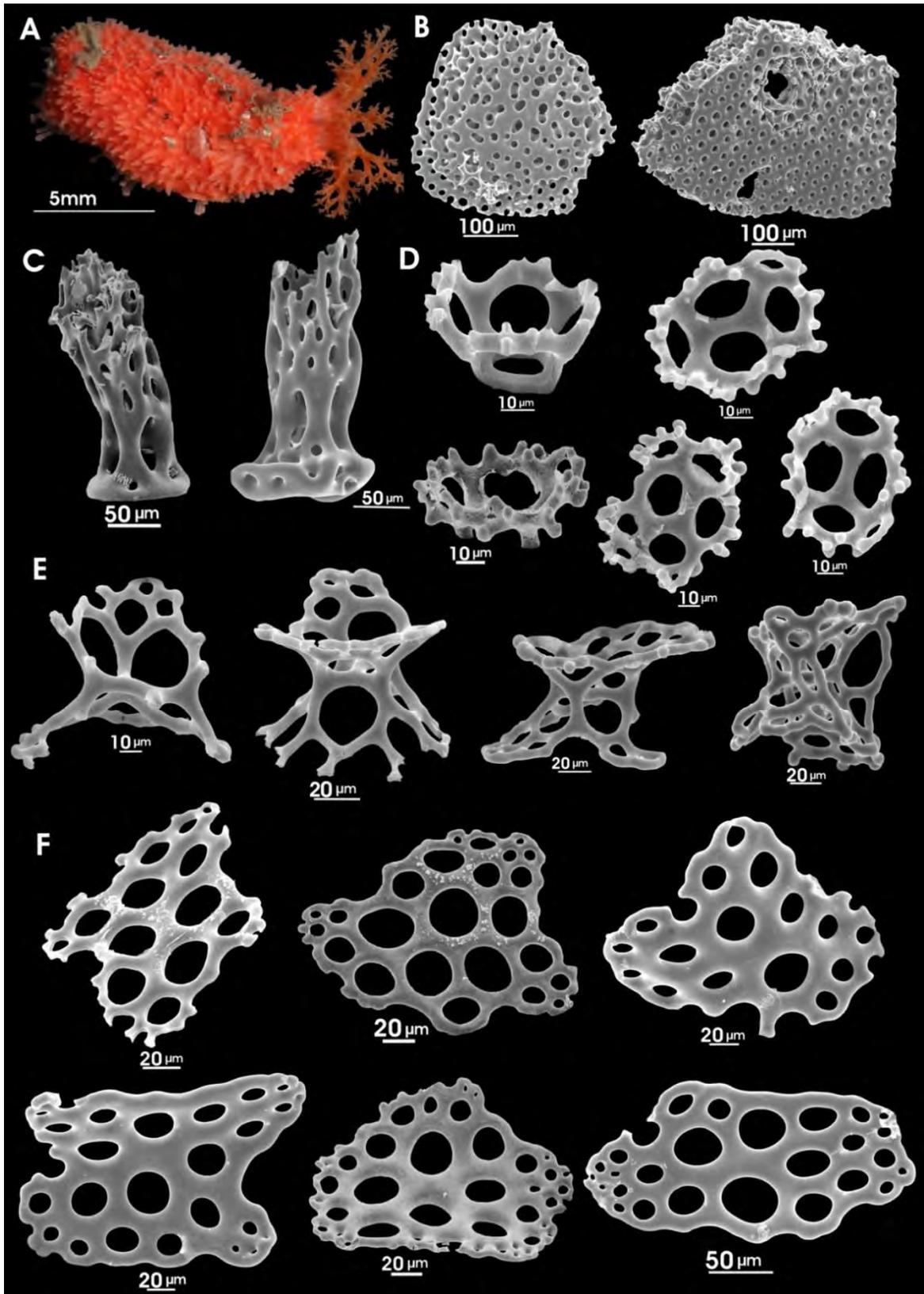


Lámina 9. *Lissothuria nutriens* (Clark H.L., 1901) y morfotipos de espículas dorsales: A) Ejemplar fotografiado en vivo; b) Escamas dorsales, la primera del margen de la testa y la segunda de la parte media del dorso, ésta presenta dos perforaciones por donde cruzan los pies ambulacrales; C) Torres altas de base amplia y con ramificaciones en la cúspide; D) Canastas con abollonaduras en el borde; E) Relojes de arena compuestos por estructuras delicadas, algunos de ellos en proceso; F) Placas irregularmente onduladas con grandes perforaciones en el centro (Foto del ejemplar: © 2009, Ron Wolf. Fotos de las espículas: Y. Hornelas-Orozco; J.A. Arriaga-Ochoa).

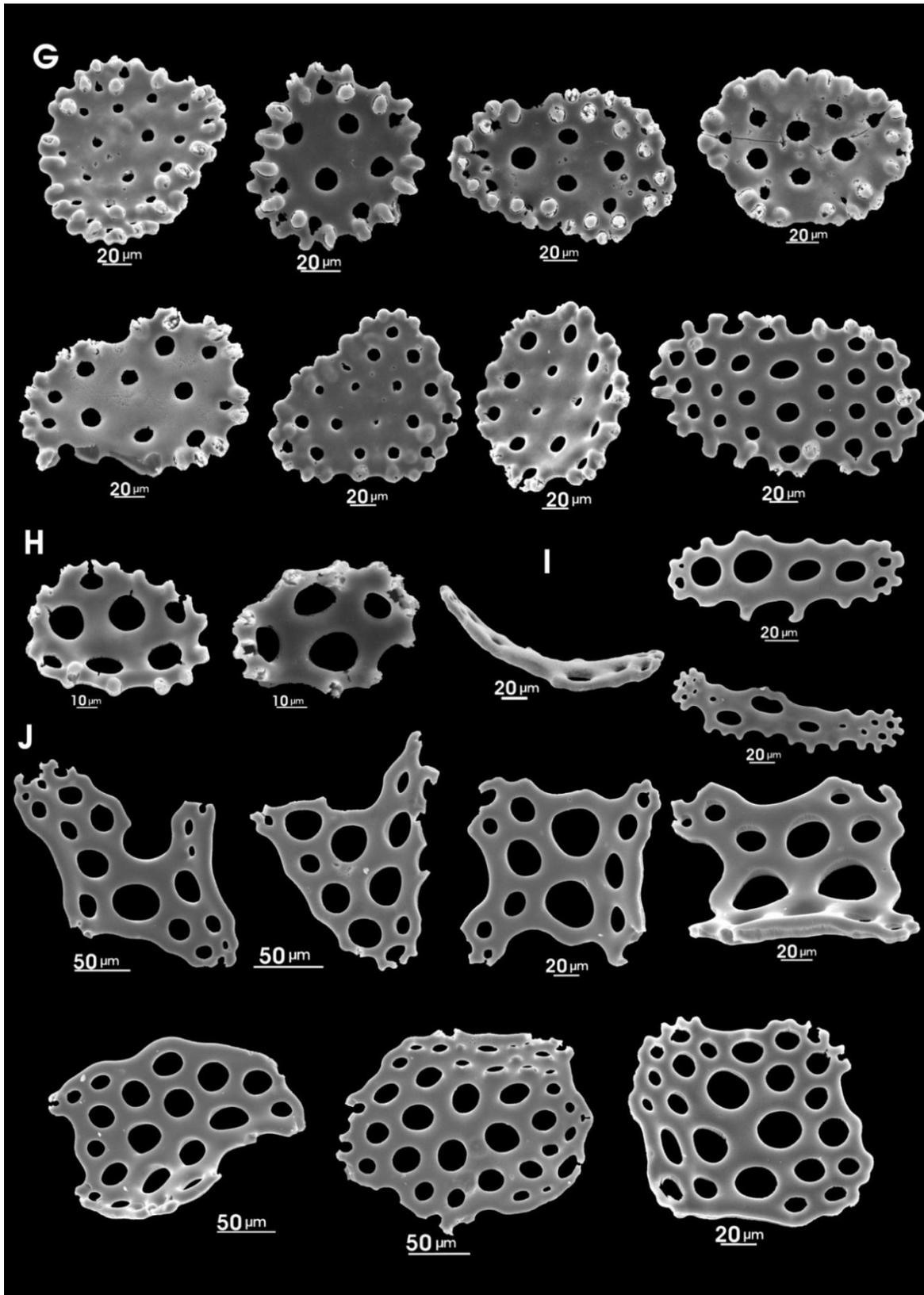


Lámina 10. Morfotipos de espículas ventrales y tentaculares de *Lissothuria nutriens* (Clark H.L., 1901): G) Placas ventrales perforadas y abollonadas, algunas presentan abollonaduras sólo en el margen, otras las pueden tener también en la superficie interna; H) Canastas ventrales someras generalmente con cuatro orificios centrales; I) Barrotes curvados y ligeramente ramificados de los pies ambulacrales; J) Placas irregulares ligeramente cuadrangulares de los tentáculos, estos depósitos presentan grandes perforaciones centrales (Fotos de espículas: Y. Hornelas-Orozco; J.A. Arriaga-Ochoa).

***Lissothuria ekmani* (Deichmann, 1941) (n. comb.)**

(Láms. 11-12)

Psolidium ekmani Deichmann, 1941 **nueva sinonimia.**

Diagnosis (modificada de Deichmann, 1941): Organismos de tallas pequeñas, la suela alcanza una longitud de 10mm. Aberturas oral y anal, protegidas por indistintas valvas, algunas pueden parecer dientes radiales que se distribuyen al interior de las valvas orales. Cinco escamas entre la base de las valvas orales y la base de las valvas anales. Escamas esculpidas con proyecciones en forma de perla que se encuentran fuertemente adheridas; pocos pies ambulacrales dorsales. Suela con dos hileras de pies ambulacrales marginales y una hilera irregular de pies ambulacrales en el ambulacro medio ventral. Las espículas dorsales consisten, además de las escamas que en este caso poseen hasta cinco orificios y un diámetro de hasta 2mm, en torres altas de cúspide ligeramente dentada y base regular redondeada, éstas son características del género, además las escamas marginales son pequeñas y fuertemente abollonadas en el centro, aparentemente en dos capas. Los depósitos ventrales por su parte, se componen de botones abollonados de cuatro orificios y placas perforadas abollonadas en el margen y con un gran número de abollonaduras en la superficie interna. Los pies ambulacrales cuentan con barrotes curvados de hasta 150µm. Los tentáculos ostentan placas irregulares de gran tamaño (200µm) y barras lisas alargadas de hasta 300µm.

Referencias de identificación: Deichmann, 1941: 145, lám. 30, fig. 6.

Material tipo: Holotipo, AHF39.

Localidad tipo: Isla La Plata, Ecuador (Deichmann, 1941).

Distribución geográfica: Isla La Plata, Ecuador; Bahía Honda, Panamá (Deichmann, 1941) (Anexo B, mapa 6).

Ecorregión en la que se encuentra: Nicoya y Guayaquil.

Distribución batimétrica: 12-18m (Deichmann, 1941).

Comentarios: Se transfiere esta especie al género *Lissothuria* (antes *Psolidium*); Deichmann menciona que no se encontraron otras formas de espículas en la superficie dorsal, además de las escamas, sin embargo, en este estudio se encontraron torres altas y perforaciones en las escamas centro-dorsales, lo que sustenta la transferencia del género y la nueva sinonimia. Además, Deichmann sólo ilustra uno de los morfotipos de espículas presentes en la suela.

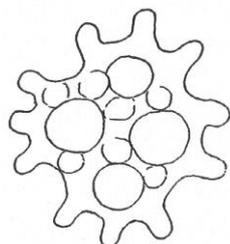


Figura 26. Morfotipo de un botón abollonado presente en la suela de *Lissothuria ekmani* (Tomado de: Deichmann, 1941).

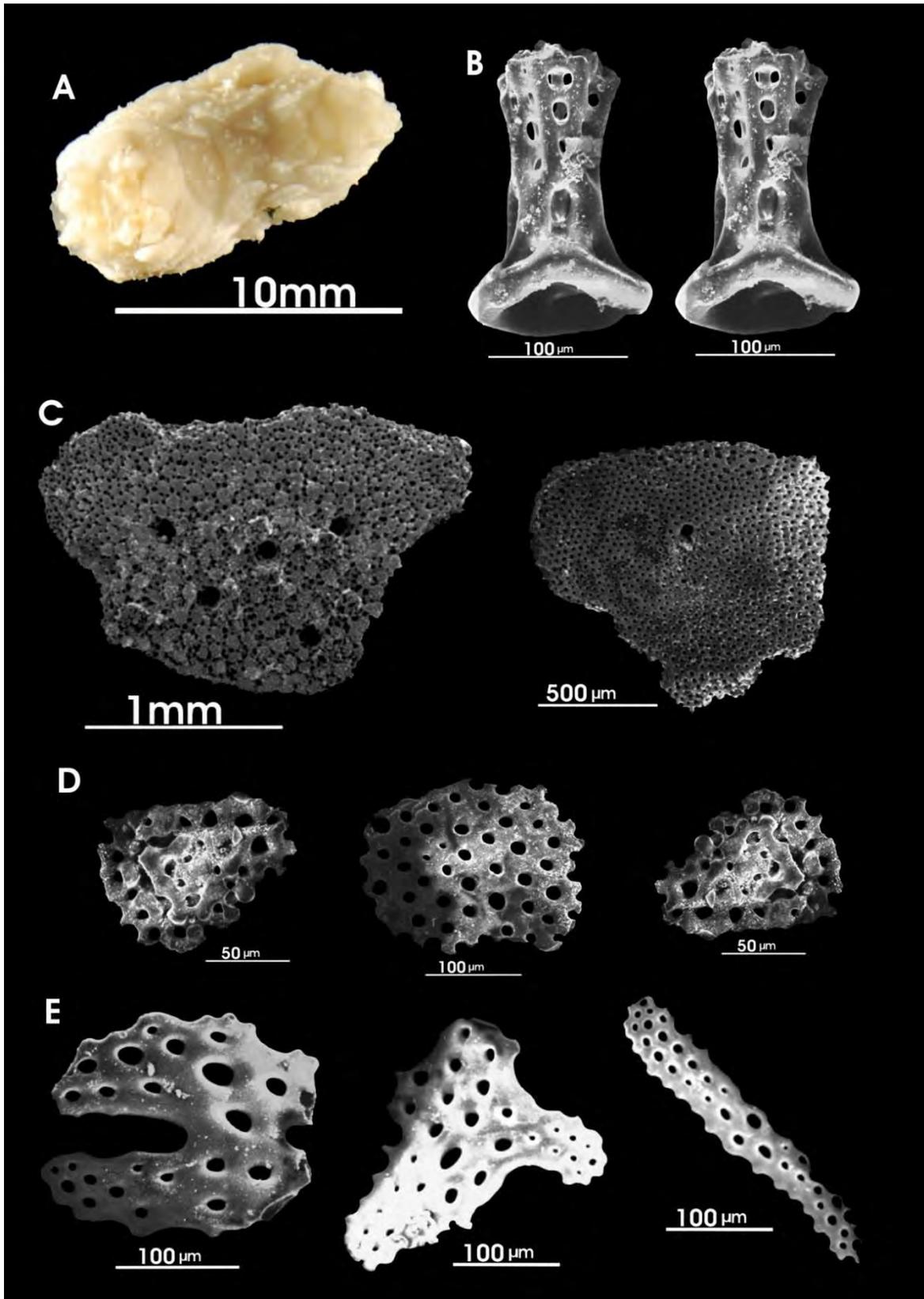


Lámina 11. *Lissothuria ekmani* (Deichmann, 1941) y morfotipos de espículas dorsales y tentaculares: A) Holotipo (AHF39); B) Torres altas regulares de base circular y cúspide dentada; C) Escamas dorsales con cinco orificios por donde cruzan pies ambulacrales; D) Placas pequeñas fuertemente abollonadas, embebidas en la epidermis dorsal; E) Placas irregulares y barra aplanada de los tentáculos (Foto del ejemplar: J.A. Arriaga-Ochoa. Fotos de las espículas: M.B. Mendoza-Garfias; J.A. Arriaga-Ochoa).

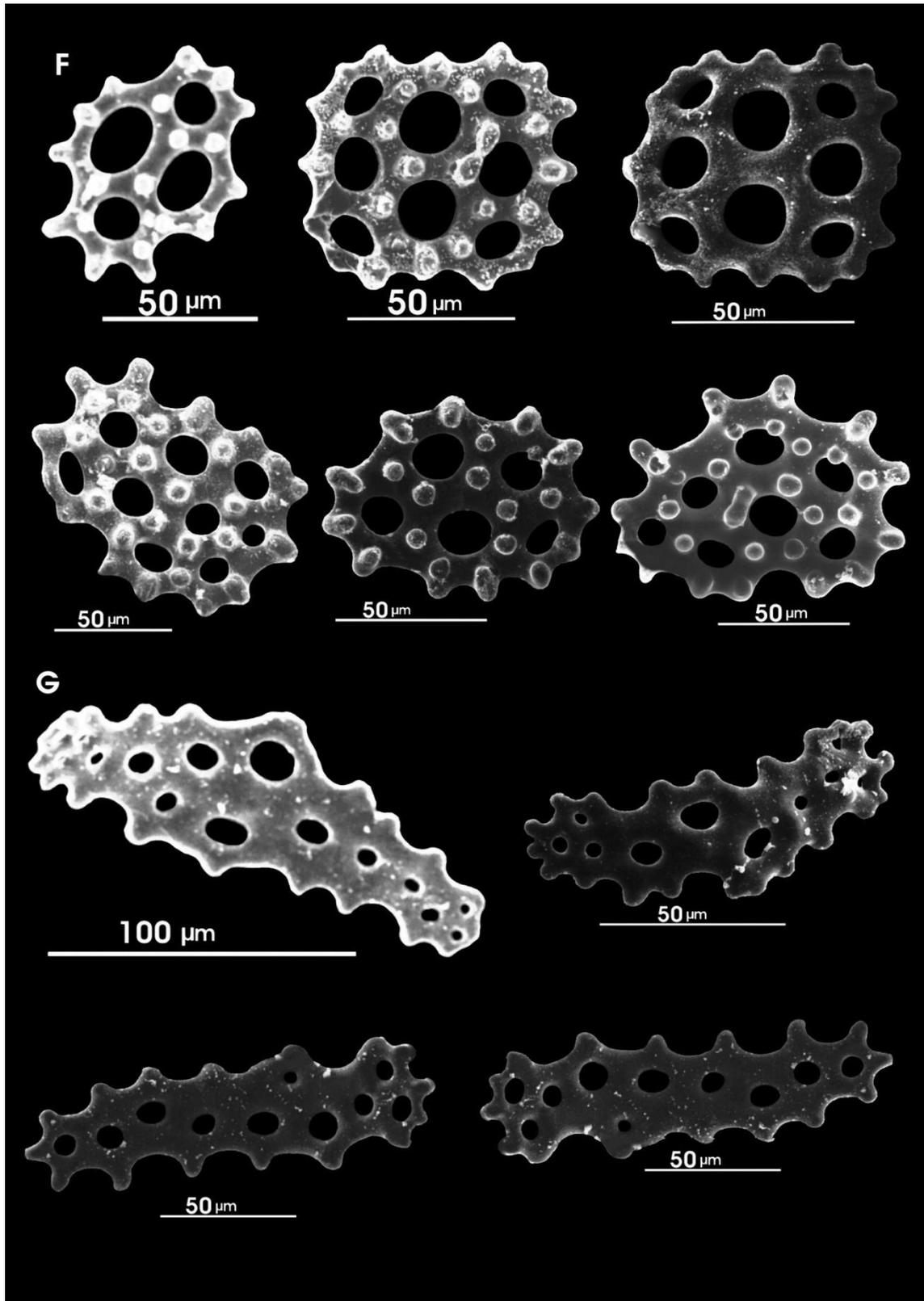


Lámina 12. Morfotipos de espículas ventrales y de pies ambulacrales de *Lissothuria ekmani* (Deichmann, 1941): F) Botón abollonado y placas ventrales abollonadas y generalmente cuadrangulares; G) Barrotes curvados de los pies ambulacrales evntrales (Fotos de espículas: M.B. Mendoza-Garfias; J.A. Arriaga-Ochoa).

***Lissothuria hancocki* (Deichmann, 1941)**

(Láms. 13-14)

Thyonepsolus hancocki Deichmann, 1941: 140-141.

Lissothuria hancocki.- Pawson, 1967: 16.

Diagnosis (modificada de Deichmann, 1941): Organismos de 37 a 45mm de longitud en la superficie dorsal, suela de 23 a 32mm de largo; los pies ambulacrales en esta parte se distribuyen en dos bandas que corren a lo largo del margen y una banda de pies ambulacrales dispersos en el ambulacro medio-ventral. Superficie dorsal con numerosas escamas imbricadas, alrededor de 14 entre la apertura oral y anal. Se observan algunos pies ambulacrales rudimentarios en la superficie dorsal, que no son muy conspicuos. Las espículas de la suela consisten en canastas someras parecidas a las de *Lissothuria antillensis*, con abollonaduras en el borde, las más comunes presentan 4 perforaciones, también hay botones irregulares de mayor tamaño que poseen hasta 10 orificios, estos pueden ostentar algunas abollonaduras en el centro. Pies ambulacrales con placa terminal, barras perforadas y placas irregulares. Superficie dorsal con escamas perforadas por donde cruzan algunos pies ambulacrales, además hay relojes de arena, copas de estructuras delicadas y torres de tamaño muy grande, que en individuos de edad avanzada son en parte reabsorbidos en la cúspide, para que sean más cortos, en forma de dedal. Pies ambulacrales del dorso aparentemente sin placa terminal; también hay placas cuadradas con 4 orificios centrales y algunos marginales más pequeños. Tentáculos con placas fuertes y barrotes; aparentemente sin rosetas.

Referencias de identificación: Deichmann, 1941: 140-141, lám. 27, figs. 1-7.

Material examinado: 4 ejemplares: 3 ejemplares, AHF 325.5 (Paratipos), Bahía Agua Verde, Baja California, México; 1 ejemplar, ICML-UNAM 5.178.0, Río Fuerte Golfo de California, México (25° 46.236' N, 109° 35.080' W).

Material tipo: Holotipo, AHF 37 (Deichmann, 1941); Paratipos, AHF 325.5.

Localidad tipo: Bahía Agua Verde, Baja California, México.

Distribución geográfica: Del Golfo de California a Ecuador (Anexo B, mapa 7).

Ecorregiones a las que pertenece: Cortesiana; Ensenada Panamá y Guayaquil.

Distribución batimétrica: 1-301m (Deichmann, 1941; Pawson, 1967), Los ejemplares de Río Fuerte fueron encontrados a 94m.

Comentarios: Esta especie se asemeja en gran medida a *Lissothuria antillensis* Pawson, 1967; ya que las espículas presentan formas similares, sin embargo, las escamas dorsales que cruzan de la apertura oral a la apertura anal se presentan en menor número en *L. antillensis*, además el patrón de distribución es diferente, *L. antillensis* se distribuye en el Golfo de México y el Mar Caribe, en tanto que *L. hancocki* (Deichmann, 1941) se distribuye en el Pacífico del Golfo de California a Ecuador.

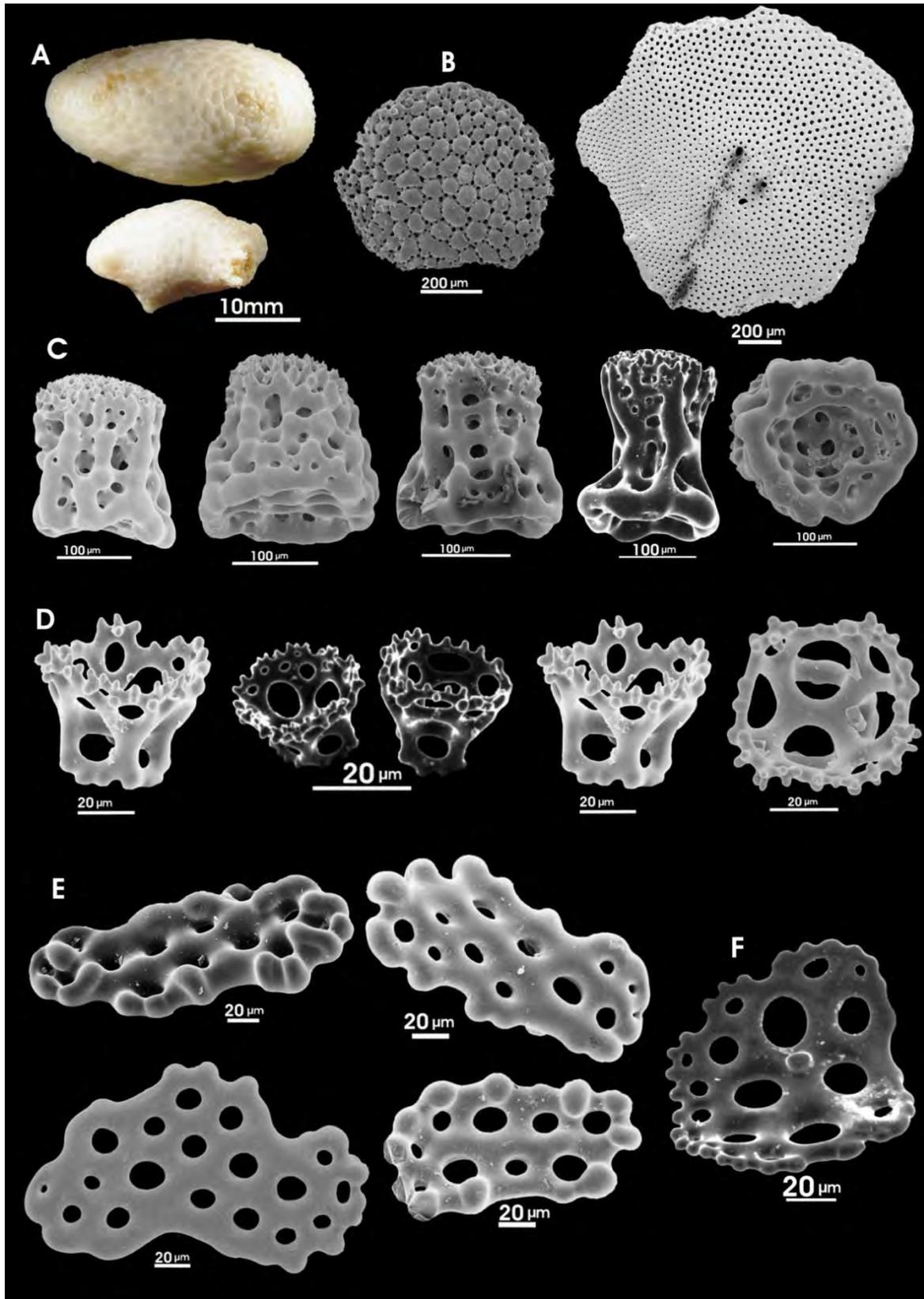


Lámina 13. *Lissothuria hancocki* (Deichmann, 1941) y morfotipos de espículas dorsales: A) Paratipos (AHF325.5); B) Escamas imbricadas, la pequeña corresponde al margen y la grande con perforación a la parte media del dorso; C) Dedales y torre alta con base irregular y cúspide dentada; D) Canastas profundas de base y bordes abollonados; E) Placas perforadas abollonadas generalmente con orificios en pares; F) Placa perforada ligeramente abollonada y ondulada (Foto de ejemplares: J.A. Arriaga-Ochoa. Fotos de las espículas: J.A. Arriaga-Ochoa; M.B. Mendoza-Garfias).

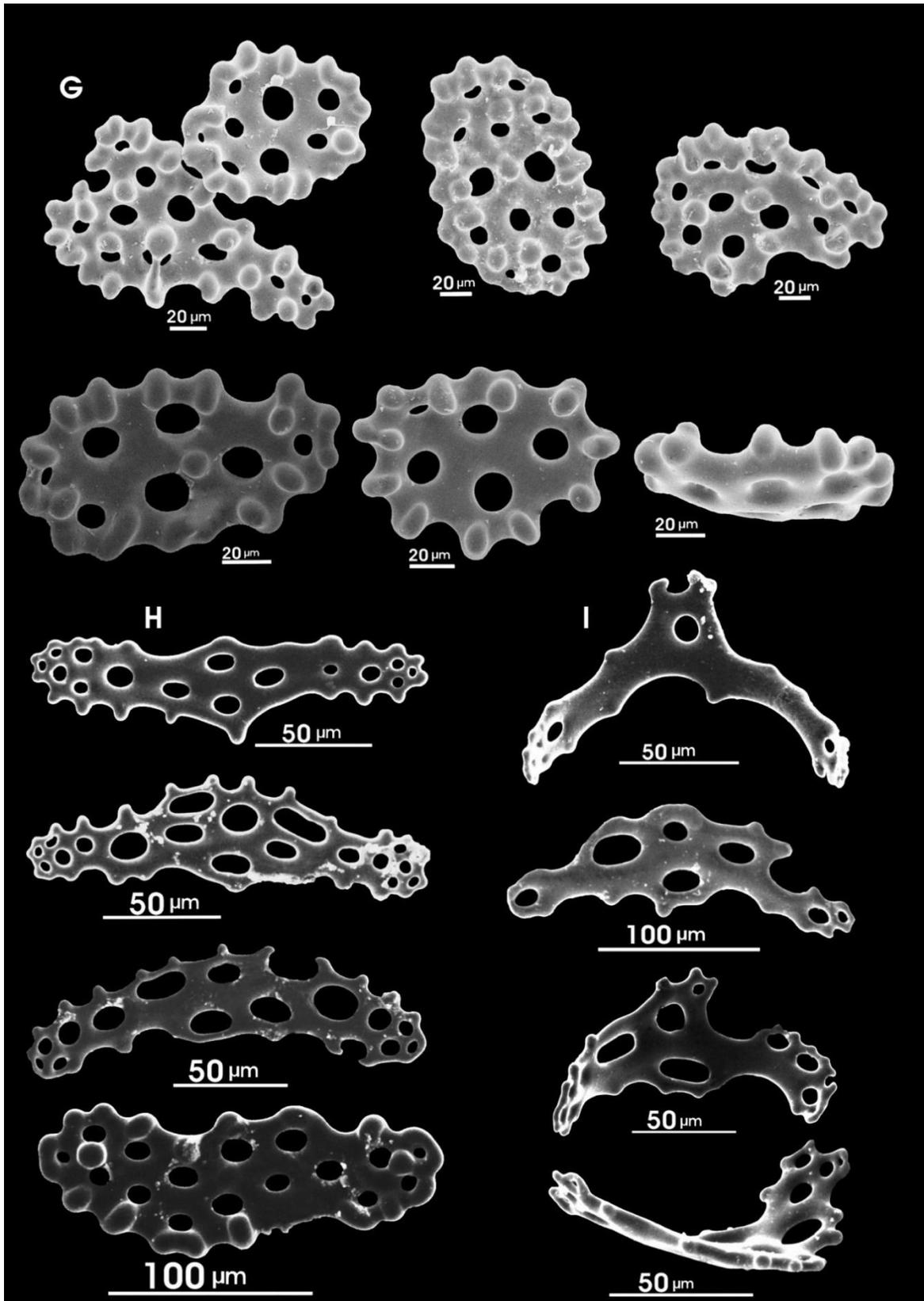


Lámina 14. Morfotipos de espículas ventrales, tentaculares y de pies ambulacrales de *Lissothuria hancocki* (Deichmann, 1941): G) Placas ventrales abollonadas y canastas someras con bordes abollonados; H) Barrotes curvados de los pies ambulacrales con pequeños dientes en el margen; I) Placa de soporte y barrotes curvados de los tentáculos (Fotos de espículas: M.B. Mendoza-Garfias; J.A. Arriaga-Ochoa).

***Lissothuria antillensis* Pawson, 1967**

(Fig. 27; Láms. 15-16)

Lissothuria antillensis Pawson, 1967: 10-12; Martínez, 1987: 167-168; Miller, 1984.

Diagnosis (modificada de Pawson, 1967): Organismos de talla pequeña (la longitud es el doble que el ancho), cuerpo elongado, boca anterodorsal y ano dorsal. Superficie dorsal arqueada, suela delgada. Superficie dorsal con escamas imbricadas grandes y gruesas que le confieren al cuerpo una gran firmeza, de aproximadamente 1.5mm de diámetro; 7 escamas entre la boca y el ano. Escamas perforadas para permitir el paso de pies ambulacrales, las cuales se distribuyen en la superficie dorsal; usualmente 4-5 pies pasan a través de una escama. Valvas orales de formas variadas, puntiagudas distalmente, valvas interradales más largas que las valvas radiales (todas bien diferenciadas), debido al tamaño de las valvas la boca parece elevarse un poco por encima de la testa. Valvas anales pequeñas, agudas y poco diferenciadas. Escamas cubiertas por una suave capa de tegumento el cual contiene diferentes tipos de espículas. Suela con 3-4 hileras de grandes pies ambulacrales a lo largo de los ambulacros marginales (además de una hilera de pies muy pequeños marginales por debajo de las escamas), ambulacro medio-ventral con pies ambulacrales grandes, 3 hileras en los extremos anterior y posterior, 1-2 hileras cerca del centro de la suela. Anillo calcáreo bajo, con los radios e interradios aproximadamente del mismo tamaño (~2mm). Árboles respiratorios bien desarrollados con ramificaciones cortas. Al parecer sólo hay una vesícula de Poli. No se logró observar madreporitas. Gónadas bien desarrolladas, ocupando sólo una pequeña porción de la cavidad celómica. Las espículas de la superficie dorsal (además de las escamas), consisten en placas perforadas, torres y copas; no se presentan relojes de arena. Placas perforadas pequeñas, lisas, con una longitud promedio de 0.1mm, algunas veces hay placas más grandes. Torres complejas con la cúspide amplia y dentada, altura media de 0.18mm, diámetro promedio de la base de 0.15mm; canastas (profundas) en la superficie dorsal; copas someras con 4 orificios grandes y 4 abollonaduras conspicuas proyectadas hacia la parte inferior. Las espículas de la suela son placas y canastas. Placas de 0.1 a 0.12mm de largo, de formas ovales a rectangulares, perforadas, con algunas abollonaduras en el centro y alrededor del margen. Botones con un diámetro promedio de 0.074mm, con 4 grandes perforaciones y algunas más pequeñas, centro y margen de cada botón con algunas proyecciones. Pies ambulacrales ventrales y dorsales con placa terminal de 0.21mm de diámetro, barras de soporte curvadas, perforadas, además placas grandes con una longitud promedio de 0.15mm. Tentáculos con abundantes rosetas, barrotes perforados y placas usualmente irregulares de diferentes tamaños.

Material examinado: 13 ejemplares: 1ejemplar (HOLOTIPO): ZMUC HOL-18; 2 ejemplares (PARATIPOS) ZMUC HOL-296; 2 ejemplares (PARATIPOS) ZMUC HOL-297; todos los ejemplares de Isla Sto. Tomas, Islas Vírgenes (sin datos de profundidad); 2 ejemplares, USNM-E53206 St. Croix Island, Islas Vírgenes de los Estados Unidos, Caribe; 2 ejemplares, USNM 1017634 Ragged Cay, Belice, Atlántico Norte (16° 51'N, 88° 07' W); 2 ejemplares, USNM E49450 al oeste de Portsmouth, Dominica, Mar Caribe; 1 ejemplar, LSEE 5.149.0 Isla Verde, Veracruz, Golfo de México, México; 1 ejemplar, LSEE 5.149.1 Salida de Tuxpan, Veracruz, Golfo de México, México.

Referencias de identificación: Pawson, 1967: 10-12, fig. 3.

Material tipo: Holotipo, ZMUC HOL-18 (1 ejemplar); Paratipos, ZMUC HOL-18 (2 ejemplares); Paratipos, ZMUC HOL-296 (2 ejemplares).

Localidad tipo: Santo Tomás, Islas Vírgenes (sin datos de profundidad).

Distribución geográfica: Isla Santa Cruz, de la punta del arrecife de coral al centro de la entrada del canal, Islas Vírgenes, Estados Unidos; Los Ángeles Harbor, California, Estados Unidos; Bahía Adair; La Choya; Playa Hidden; Cayo Ragged, Belice, Atlántico Norte; Nirgin Island, Isla Guana, Mar Caribe, Atlántico Norte; Oeste de Portsmouth, Dominica, Mar Caribe, Atlántico Norte; La Parguera, Puerto Rico (Anexo B, mapa 8).

Ecorregiones a las que pertenece: Golfo de México Sur; Caribeña del Oeste; Antillas Mayores y Caribeña del Este.

Distribución batimétrica: 0-17m.

Comentarios: Miller (1984), afirma que *Lissothuria antillensis* es el único psólido que incuba a sus crías internamente. Los individuos hermafroditas producen huevos lecitotróficos de tamaño moderado (400 μ m). Existen tres etapas de desarrollo; embrión, pentáctula y post-pentáctula, las cuales pueden ser incubadas de forma simultánea y la mayoría de las crías pueden presentar las tres etapas. Las espículas fotografiadas de la superficie dorsal y ventral fueron extraídas del Holotipo (ZMUC HOL-18), las espículas mostradas de tentáculos y pies ambulacrales fueron extraídas de 2 Paratipos, la serie tipo de esta especie se encuentra en Zoological Museum Natural History Museum of Denmark · University of Copenhagen (Københavns Universitet).



Figura 27. Ejemplares (*in vivo*) de *Lissothuria antillensis* Pawson, 1967; recolectados en la costa rocosa de “La Parguera”, Puerto Rico en 1982 (Foto: J.E. Miller, donada por D. Pawson).

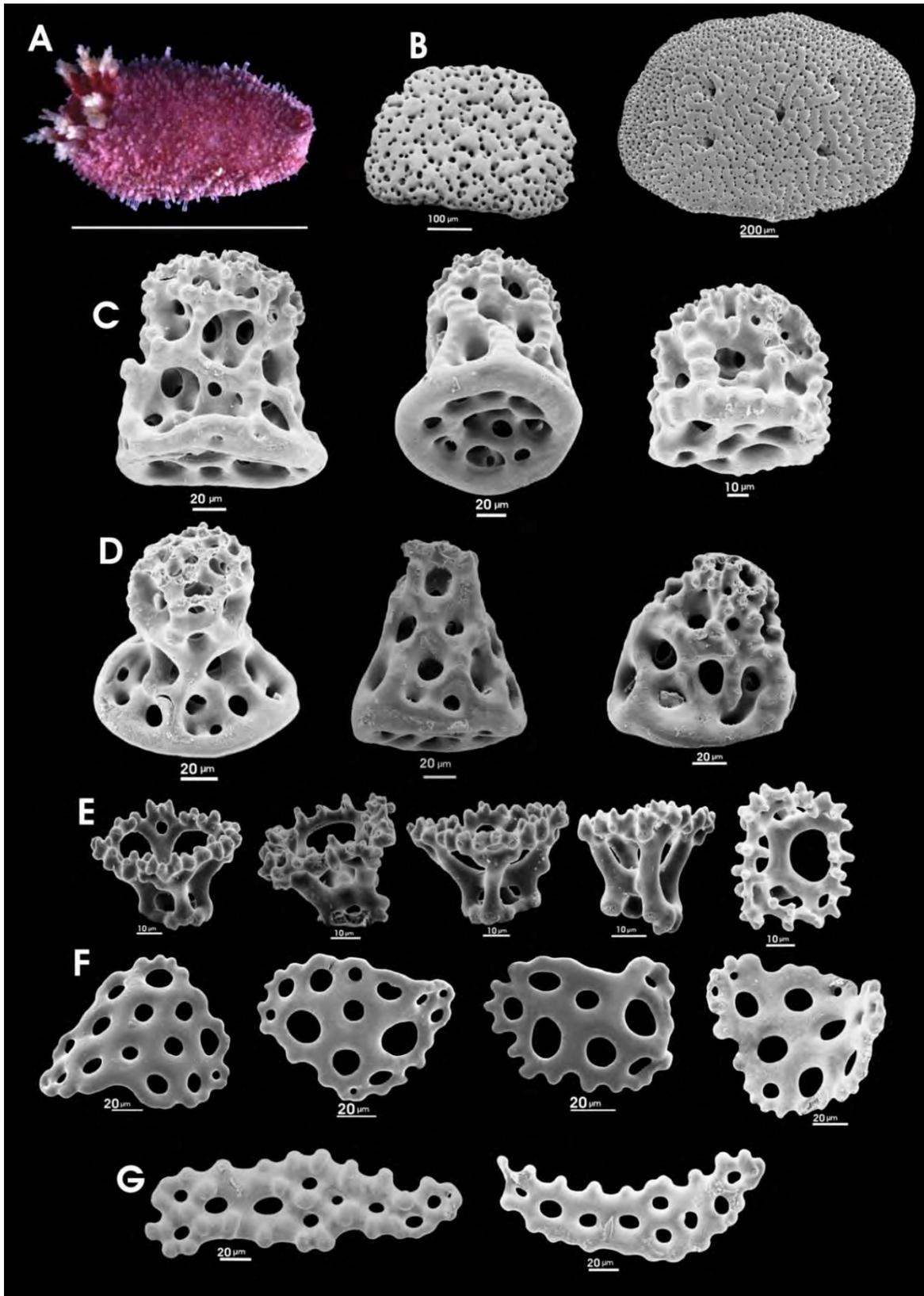


Lámina 15. *Lissothuria antillensis* Pawson, 1967 y morfotipos de espículas dorsales: A) Ejemplar de Puerto Rico (escala 15mm); B) Escamas mostrando las perforaciones por donde cruzan los pies ambulacrales; C) Torres en forma de dedo; D) Torres altas, gruesas con la cúspide dentada; E) Canastas profundas con ornamentaciones en el borde; E) Placas curvadas con bordes ondulados; G) Barrotes planos de los pies ambulacrales dorsales (Foto del ejemplar *in vivo*: J.E. Miller. Fotos de espículas: J.A. Arriaga-Ochoa; Y. Hornelas-Orozco).

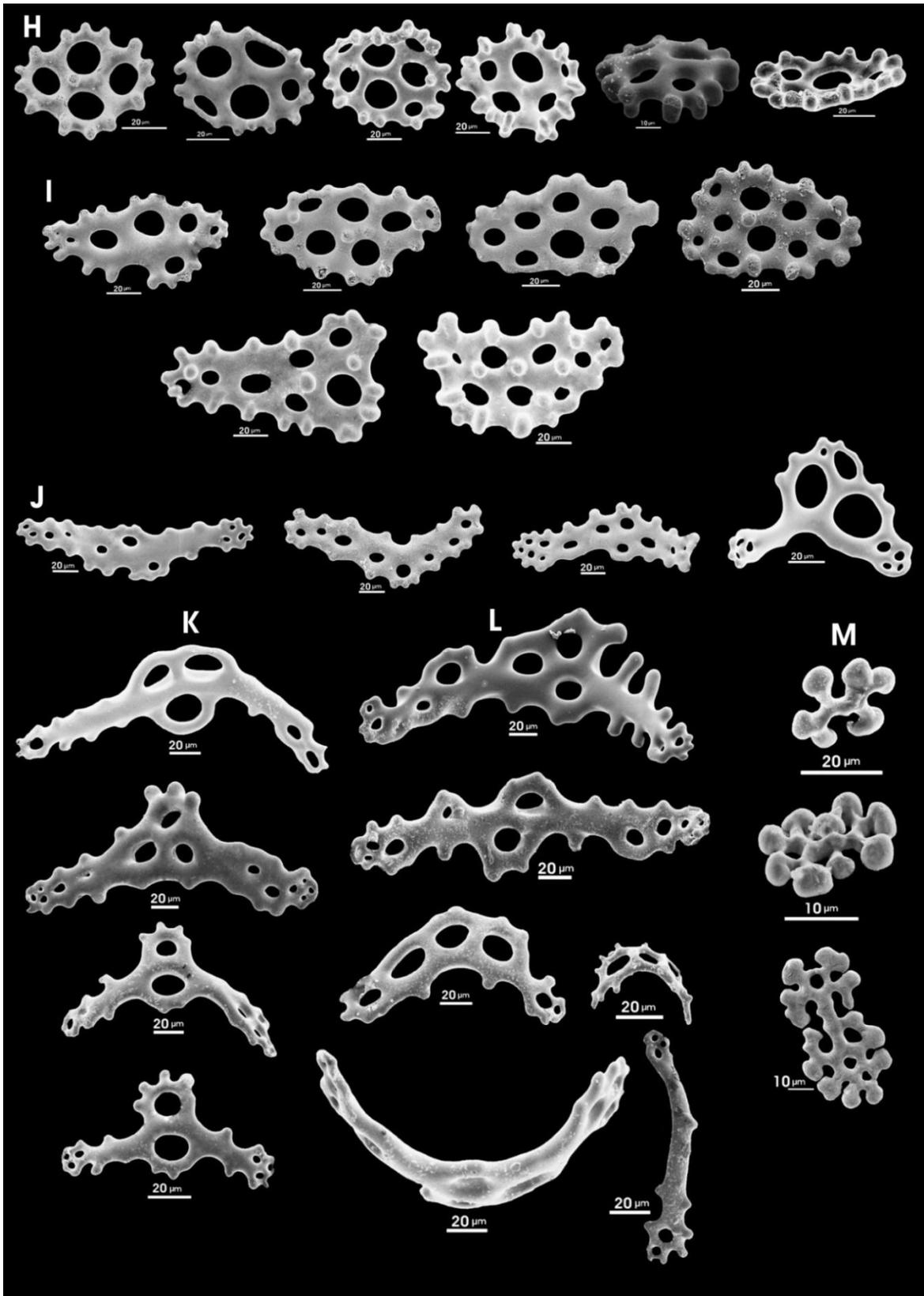


Lámina 16. Morfotipos de espículas ventrales, tentaculares y de pies ambulacrales de *Lissothuria antillensis* Pawson, 1967: H) Canastas someras con borde abollonados; I) Placas abollonadas de la suela; J) Barrotos curvados y placa irregular de los pies ambulacrales ventrales; espículas de los tentáculos; K) Barras de soporte de la pared de los tentáculos; L) Barras grandes, barrotos y placas pequeñas de la pared de los tentáculos; M) Rosetas que se localizan en las ramificaciones de los tentáculos (Fotos de espículas: J.A. Arriaga-Ochoa; Y. Hornelas-Orozco).

Género *Psolidium* Ludwig, 1886
***Psolidium mortenseni* (Pawson, 1967) (n. comb.)**
(Láms. 17-18)

Lissothuria mortenseni Pawson, 1967: 12-14 **nueva sinonimia.**

Diagnosis (tomada de Pawson, 1967): El ancho del cuerpo equivale a dos tercios de su longitud; 15mm de longitud de testa, 12mm de longitud de suela, 9mm de ancho 3mm de altura. Boca y ano en posición dorsal, rodeados por numerosas valvas agudamente puntiagudas. Superficie dorsal cubierta por escamas imbricadas de aproximadamente 1.5mm de diámetro, aunque hay algunas que alcanzan hasta 2mm; hay alrededor de 8 escamas entre la apertura oral y la anal. Escamas cubiertas por una densa capa de pequeños gránulos. En el dorso se presentan algunos pies ambulacrales diminutos, que pasan a través de las escamas imbricadas. Tentáculos densamente ramificados. Suela transparente, con dos bandas de pies ambulacrales grandes en el margen. En individuos pequeños puede haber sólo una hilera, en organismos grandes puede haber tres. Ambulacro medio-ventral sin pies ambulacrales, salvo en algunos casos donde puede haber una banda de pies ambulacrales grandes muy separados entre sí, se logró ver una banda de pies ambulacrales en el margen más externo de la suela, es decir, por debajo de las escamas marginales. Anillo calcáreo bajo con las placas radiales e interradales de forma similar, las bases de ambas son cóncavas con una ligera muesca y casi del mismo tamaño ~1.2mm de ancho y ~1.4-1.5mm de alto. Gónadas bien desarrolladas con túbulos delgados que ocupan poco más de la mitad de la cavidad celómica. Las espículas de la superficie dorsal se componen (además de las escamas) casi exclusivamente de torres del mismo tamaño y forma, con una altura promedio de 0.13mm y un diámetro en la base de 0.13mm; placas pequeñas dispersas entre las torres. No hay relojes de arena ni copas. Suela con numerosas canastas, que en general presentan 4 orificios. Algunas placas pequeñas se encuentran entre las canastas. Pies ambulacrales con placa terminal bien desarrollada, barras de soporte curvadas y placas de 0.11 a 0.15mm de longitud. Tentáculos con barras curvas o rectas más grandes y placas de 0.130 a 0.225mm de longitud, además de pequeñas barras y placas de 0,08 a 0,13 mm de longitud.

Referencias de identificación: Pawson, 1967: 12-14, fig. 4.

Material tipo: Holotipo, ZMUC-HOL18.

Localidad tipo: Isla San José, Golfo de Panamá.

Distribución geográfica: Localidad tipo (Mapa 5).

Ecorregiones a las que pertenece: Ensenada Panamá.

Distribución batimétrica: 50m.

Comentarios: No fue posible extraer espículas de los tentáculos y no se encontraron las canastas de la suela ilustradas por Pawson en 1967.

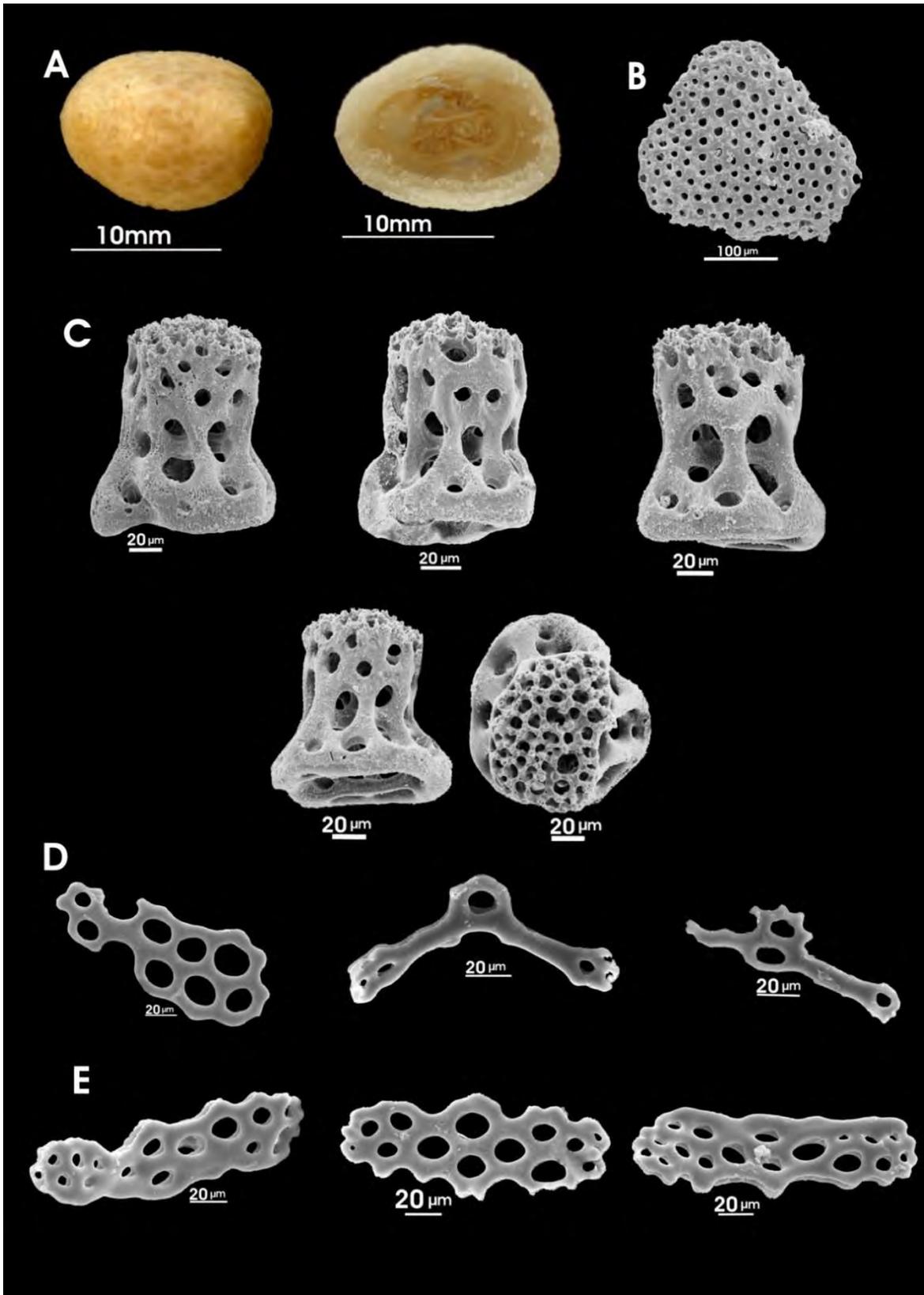


Lámina 17. *Psolidium mortenseni* (Pawson, 1967) y morfotipos de espículas dorsales y ventrales: A) Holotipo (ZMUC-HOL18); B) Escama marginal de la testa; C) Depósitos en forma de dedal; D) Placa y barras de soporte de los pies ambulacrales ventrales; E) Barrotes de los pies ambulacrales dorsales.

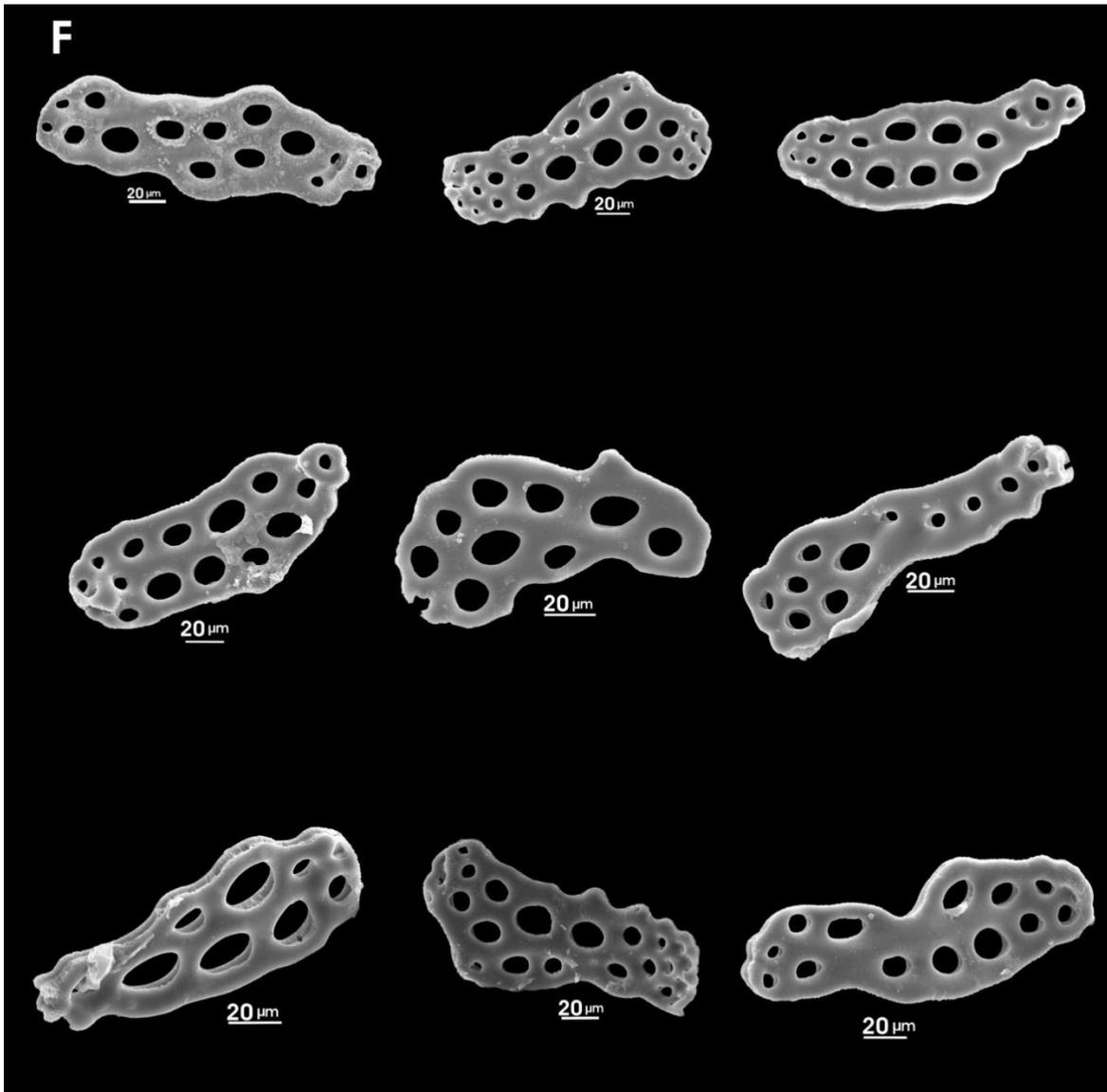


Lámina 18. Morfotipos de espículas ventrales de *Psolidium mortenseni* (Pawson, 1967): F) Placas perforadas, aplanadas, irregulares y lisas de la suela (Fotos de espículas: Y. Hornelas-Orozco; J.A.Arriaga-Ochoa).

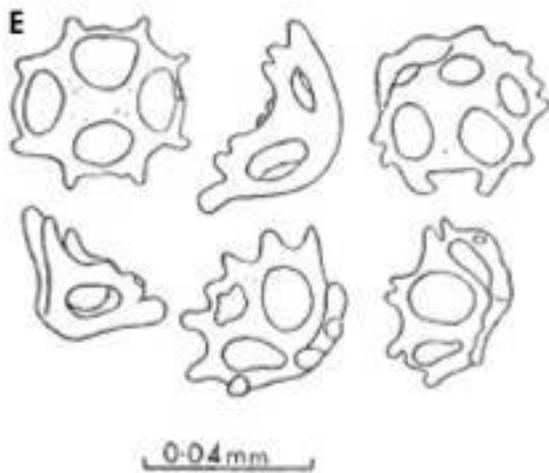


Figura 18-E: Canastas someras de forma circular con borde dentado. Estas espículas no fueron encontradas en el material examinado, sólo se encontraron placas irregulares perforadas, sin embargo, es necesario revisar los Paratipos de esta especie para comprobar la presencia de estas canastas (Ilustración tomada de: Pawson, 1967).

***Psolidium planum* Deichmann, 1941**

(Láms. 19-20)

Psolidium planum Deichmann, 1941: 145-146.

Diagnosis (tomada de Deichmann, 1941): Organismos de tamaño pequeño (15mm de longitud), capaces de ser extremadamente planos. Suela bien diferenciada, pies ambulacrales marginales distribuidos en 3-4 bandas y en el ambulacro medio-ventral en 2 bandas. Superficie dorsal con escamas imbricadas lisas, que decrecen gradualmente en tamaño cerca de las aperturas oral y anal; además se presentan algunos pies ambulacrales que fácilmente pasan por alto. Toda la superficie dorsal está cubierta por gránulos u otras ornamentaciones. Anillo calcáreo bajo. Una sola vesícula de Poli de aproximadamente 2mm de longitud. Árboles respiratorios ocupando más de la mitad de la longitud del cuerpo. Espículas de la capa externa de la suela en forma de canastas delicadas con 4 orificios y dientes marginales; por debajo es éstas, se encuentra una capa de placas perforadas (con varios orificios), que pueden ser lisas o con la superficie ondulada. Las espículas de la superficie dorsal presentan formas de dedal, además de pequeñas y numerosas canastas con delicados diente-cillos y 4 abollonaduras apicales, algunas veces unidas por un anillo, esto asemeja un reloj de arena. Pies ambulacrales con placa terminal y placas de soporte curvadas. Tentáculos con barrotes aplanados perforados, más anchos del centro que de los extremos, las perforaciones se encuentran tanto en los extremos como en el centro.

Referencias de identificación: Deichmann, 1941: 145-146, lám. 30, figs. 1-5.

Material examinado: 2 ejemplares: 1 ejemplar (Paratipo) AHF 334.9, Norte de la Isla Gorgona, Colombia; 1 ejemplar, ICML-UNAM Sechura, Piura, Perú.

Material tipo: Holotipo, AHF 40.

Localidad tipo: Bahía Sechura, Perú, 5° 39' 30" S, 81° 01' W (Deichmann, 1941).

Distribución geográfica: Bahía Sechura, Perú; Isla Gorgona, Colombia (Deichmann, 1941).

Distribución batimétrica: 16-110m.

Comentarios: Morfológicamente, esta especie es muy similar a *P. dorsipes*, sin embargo, una de las diferencias más marcadas es la posición de los escudos oral y anal que en ésta última se sitúan elevados un poco por encima de la testas. Las canastas del vientre también varían, en el caso de *P. planum*, las canastas son someras de forma circular con bordes dentados, en *P. dorsipes* en cambio, son un poco más profundas y con los bordes abollonados.

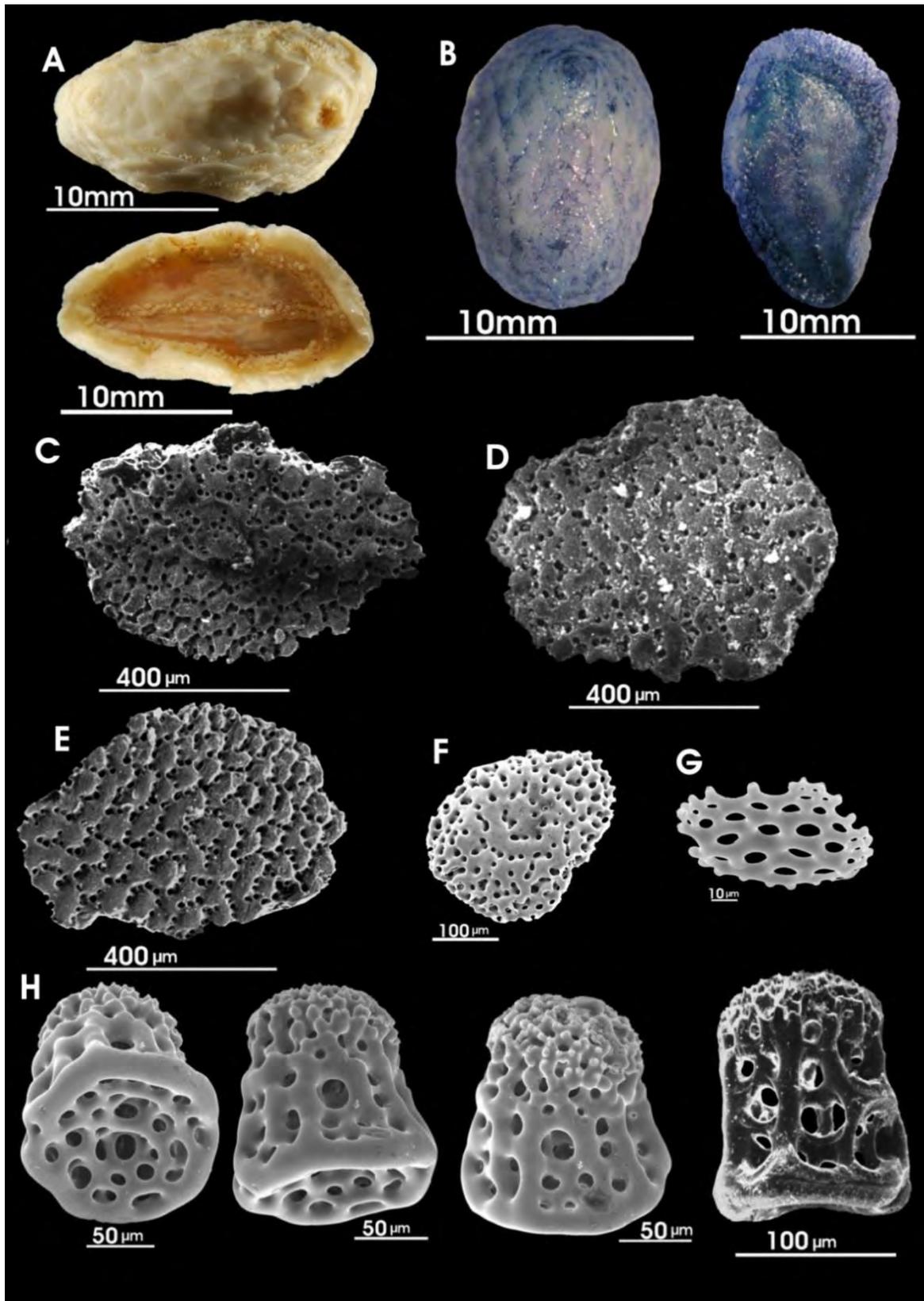


Lámina 19. *Psolidium planum* Deichmann, 1941 y morfotipos de espículas dorsales: A) Paratipo (AHF40); B) Ejemplar recolectado en las costas de Perú; C) Escama imbricada del margen de la testa; D) Escama de la parte media del dorso; E) Escama del extremo oral; F) Escama margino-lateral pequeña; G) Placa perforada pequeña de la epidermis dorsal; H) Depósitos en forma de dedal con bordes más o menos regulares y cúspides de espinas pequeñas (Fotos de Paratipo: J.A. Arriaga-Ochoa; foto de ejemplar de Perú: E. Prieto-Ríos. Fotos de espículas: Y. Hornelas-Orozco; M.B. Mendoza-Garfías; E. Prieto-Ríos; J.A. Arriaga-Ochoa).

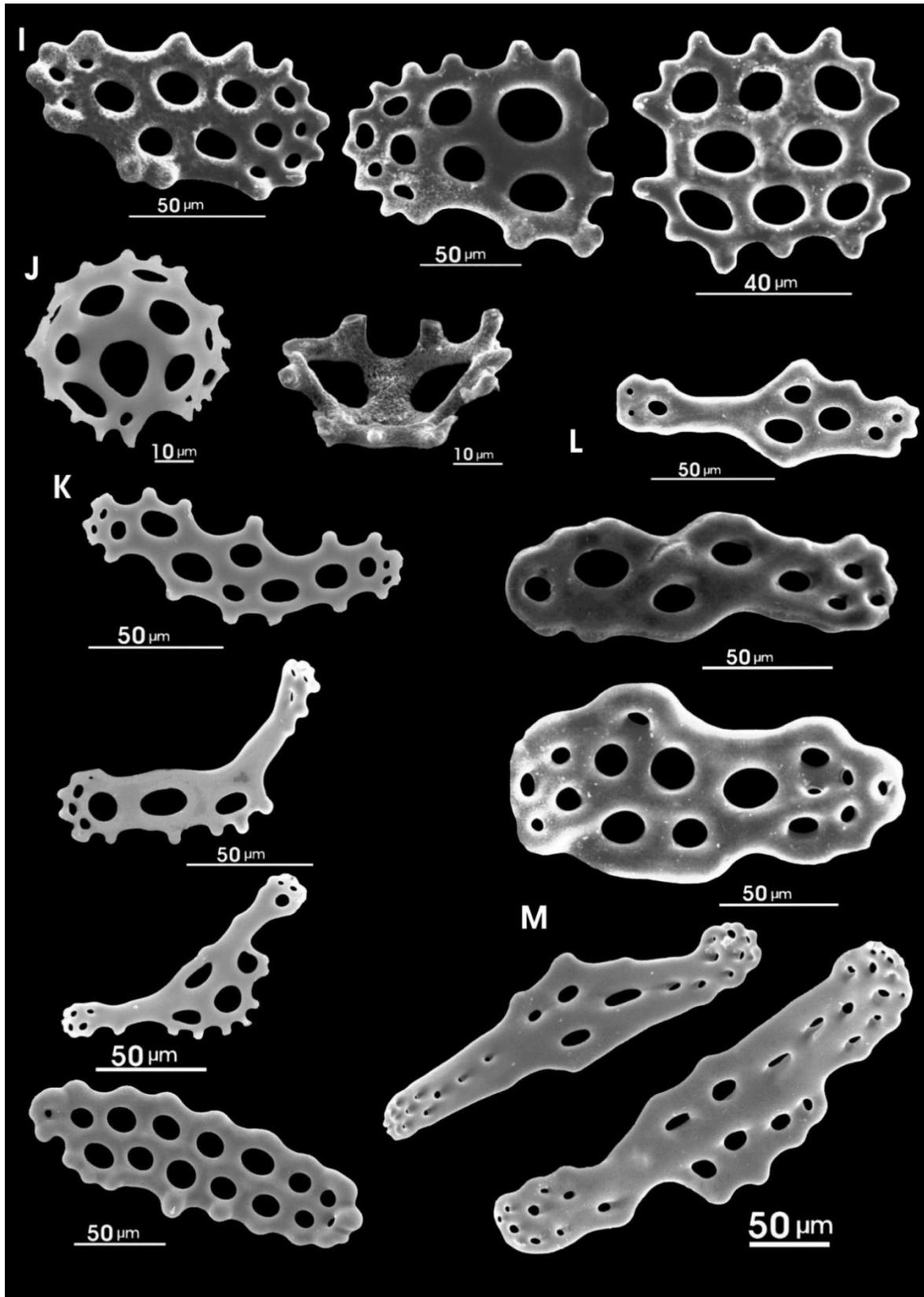


Lámina 20. Morfotipos de espículas ventrales, tentaculares y de pies ambulacrales de *Psolidium planum* Deichmann, 1941: I) Placas ventrales de bordes abollonados; J) Canastas someras de forma circular y borde dentado; K) Barrotes curvados y placa abollonada de los pies ambulacrales ventrales; L) Placas perforadas irregulares de los tentáculos; M) Barras aplanadas de gran tamaño de las paredes de los tentáculos (Fotos de espículas: Y. Hornelas-Orozco; M.B. Mendoza-Garfias; E. Prieto-Ríos; J.A. Arriaga-Ochoa).

***Psolidium dorsipes* Ludwig, 1886**

(Lám. 21)

Psolidium dorsipes Ludwig, 1886

Diagnosis (tomada de Ludwig, 1886): Ludwig examinó 4 ejemplares del Estrecho de Magallanes, recolectados entre 30 y 50m de profundidad (Noviembre, 1882). Organismos de color blanco amarillento, longitud de 13, 11.5, 10.5 y 8 mm; una amplitud de 5.5, 5, 5 y 3.75 mm; longitud de la suela 10, 7, 8 y 6 mm. Superficie dorsal arqueada. La parte anterior y la posterior del cuerpo están dirigidas oblicuamente hacia arriba, haciendo que el aspecto general, en cierto grado, recuerde a *Psolus phatapus*; la longitud de la parte anterior y posterior de los dos ejemplares mayores de esta especie fue de 3 y 3.5 mm; el extremo posterior se va estrechando, mientras que el extremo anterior, en toda su longitud, es casi el mismo grosor. La suela, hacia el extremo anterior y posterior está redondeada y presenta una banda doble de pies ambulacrales en el margen; el ambulacro medio ventral también presenta una banda doble irregular de pies ambulacrales; una de las bandas marginales de pies ambulacrales forma el margen de la suela. La piel del dorso es gruesa con una distribución irregular de los pies ambulacrales que sobresalen de entre las escamas imbricadas, limitados a los ambulacros, dejando libres los interambulacros. Los pies que están situados en los extremos de la suela son de mayor tamaño. De los 10 tentáculos ramificados, los dos ventrales son mucho más pequeños; los tenáculos poseen una gran cantidad de espículas. La suela cuenta con tres variedades diferentes de espículas: canastas perforadas con abollonaduras en el borde; placas grandes perforadas y abollonadas, existen también otras alargadas, más grandes pero lisas. La piel del dorso es más gruesa y alberga escamas de hasta 1mm de grueso, las cuales son muy abollonadas; las escamas tienen perforaciones por donde cruzan algunos pies ambulacrales. Los pies ambulacrales tienen barras de soporte ligeramente abollonadas de diferentes formas y tamaños. El anillo calcáreo mide 1mm de alto y consta de 10 piezas iguales, de los cuales los radios tienen una pequeña incisión en la parte superior, mientras que los interradios tienen el extremo superior redondeado; tanto radios como interradios presentan una hendidura inferior y le da forma de ola al anillo calcáreo. Los músculos longitudinales unen al cuerpo un poco detrás del centro. Una vesícula de Poli y un canal pétreo, ambos se encuentran fijos al mesenterio dorsal. Las gónadas son moderadamente largas, sin separación, y dispuestos en dos racimos. Los dos penachos de gónadas son muy ramificados; la cloaca es relativamente grande.

Referencias de identificación: Ludwig, 1886: 9-10, lám. II, fig. 9.

Material examinado: 8 ejemplares: 5 ejemplares, USNM 1114251 Este de Cabo Vírgenes, Argentina (51° 52'S, 67° 01'W); 2 ejemplares, 5.61.0 a 20 brazas frente a Punta Piaxtla, Sinaloa, Méx. (23° 72.2'N, 106° 55.9'W); 1 ejemplar, 5.61.4 Puerto Peñasco, Sonora, Golfo de California, Méx.

Localidad tipo: Punta Arenas, Estrecho de Magallanes (Deichmann, 1941).

Distribución geográfica: Del Golfo de California a Argentina.

Distribución batimétrica: 7-100m.

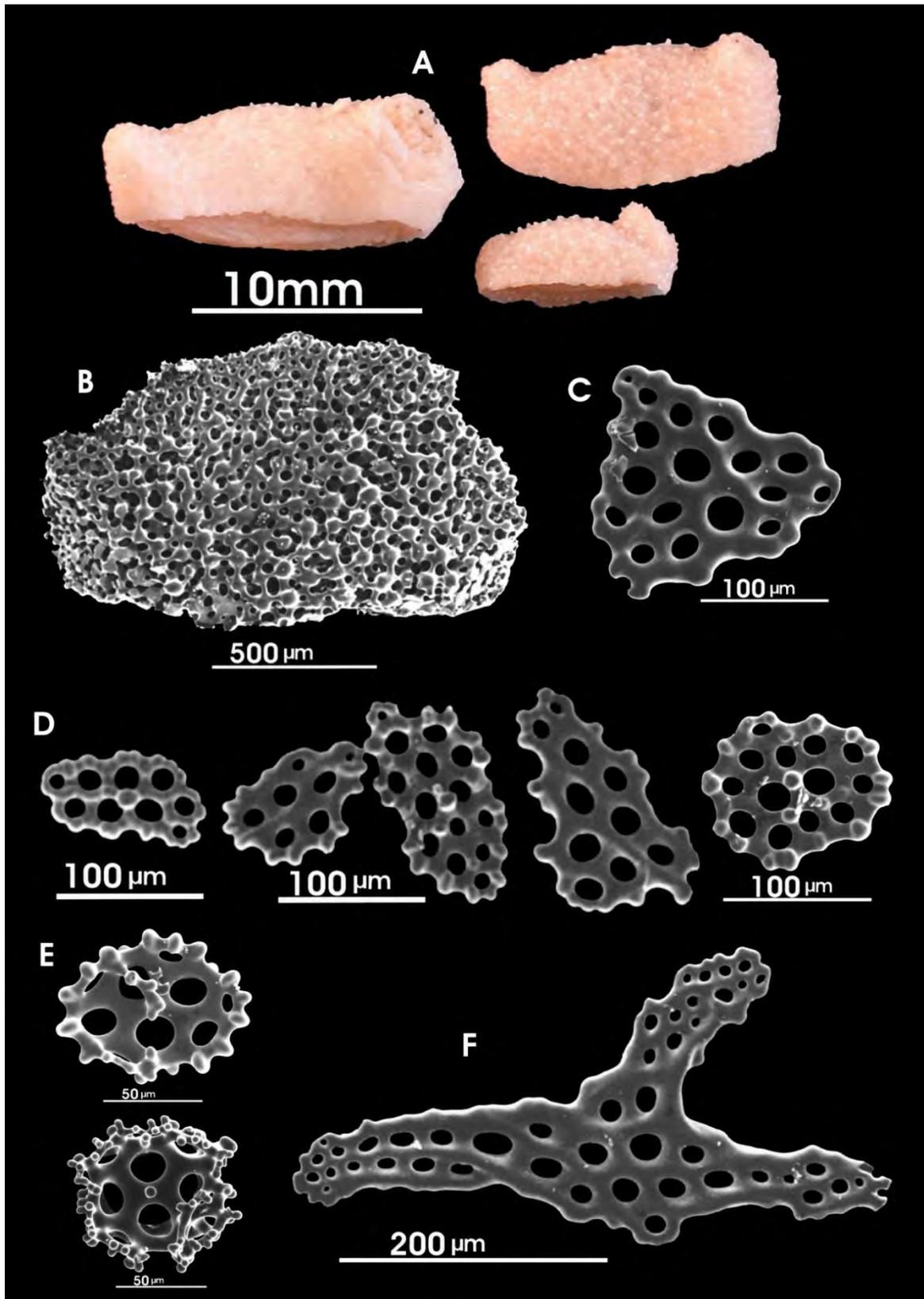


Lámina 21. *Psolidium dorsipes* Ludwig, 1887 y morfotipos de espículas: A) Ejemplar de Cabo Vírgenes, Argentina (USNM1114251); B) Escama de la de la testa; C) Placa de gran tamaño del margen de la testa; D) Placas perforadas abollonadas de la suela; E) Canastas ventrales fuertemente abollonadas en el borde; F) Placa irregular aplanada de gran tamaño de los tentáculos (Foto de ejemplares: J.A. Arriaga-Ochoa. Fotos de espículas: M.B. Mendoza-Garfías; E. Prieto-Ríos).

Género *Psolus* Oken, 1815
***Psolus tuberculatus* Théel, 1886**
(Lám. 22-23)

Psolus tuberculatus Théel, 1886

Diagnosis: La apariencia exterior de esta especie es muy característica. Organismos que miden 30mm de largo, 16mm de amplitud y 14mm de alto. Cuando estos holothuroideos están totalmente extendidos las medidas son ligeramente distintas. La boca está cerrada por cinco valvas grandes triangulares, las cuales forman un escudo pentagonal cuando se juntan; el ano está cerrado también por cinco valvas pequeñas, que al juntarse forman un pentágono más redondeado o escudo anal. La superficie dorsal es dura y está cubierta por grandes placas poco imbricadas; las placas marginales son usualmente más pequeñas. Las placas dorsales portan numerosos gránulos redondos y adicionalmente un accesorio o tubérculo de forma cónica con la cúspide redondeada. Las valvas y placas marginales carecen de estos tubérculos; el tubérculo más grande alcanza una longitud de cerca de 3mm, y cada uno de ellos está colocado en cada ángulo del escudo oral. El pentágono anal tiene un tubérculo prominente en cada ángulo. La suela está rodeada por una banda doble de pies ambulacrales. En el extremo anterior, donde el cuerpo está más contraído, la hilera interna de pies ambulacrales aparenta ser doble, pero esta evidencia depende de la contracción del cuerpo. La suela está compuesta por placas irregulares de varios tamaños y con una gran cantidad de orificios, las placas más grandes tienen más o menos 50 orificios y están provistas de numerosas abollonaduras; algunas veces estas abollonaduras se unen entre sí, lo que confiere a la placa un aspecto irregular. Todas las formas remanentes son comparativamente pequeñas, la más pequeña mide sólo 7mm de longitud; como una regla, todos los especímenes pequeños poseen un mayor número de tubérculos, lo cual generalmente asemeja a espinas largas, mientras que los pequeños y redondos gránulos, por el contrario, no son abundantes o pueden estar ausentes.

Referencias de identificación: Théel, 1886: 13-14, fig. 5.

Material examinado: 5 ejemplares: 1 ejemplar (Holotipo) MCZ 337 Barbados, Las Antillas; 2 ejemplares (Sintipos) MCZ 338 Barbados, Las Antillas; 2 ejemplares ICML-UNAM 5.102.0 Nassau Sound, Florida, E.U.A.

Material tipo: Holotipo, MCZ 337.

Localidad tipo: Barbados, Dominica (Théel, 1886).

Distribución geográfica: De Florida a las Antillas Menores.

Distribución batimétrica: 90-215m.

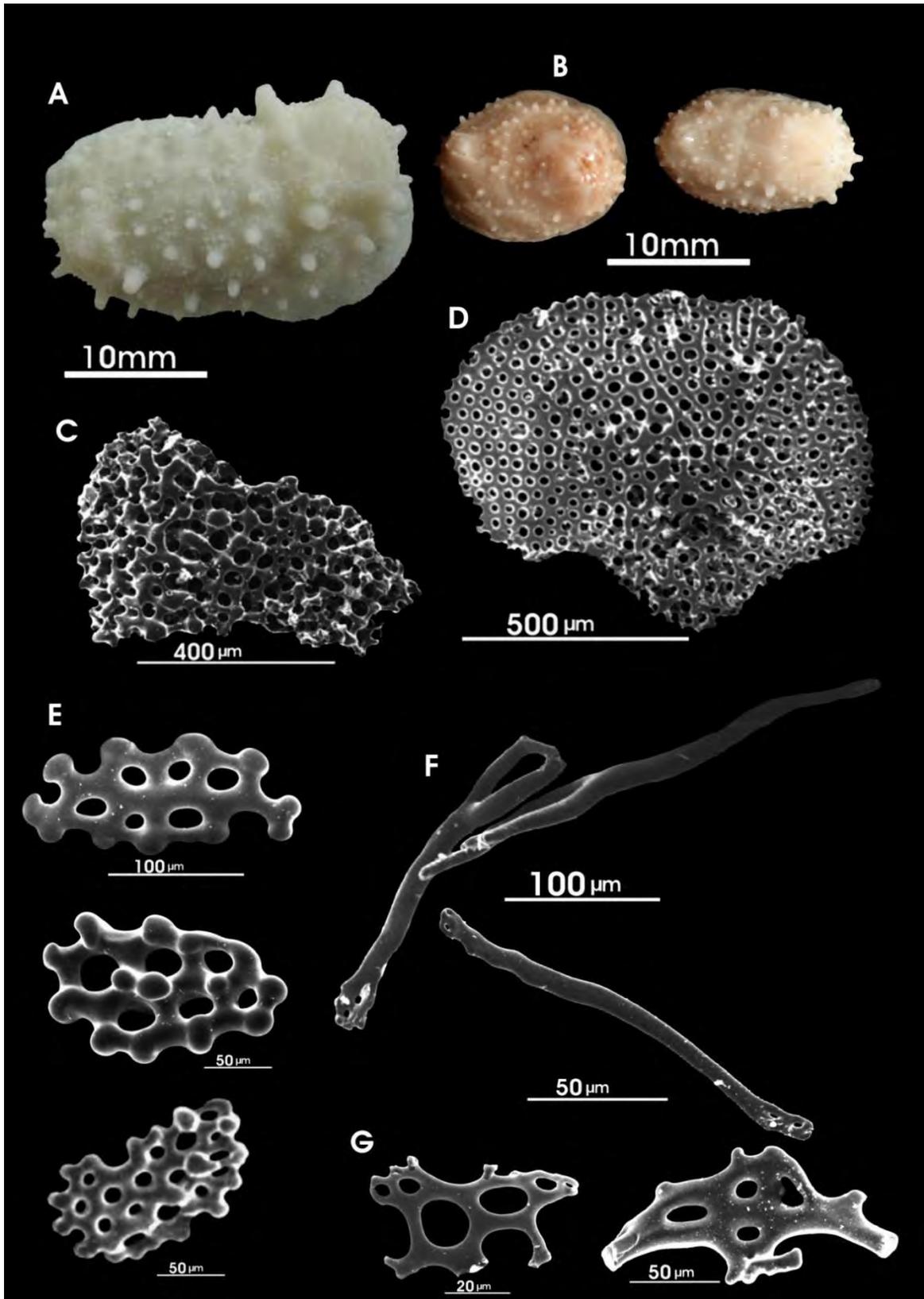


Lámina 22. *Psolus tuberculatus* Théel, 1886 y morfotipos de espículas dorsales y tentaculares: A) Holotipo (MCZ 337); B) Dos Sintipos (MCZ 338); C) Escama marginal de la testa; D) Escama de la parte media del dorso; E) Placas abollonadas pequeñas del dorso; F) Barrotes cilíndricos e irregulares de los tentáculos; G) Placas irregulares de los tentáculos (Fotos de ejemplares: J.A. Arriaga-Ochoa. Fotos de espículas: M.B. Mendoza-Garfias).

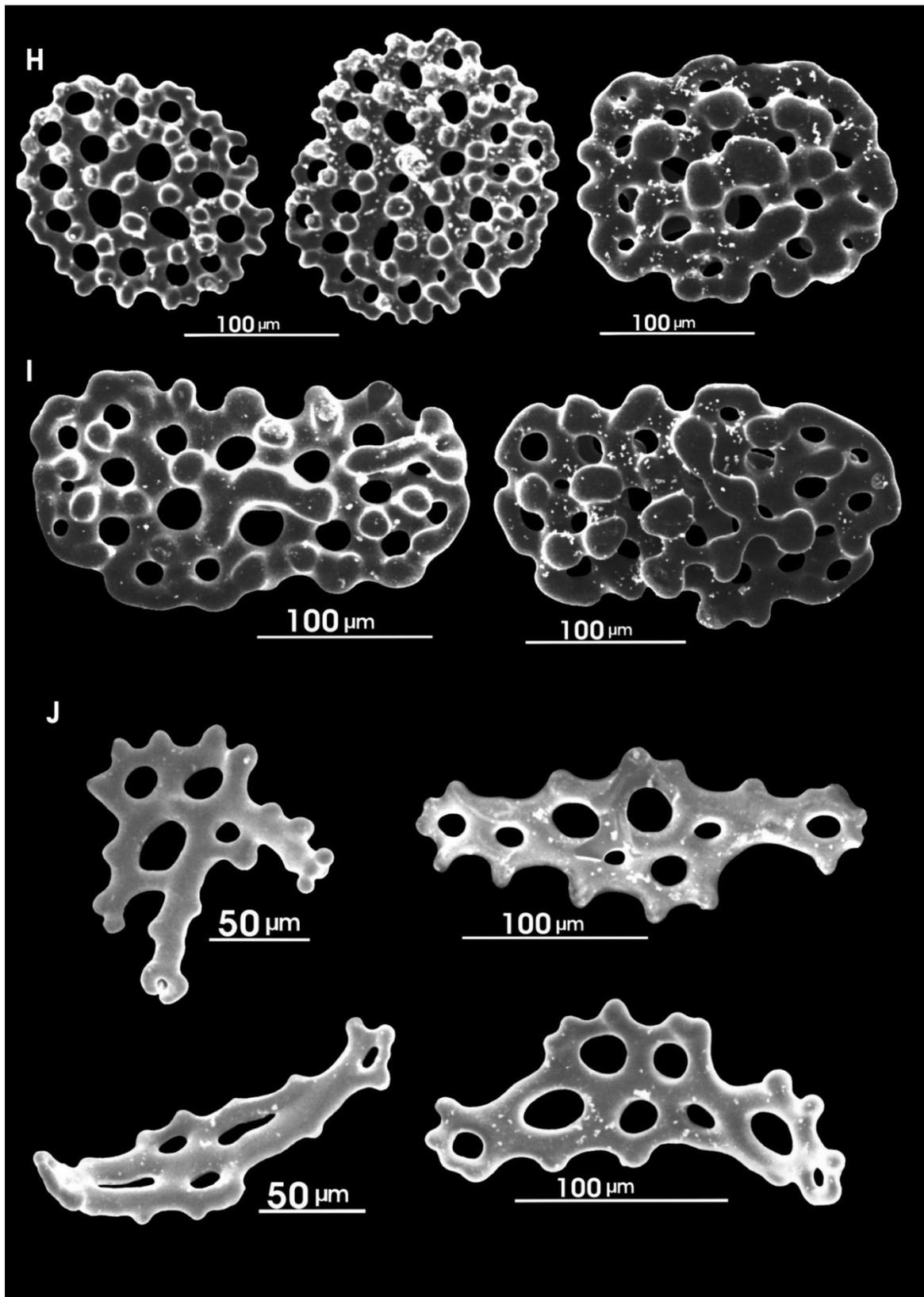


Lámina 23. Morfotipos de espículas ventrales, tentaculares y de pies ambulacrales de *Psolidium tuberculosus* Théel, 1886: H) Placas ventrales abollonadas de formas regulares; I) Placas ventrales fuertemente abollonadas de formas irregulares; J) Barra de soporte, placa y barrotes de los pies ambulacrales ventrales (Fotos de espículas: M.B. Mendoza-Garfías; J.A. Arriaga-Ochoa).

***Psolus diomedae* Ludwig, 1894**
(Lám. 24)

Psolus diomedae Ludwig, 1894: 136-138.

Psolu conchae Caso, 1968: 3-5.

Diagnosis (modificada de Ludwig, 1894): Organismos de 14mm a 18mm de longitud, desde la base anterior y posterior que delimita la suela y el dorso, 11mm a 12mm de amplitud y 5mm a 5.5mm de altura; con 5 valvas orales y 5 anales protegiendo cada apertura; 10 tentáculos. Parecido a las especies *P. antarcticus*, *P. tuberculosus* y *P. ephippifer*. Sin embargo, las principales diferencias entre esta especie y las otras, son el número de placas imbricadas que hay entre la apertura oral y la apertura anal y las abollonaduras que éstas presentan en la superficie, así como los pies ambulacrales en el margen de la suela, los cuales presentan una distribución en una banda doble irregular, donde los pies más pequeños al parecer se encuentran en la banda externa y los de mayor tamaño en la banda interna. Además, las espículas de la suela de esta especie son más pequeñas. Apertura oral protegida por 5 valvas internas pequeñas y 5 valvas externas triangulares de base amplia (2.5mm). 5 valvas anales radiales menores, alternadas con algunas de menor tamaño hacia el interior, distribuidas irregularmente. Entre las aberturas oral y anal hay tres placas imbricadas, las dos extremas son grandes y en el centro hay un par de placas más pequeñas. Las placas dorsales están cubiertas por un número variado de gránulos que son menos frecuentes o ausentes en las placas cercanas a la periferia del cuerpo y en las valvas orales y anales. Las espículas de la suela presentan un tipo similar de placas, con abollonaduras en el margen, similares a las placas de otras especies, las cuales tienen un tamaño promedio de 0.1mm y aproximadamente 10-20 orificios, las abollonaduras marginales suelen estar dirigidas hacia la parte interna de la placa y en el centro de ésta se encuentran otras abollonaduras de mayor tamaño. De acuerdo al tamaño de las espículas tendrán un mayor o menor número de orificios.

Referencias de identificación: Ludwig, 1894: 136-138, lám. 14, figs. 1-3; Caso, 1968: 3-5, láms. 1-4, figs. 1-7.

Material examinado: 14 ejemplares: MCZ 312, 1 ejemplar (Sintipo) Proximidades a la Isla del Coco, Costa Rica., 5° 35' 45" N, 86° 54' 30"; 1 ejemplar, ICML-UNAM 5.63.0 Isla Cedros, Baja California Norte, Méx., 28° 03' N, 115° 10' W; 6 ejemplares, ICML-UNAM 5.63.1 Río Fuerte, Sinaloa, 25° 46.2' N, 109° 35.08' W; 1 ejemplar, ICML-UNAM 5.63.2 Cabo Tepoca, Sonora, 30° 00.09' N, 112° 50.01' W; 1 ejemplar, ICML-UNAM 5.63.3 Cabo San Miguel, Baja California Norte, Méx., 28° 07.6' N, 112° 42.68' W; 4 ejemplares ICML-UNAM 5.63.4 Banco Gorda, Baja California Sur, Méx., 23° 06.7' N, 109° 24.4' W.

Material tipo: Sintipo, MCZ 312.

Localidad tipo: Isla del Coco, 5° 35' 45" N, 86° 54' 30" W (Ludwig, 1894).

Distribución geográfica:

Distribución batimétrica: De 7m (Deichmann, 1941) a 120m (Ludwig, 1894).

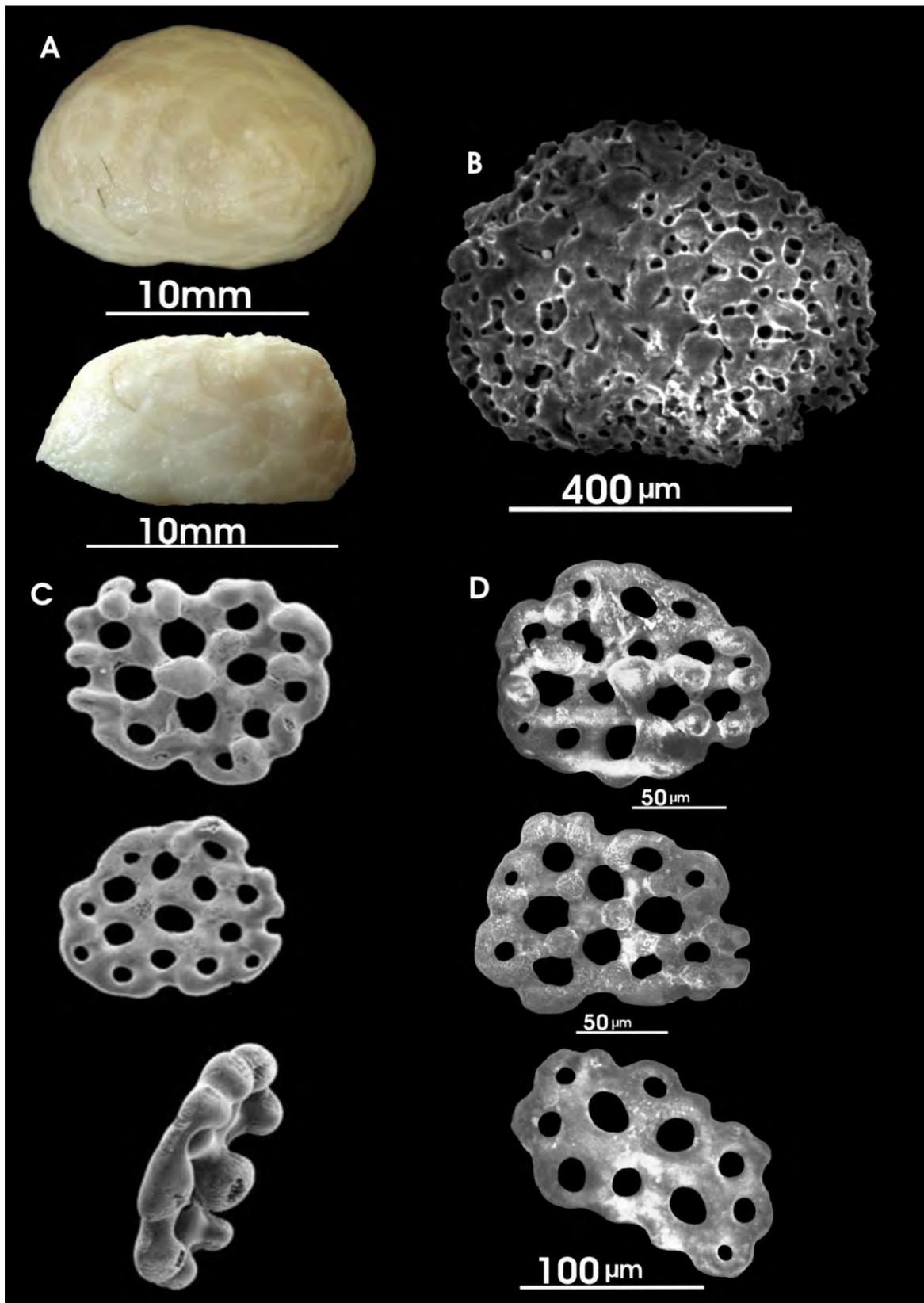


Lámina 24. *Psolus diomedea* Ludwig, 1894 y morfotipos de espículas: A) Sintipo (MCZ312); B) Escama de la parte media del dorso; C-D) Placas abollonadas de la suela. No se encontró otro tipo de espículas y debido a la contracción de los tentáculos no fue posible la extracción de éstas en esa área (Foto del ejemplar: J.A. Arriaga. Fotos de espículas: Y. Hornelas-Orozco; M.B. Mendoza-Garfías).

VI.9. Distribución geográfica

De acuerdo con los resultados, es posible que las especies que integran al género *Lissothuria* Verrill, 1867 sean alopátricas, lo más probable es que haya habido una dispersión a través del Istmo de Panamá cuando éste se encontraba por debajo del nivel del mar durante el terciario temprano.

Dentro del cladograma se agrupan dos especies del Atlántico como hermanas de dos especies del Pacífico, *L. ornata* (Pacífico) como especie hermana de *L. braziliensis* (Atlántico), y a *L. hancocki* (Pacífico) como especie hermana de *L. antillensis* (Caribe). Por lo que es importante mencionar, que también cabe la posibilidad de que se haya dado un evento de convergencia y que estas especies hayan desarrollado caracteres similares en regiones diferentes, con ciertas características similares en el ambiente.

La distribución de las especies se da a conocer por los registros de los ejemplares en las colecciones revisadas, por lo que la abundancia dentro de uno u otra región es muy subjetiva. Por ejemplo, dentro del análisis se observa que la especie más abundante y con un amplio rango de distribución en el Pacífico es *Lissothuria ornata*, que se distribuye desde las costas de Baja California hasta Panamá; seguida de *L. antillensis* del Atlántico que cuenta con registros de Veracruz, en el Golfo de México hasta las Antillas en el Caribe. Asimismo, las especies que se consideran con un menor rango de distribución son aquellas de las que se tienen pocos registros como, *L. nutriens* que sólo se ha reportado para las costas de California, E.U.A.

Dentro de las especies que poseen pocos registros se encuentra *L. veleronis*, ésta especie cuenta con sólo dos registros, sin embargo, es posible que la distribución sea de un amplio rango, ya que uno de los registros es para Isla Santa Cruz en Santa Bárbara California y el otro es para Las Galápagos, Ecuador.

La mayoría de las especies se encuentran del Pacífico se encuentran en las provincias Pacífico Norte Templado-Cálido y Pacífico Este Tropical, en tanto que las del Atlántico presentan un mayor número de registros en el Atlántico Noroeste Tropical.

Algunas especies traslapan sus distribuciones geográficas, por ejemplo, *L. ornata* se distribuye en el Pacífico Norte templado al igual que las especies *L. nutriens* y *L. veleronis*, sin embargo, la primera cuenta con un mayor número de registros, lo que hace que se refleje una mayor amplitud en su rango de distribución. Por otro lado, las especies *L. hancocki* y *L. ekmani* traslapan sus distribuciones en el Pacífico Este tropical. Asimismo, se observa que en la parte del Caribe también hay traslape en las distribuciones de *L. braziliensis* y *L. antillensis*.

Para vislumbrar de una mejor manera las distribuciones geográficas y para poder llevar a cabo un análisis biogeográfico detallado, se recomienda una mayor prospección en las regiones donde se han recolectado ejemplares de este género, así como de más especies de la Familia Psolidae Forbes, 1841. Es importante también, contar con material biológico reciente para la extracción de ADN y su secuenciación, para con ello poder inferir la filogenia de los géneros de la familia, los procesos de dispersión y de especiación.

VII. Discusión

Dentro de la Familia Psolidae Forbes, 1841 se encuentran cinco géneros conocidos hasta ahora, de los cuales los más diversos son *Psolus* Oken y *Psolidium* Ludwig, siendo este último uno de los que comparte un gran número de caracteres con el género *Lissothuria* Verrill, el cual ha sido analizado en este trabajo.

El género *Lissothuria* fue descrito por Verrill en 1867, con *Lissothuria ornata* como la especie tipo, Verrill hace una descripción ambigua del género resaltando sólo algunos caracteres de la morfología externa y la coloración de un ejemplar recolectado en las costas de Panamá. Este carácter (el color) es un punto clave para posteriores identificaciones ya que, por ejemplo, es una especie muy abundante en las aguas costeras mexicanas y durante mucho tiempo se pensó que estos organismos pertenecían a *Psolidium dorsipes* Ludwig. Desde la descripción de *L. ornata*, no hubo más descripciones de especies que fueran compatibles con el género, ya que la diagnosis era pobre y no describía caracteres importantes como la combinación y forma de las espículas o alguno de los órganos internos que son importantes a nivel genérico, así el género fue olvidado sin que *L. ornata* perdiera su validez.

Para 1901 H.L.Clark, describe un nuevo género para un grupo de organismos compatibles con la Familia Psolidae, este género fue nombrado *Thyonepsolus* y a él pertenecía un grupo de holoturoideos que se caracterizaba por poseer una superficie ventral en forma de suela, una testa de placas imbricadas y pies ambulacrales dispersos en toda la superficie dorsal, Clark afirmó que esta era la mayor diferencia entre *Psolidium* Ludwig y *Psolus* Oken, ya que en *Psolidium* las perforaciones por donde cruzan algunos pies ambulacrales, se encontraban únicamente en las escamas imbricadas de los dos ambulacros dorsales y en *Psolus* no había tales perforaciones. A partir de entonces, se describieron nuevas especies del género *Thyonepsolus* (Clark H.L.), aunque existían descripciones anteriores de especies con características de este género descritas como *Psolus* o *Psolidium*, como los trabajos de Théel, 1886 y 1887; Ludwig, 1849, entre otros. Deichmann (1930) describe a la especie *Thyonepsolus beebi* recolectada en las aguas de California y menciona que es muy similar a *L. ornata* Verrill, 1867; hasta ese entonces se hace referencia a la especie descrita por Verrill, Deichmann afirma que la descripción de *L. ornata* es imperfecta y que la validez corresponde a la especie descrita por ella. Durante 1941 se da a conocer otro trabajo de Deichmann, acerca de los holoturoideos recolectados por el VELERO III durante los años 1932 a 1938, en dicho trabajo se dan a conocer cinco nuevas especies para la Familia Psolidae, dentro de las cuales dos fueron descritas para el género *Thyonepsolus*.

No es sino hasta después de un siglo de haber sido descrito, que el género *Lissothuria* vuelve a causar interés, Pawson (1967) lleva a cabo una investigación acerca del género, descubre que debe ser retomado con la categoría de “Senior” y que *Thyonepsolus* ha de ser desde entonces un sinónimo. Pawson, se encargó de revisar el ejemplar tipo de *L. ornata* Verrill y encontró una gran similitud con *Thyonepsolus beebi* Deichmann, por lo que declaró que ésta era una sinonimia de la especie de Verrill. Además, incluye algunas ilustraciones y da a conocer tres nuevas especies, *L. antillensis*, *L. deichmannae* y *L. mortenseni*.

En el trabajo de Pawson se muestran algunos caracteres diagnósticos para el género, principalmente las espículas, que en el caso de los holoturoideos es el carácter más importante para la identificación a nivel específico. De acuerdo con Pawson las espículas características del género son: escamas dorsales por donde cruzan algunos pies ambulacrales, torres altas más o menos en forma de copa invertida, relojes de arena y en algunos casos canastas. Sin embargo, algunas de las descripciones son muy someras y no se detallan las ilustraciones de las espículas.

No existen hasta ahora más investigaciones relacionadas con el género, los registros que se tienen en las diversas colecciones científicas no son suficientes para algunas especies, no obstante, la información es valiosa ya que todos los ejemplares revisados de las especies conocidas, cuentan con los datos que fueron necesarios para llevar a cabo esta investigación. El material tipo, por ejemplo, jugó un papel crucial durante este trabajo, ya que afortunadamente fue posible la revisión de la mayoría de los ejemplares pertenecientes a la serie tipo, aunque existieron algunas dificultades durante la revisión del material, en el caso de *L. mortenseni*, sólo fue posible revisar el Holotipo, este proceso debió ser sumamente cuidadoso ya que es el ejemplar del que se tomaron las características para describir a la especie, y para esta especie no se encontró el morfotipo de espículas del vientre en forma de canastas.

El material tipo fue proporcionado por diversas colecciones científicas de importancia internacional, y gracias a ello, se pudo llevar a cabo un análisis morfológico detallado que sirvió para la obtención de los caracteres diagnósticos del género, utilizados en la inferencia filogenética y que influyeron de sobremanera para conocer la validez de las especies. Así pues, los caracteres morfológicos diferencian al género *Lissothuria* son: Escamas imbricadas con perforaciones por donde cruzan algunos pies ambulacrales, dispersas en toda la superficie ventral; espículas dorsales en forma de torres altas, relojes de arena, placas perforadas y en algunos casos depósitos en forma de dedal; cabe mencionar que en general son organismos de aguas tropicales someras.

Existen sólo algunos análisis filogenéticos enfocados a holoturoideos, la mayoría de ellos son dedicados al Orden Dendrochirotida Aspidochirotida, Grube, 1840 (holoturoideos con tentáculos en forma de escudo), tal es el caso del estudio de Samyn y colaboradores (2005), donde infiere la filogenia del género *Labidodemas* Selenka, 1867 por medio del uso de caracteres morfológicos y obteniendo un cladograma donde se refleja que este es un grupo natural o monofilético. Por otro lado, estudios como el de Kerr & Kimm (2001) son importantes para conocer la filogenia general de las familias de la Clase Holothuroidea, sin embargo, es necesario conocer a detalle las posiciones filogenéticas de las especies y no sólo de las familias.

Durante esta investigación, se elaboró una lista de 72 caracteres informativos y estados de carácter, que fueron usados para la inferencia filogenética; con ellos se obtuvo un sólo cladograma de 137 pasos por medio de análisis de parsimonia. Con el cladograma obtenido se afirma que el género *Lissothuria* Verrill es un grupo parafilético y su grupo hermano y quizá sinónimo es el género *Psolidium* Ludwig.

En el cladograma obtenido se agrupan como hermanas las siguientes especies: *L. ornata* del Pacífico y *L. braziliensis* del atlántico, con un apoyo *bootstrap* de 82%; *L. veleronis* y *L. deichmannae* con un 100% de apoyo *bootstrap* y *L. hancocki* del Pacífico y *L. antillensis* del Atlántico con 89% de apoyo. En el caso de *L. veleronis* y *L. deichmannae* se determinó que estas pertenecen a la misma especie, Pawson (1967) afirma que *L. deichmannae* posee un morfotipo ventral de placas fuertemente abollonadas, con abollonaduras en dos capas y que éstas son características de la especie, sin embargo, estas placas también fueron encontradas en *L. veleronis* y por ello se puede afirmar que este es el nombre válido para esa especie. Por otro lado, los géneros *Psolidium* y *Psolus* fueron usados como el grupo externo, y dentro del género *Psolidium* se agrupó la especie *L. mortenseni*, que en realidad, no posee caracteres compatibles con el género *Lissothuria*, por lo que se sugiere la transferencia de esta especie al género *Psolidium*, en el supuesto caso de que en realidad éste sea un género diferente. Asimismo, se sugiere la transferencia de la especie *Psolidium ekmani* al género *Lissothuria*, ya que ésta cuenta con torres altas y escamas perforadas en la parte media del dorso, carácter distintivo del este género.

Con este análisis se puede afirmar que los caracteres del género *Lissothuria*, son los caracteres plesiomórficos, es decir, los más ancestrales; las escamas perforadas por ejemplo se reducen a los ambulacros en *Psolidium* y desaparecen en *Psolus*; los relojes de arena se van perdiendo y las canastas se van modificando, de ser muy similares a relojes de arena en desarrollo hasta obtener una forma más elaborada con ornamentaciones en los bordes.

Desde un punto de vista biogeográfico, se puede sustentar la idea de Pawson (1967), en cuanto a la distribución de las especies, es posible que se trate de especies alopátricas y que hayan tenido una dispersión a través del Istmo de Panamá, cuando éste se encontraba por debajo del nivel del mar y es posible también que haya habido una convergencia entre las especies hermanas del Pacífico y del Atlántico.

Es por estos motivos que se propone llevar a cabo un análisis más amplio, que incluya caracteres moleculares y morfológicos, de todos los taxa de la Familia Psolidae, para con ello conocer la posición filogenética de las especies de los géneros, verificar la validez de las mismas y saber cómo se distribuyen las especies por medio de un estudio biogeográfico.

VIII. Conclusiones

Se llevó a cabo un análisis filogenético por medio de caracteres morfológicos, y para ello se revisaron 82 ejemplares correspondientes a 12 especies de tres géneros de la Familia Psolidae Forbes, 1841. Siete de estas especies pertenecen al género *Lissothuria* Verrill, 1867 que en este caso fue el grupo del que se quería conocer la historia evolutiva. Dicho análisis, fue el medio por el que se corroboró la identidad de cada una de las especies del género; se comparó al información de las diagnosis en la literatura y se adicionaron caracteres que antes no habían sido descritos, como algunos órganos internos, descripción más detallada de la forma y combinación de las espículas que conforman el endoesqueleto de estos organismos y algunas ornamentaciones de morfología externa.

De acuerdo con los datos obtenidos, las siete especies válidas que integran al género *Lissothuria* son (en orden filogenético):

Lissothuria ornata Verrill, 1867

Lissothuria braziliensis (Théel, 1886)

Lissothuria veleronis (Deichmann, 1941)

Lissothuria nutriens (Clark H.L., 1901)

Lissothuria ekmani (Deichmann, 1941)

Lissothuria hancocki (Deichmann, 1941)

Lissothuria antillensis Pawson, 1967

Los géneros que fungieron el papel de grupo externo para la inferencia filogenética fueron, *Psolus* Oken y *Psolidium* Ludwig, el primero estuvo constituido por las especies *Psolus tuberculosus* y *P. diomedae* y el segundo por *Psolidium planum*, *P. dorsipes* y *P. ekmani* que se sinonimiza con el género *Lissothuria* debido a que posee espículas características del género.

Cabe mencionar que el material tipo jugó un papel importante, éste fue proporcionado por diversas colecciones científicas de importancia internacional; fue revisado y gracias a esto se obtuvo un listado de 72 caracteres y estados de carácter, los cuales fueron usados para la inferencia filogenética y para reconocer a aquellos que son diagnósticos del género, por ejemplo, las escamas con perforaciones por las que cruzan algunos pies ambulacrales, que se encuentran distribuidas en toda la superficie dorsal; las espículas dorsales en forma de torres altas, relojes de arena y canastas.

La filogenia inferida por caracteres morfológicos, indica que el género *Lissothuria* Verrill, no es grupo natural, es decir, se trata de un grupo parafilético y su grupo hermano o quizá sinónimo, es el género *Psolidium* Ludwig.

El cladograma obtenido (con 173 pasos), refleja la plesiomorfía del género *Lissothuria*, esto es, los caracteres más ancestrales corresponden este género, por ejemplo, las escamas con perforaciones por donde cruzan algunos pies ambulacrales, se distribuyen en toda la superficie dorsal de las especies que componen el género; éstas se limitan a los ambulacros dorsales en el género *Psolidium* y desaparecen en *Psolus*. La forma de las espículas dorsales como torres, relojes de arena y canastas, son los caracteres distintivos del género y asimismo al igual que las escamas, son caracteres plesiomórficos.

Los índices tanto de consistencia como de similitud son confiables y comprueban que los caracteres morfológicos utilizados son suficientemente informativos para inferir la filogenia del grupo. Asimismo se puede notar que las especies agrupadas comparten una gran cantidad de caracteres.

Las especies que presentaron mayor similitud entre sí o que se pueden considerar especies hermanas, y que se agruparon en pares en el cladograma son: *L. ornata* Verrill con *L. braziliensis*, aún cuando los patrones de distribución son diferentes, ya que la primera se distribuye en el Pacífico, desde las costas de California, E.U.A. hasta Ecuador, y *L. braziliensis* se ha registrado para la región de las Antillas y Brasil; *L. hancocki* Deichmann es la especie hermana de *Lissothuria antillensis* Pawson, y también presentan registros en diferentes regiones geográficas, para el Pacífico desde el Golfo de California a Ecuador y de Veracruz en el Golfo de México hasta las Antillas, respectivamente.

Por otro lado, se propone la sinonimia de *L. veleronis* y *L. deichmannae* ya que ambas poseen un morfotipo ventral de placas fuertemente abollonadas, con abollonaduras en dos capas y son características de la especie, sin embargo, estas placas también fueron encontradas en *L. veleronis* y por ello se puede afirmar que este es el nombre válido para esa especie.

Se presenta la taxonomía de las especies revisadas con los nombres válidos, sinonimias, diagnosis, referencias de identificación, material examinado; información sobre el material tipo como, el museo o colección en los que se resguarda, número de catálogo y número de ejemplares revisados, también se incluyen datos de distribución geográfica y batimétrica, obtenidas gracias a los registros bibliográficos o de las diversas colecciones científicas. La biogeografía, aunada al resultado del cladograma, sugiere que se trata de un grupo de especies alopátricas y es posible que haya ocurrido un evento de dispersión a través del Istmo de Panamá, cuando éste se encontraba por debajo del nivel del mar en el Terciario Temprano, aunque cabe la posibilidad de que se trate de especies homoplásticas, es decir, quizá se dio una convergencia entre las especies hermanas del Pacífico y las del Atlántico.

También se muestran por primera vez los morfotipos de espículas, fotografiadas por medio de MEB, estas estructuras son el caracter más importante para la identificación de las especies de holoturoideos y en este trabajo fueron los más significativos para obtener el cladograma y conocer la posición de las especies en el cladograma.

Con este trabajo se sientan las bases para conocer la evolución de las especies, asimismo se retoma el interés por la taxonomía de grupos como el Orden Dendrochirotida, el cual posee taxas que no se encuentran bien definidos; de esta manera se propone llevar a cabo un análisis filogenético más amplio, que incluya a todos los taxa de la Familia Psolidae, usando caracteres moleculares, morfológicos y biogeográficos, con ello se sabrá cómo es la posición evolutiva de las especies de esta familia y se ha de saber también si se compone de grupos naturales.

Referencias bibliográficas

- Alvarado, J.J, F.A. Solís-Marín & C. Ahearn. 2008. Equinodermos (Echinodermata) del Caribe Centroamericano. *Rev. Biología Tropical* (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744) Vol. 56 (Suppl. 3): 37-55.
- Billett, D.S.M. 1991. Deep Sea Holothurians. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* (Oceanography and Marine Biology). 29, 259-317.
- Bueno, A. & J. Llorente. 1991. El centro de origen en la biogeografía: historia de un concepto. En J. Llorente (Ed.). *Historia de la Biogeografía: centros de origen y vicarianza*. Facultas de Ciencias, Servicios Editoriales. México.
- Caso, M. E. 1968. Contribución al estudio de los Holoturoideos de México. La Familia Psolidae. Descripción de una nueva especie del género *Psolus*. *Psolus conchae* sp. nov. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Ciencias del Mar y Limnología* 39(1): 1-19.
- Clark, H.L. 1901. Synopses of North-American Invertebrates. XV. The Holothuroidea. *The Am Nat*, 35(414):479-496.
- Clark, H.L. 1933. Scientific Suvery of Porto Rico and the Virgin Islands. Volume XVI-Part 1. A Handbook of the Littoral Echinoderms of Porto Rico and the Other West Indian Islands. New York Academy of Science.
- Clark, A. M. & F. W. Rowe. 1971. Monograph of Shallow-Water Indo-West Pacific Echinoderms. London: Trustees of the British Museum (Natural History). London. 238 pp.
- Deichmann, E. 1930. The holothurians of the western part of the Atlantic Ocean. *Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harv. Coll.*, 71(3):41-226.
- Deichmann, E. 1937. 10. The Templeton Crocker Expedition. IX. Holothurians from the Gulf of California, the West Coast of Lower California and Clarion Island. *Zool.*, 22(2): 161-176.
- Deichmann, E. 1938. 18. Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. XVI. Holothurians from the western coasts of Lower California and Central America, and from Galápagos Islands. *Zoologica* 23(18): 361-387.
- Deichmann, E. 1941. The holothuroidea collected by the *Velero III* during the years 1932 to 1938. Part I. *Dendrochirota*. The University of Southern California Publications, Allan Hancock Pacific Expeditions, 8(3): 61-195.
- Deichmann, E. 1954. The holothurians of the Gulf of Mexico. Pp. 381-410. In: P. S. Galtsoff (coord.). *Gulf of Mexico, its origin, waters, and marine life*. Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service, 55(89):381-410.
- Delage, Y. & E. Hérouard. 1903. *Traité de Zoologie Concrète Tome III. Les Échinodermes*. Paris Librairie C. Reinwald Schleicher Frères et Cie, Éditeurs.

- Espinosa-Pérez, M.C. & M.E. Hendrickx. 2006. A comparative analysis of biodiversity and distribution of shallow-water marine isopods (Crustacea : Isopoda) from polar and temperate waters in the East Pacific. *Belg. J. Zool.*, 136 (2) : 219-247.
- Felsenstein, J. 2004. *Inferring Phylogenies*. Publisher Sunderland, Massachusetts. University of Washington.
- Forbes, E. 1841. *A history of British starfishes, and other animals of the class Echinodermata*. London: John Van Voorst, 267pp.
- Gilliland, P. 1993. *The Skeletal Morphology, Systematics and Evolution History of Holothurians*. Special Papers in Paleontology 47. The Paleontological Association.
- Grube, A. E., 1840: *Actinien, Echinodermen und Wtirmer des Adriatischen und Mittelmeeres nach eigenen Sammlungen beschrieben*. Königsberg.
- Hendler, G., Miller, J. E., Pawson, D. L. & P. M. Kier. 1995. *Sea Stars, sea urchins and Allies: Echinoderms of Florida and the Caribbean*. Smithsonian Institution Press., 390 pp.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annu. Rev. Entomol.* 10:97-116.
- Hillis, D. M., Moritz, C. & B. K. Mable. 1996. *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Huelsenbeck, J. P. 2000. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. Distributed by the author. Department of Biology. University of Rochester.
- Huelsenbeck, J. P. & K. A. Crandall. 1997. Phylogeny estimation and hypothesis testing using maximum likelihood. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 437-466.
- Kerr, A. M. & J. Kim. 2001. Phylogeny of Holothuroidea (Echinodermata) inferred from morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 133: 63-81.
- Kirby M.X., D.S. Jones & B.J. MacFadden. 2008. Lower Miocene Stratigraphy along the Panama Canal and Its Bearing on the Central American Peninsula. 14pp.
- Kitching, P., P.L. Forey, C.J. Humphries & D.M. Williams. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Oxford Science Publication. Oxford University Press. 228 pp.
- Lancellotti, D.A. & J.A. Vazquez (1999). Biogeographical patterns of benthic macroinvertebrates in the southeastern Pacific littoral. *J. Biogeog.*, 26 : 1001-1006.
- Llorente, J., I. Luna, J. Soberón y L. Bojórquez (1994), *Taxonomía Biológica*, J. Llorente y I. L. (comps.). México: FCE, pp. 507-520.
- Ludwig, H. 1886. Die von G. Chierchia auf der Fahrt der Kgl. Ital. Corvette « Vettor Pisani » gesammelten Holothurien. *Zoolog. Jahrbücher Abth. Für Syst.* 2: 1-36.
- Ludwig, H. 1892. Die Seewalzen. *En Bronn*, ed., *Klassen und Ordnungen der Thier-Reichs*. Echinodermen, pp. 1-460.

Ludwig, H. 1892. Zweiter Band. Dritte Abtheilung. Echinodermen (Stachelhäuter). Leipzig. C. F. Wintersche Verlagsbuchhandlung. 1889-1892.

Ludwig, H. L. 1894. The Holothuroidea. Reports on an exploration off the west Coast of Mexico, Central and South America, and off Galapagos Island, in Charge of Alexander Agassiz. by the U.S. Fish Commission Steamer "Albatross" during 1891, Lieut. Commander Z. L. Tanner, U. S. N. Commanding. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Cambridge, U. S. A. 17(3): 1-183.

Ludwig, H. & S. Heding. 1935. Die Holothurien der Deutschen Tiefsee-Expedition. I Fußlose und dendrochirote Formen. (Mit Unterstützung der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft).

Martínez, A. 1987. Presencia del género *Lissothuria* Verrill (Holothuroidea: Echinodermata) en la Costa Norte del Estado Sucre, Venezuela. Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente 26(1 y 2): 165-172.

Miller, J.E. 1985. Viviparity in a psolid holothurina from the tropical western Atlantic. Echinodermata. Proceedings of the fifth international echinoderm conference. Galway/24-29 September 1984.

Morrone, J.J. 2000. El lenguaje de la cladística. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial UNAM, 109pp.

Okolodkov, Y.B. 2010. Biogeografía Marina. Universidad Autónoma de Campeche (UAC) Centro de Ecología, Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México (EPOMEX), 217p.

Ohshima, H. 1915. Report on the Holothurians collected by the United States Fisheries Steamer "Albatross" in the Northwestern Pacific during the Summer of 1906. Proceedings of the United States National Museum, 48(2073): 213-291.

Pawson, D.L. 1966. Phylogeny and Evolution of Holothuroids. *In* Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part U, Echinodermata 3, Vol. 2 (R. C. Moore, Ed.), pp. 641-646. The Geological Society of America, Inc. and The University of Kansas Press, Lawrence, KA.

Pawson, D. L. 1967. The psolid holothurian genus *Lissothuria*. Proceedings of the United States National Museum 122(3592): 1-17.

Pawson, D. L. 2007. Phylum Echinodermata. Zootaxa 1668: 749-764. Zootaxa 1668 © 2007 Magnolia Press.

Pawson, D.; D. Pawson & R. King. 2010. A taxonomic guide to the Echinodermata of the South Atlantic Bight, USA:1. Sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). Zootaxa 2449: 1-48.

Perrier, P. R. 1902. Expéditions Scientifiques "Travailleur" et du "Talisman". Holothuries. Paris. Masson et Cie, Éditeurs. 552 pp.

Pierrot-Bults, A.C. 2003. Pelagic Biodiversity and Biogeography around the South American Continent. Zoological Museum, University of Amsterdam.

- Platnik, N.I. 1977. Paraphyletic and Polyphyletic groups. Nueva York. Systematic Zoology 26: 195-200.
- Ruppert, E. E. & R. D. Barnes. 1996. Zoología de los Invertebrados. México: McGraw-Hill Interamericana, 1114 pp.
- Samyn, Y. W. Appeltans & A.M. Kerr. 2005. Phylogeny of Labidodemas and the Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotida) as inferred from morphology. Zoological Journal of the Linnean Society, 2005, 144, 103-120.
- Samyn, Y. & I. Tallon. 2005. Zoogeography of the shallow-water holothuroids of the western Indian Ocean. Journal of Biogeography (J. Biogeogr.) (2005) 32, 1523-1538.
- Sibuet, M. 1977. Repartition et diversite des echinoderms (Holothurides-Asterides) en zone profonde dans le Golfe de Gascogne. Deep-Sea Res., 24: 594-563.
- Spalding, M.D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M. Finlayson, B.S. Halpern, M.A. Jorge, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molinar, C.A. Recchia, & J. Robertson. 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. BioScience. 57: 573-583.
- Théel, H. 1886. Report on the Holothuroidea dredged by the HMS Challenger during the years 1873-1876 Part II. Report of the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger 1873-1876. Zool., 14:1-290.
- Tommasi, L. R. 1969. Lista dos Holothuroidea Recentes do Brasil. Contribuicoes Instituto Oceanográfico, Universidade de Sao Paulo. Sér. Ocean. Biol. (15): 1-29.
- Vaney, C. 1914. Holothuries. Deuxième Expedition Antarctique Francaise (1908-1910) Commandée par le Dr. Jean Charcot. Sciences Naturelles: Documents Scientifiques. Masson et Cie, Editeurs. Saint Germain, Paris. 54p.
- Verrill, A. E. 1867. V. Notes on the Radiata in the Museum of Yale College, with Descriptions of New Genera and Species. No. 2. Notes on the echinoderms of Panama and west coast of America, with descriptions of new genera and species. Trans. Acad. Conn. Acad. Arts, 1(2): 251-322.
- Weins, J.J. 2000. Phylogenetic analysis morphological data. Smithsonian Institution Press, Washington and London. 220pp.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of systematics. A Wiley Interscience Publication, Nueva York, E. U., 439pp.

Anexo A

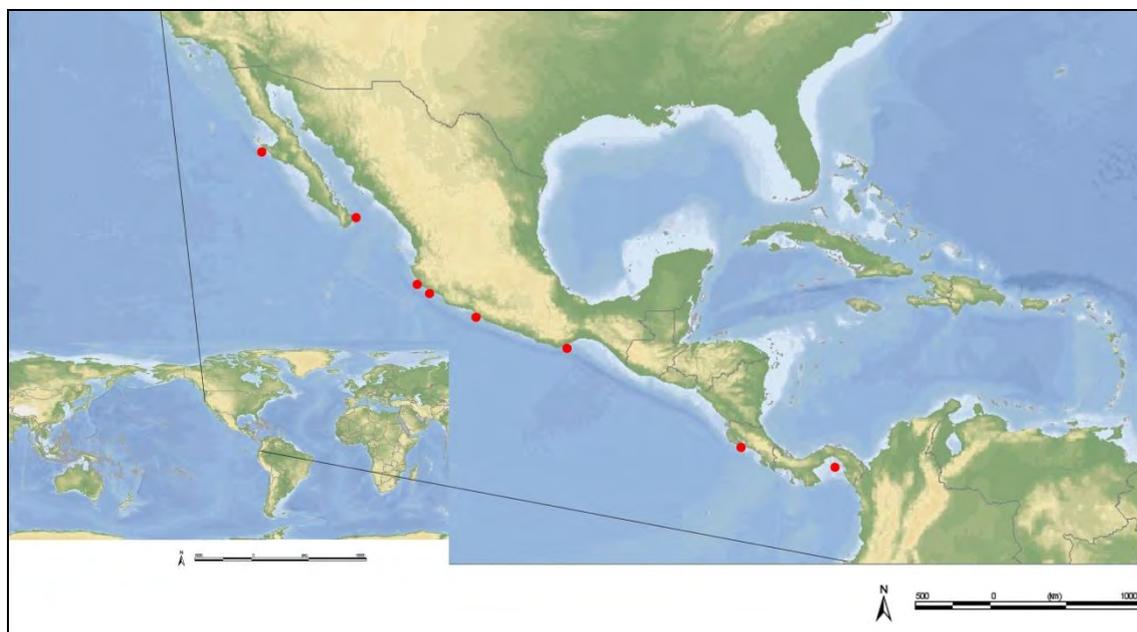
Matriz de Datos Condensada

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	
<i>Psdorsipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	
<i>Psdplanum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	?	?	?	1	0	0	
<i>Psdexmani</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	?	?	0	?	?	?	1	(01)	(01)	
<i>Psiomedeeae</i>	1	?	1	1	3	1	1	1	1	1	0	?	1	1	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	1	?	?	0	?	?	?	1	0	1		
<i>Pstubercolus</i>	1	?	1	1	3	1	1	1	1	1	0	?	1	0	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	1	?	?	0	?	?	?	0	0	1		
<i>Lantillensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	?	?	?	0	1	0		
<i>Lbraziliensis</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	?	?	1	1	0	0	0	0		
<i>Ldeichmannae</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	?	?	?	1	?	?	1	1	1	0	0	0		
<i>Lhancocki</i>	0	1	1	1	2	0	0	1	1	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	?	?	?	0	1	0		
<i>Lmortenseni</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	?	?	?	1	1	0	
<i>Lnutriens</i>	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2	1	2	1	0	0	0	1	?	?	1	(01)	(01)	1	1	1	0	
<i>Lornata</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	?	?	1	1	1	0	0	0	(01)	
<i>Lveleronis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	?	?	?	1	?	?	1	1	1	0	0	0	0	
36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	2	0	0	1	0	0	?	1	0	?	?	0	0	0	(01)	1	(02)	0	0	0	1	0	1	1	?	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	?
(01)	(01)	(01)	1	?	0	1	(01)	0	1	1	0	1	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	?	0	0	0	0	0	1	1	1	?	
1	1	1	1	?	0	1	(01)	(012)	0	?	?	1	?	0	0	(012)	1	(02)	1	1	?	?	?	1	0	0	1	0	0	0	0	(01)	1	1	?	
0	(12)	1	1	?	0	1	(01)	2	0	?	?	1	?	0	0	1	1	2	1	1	?	?	?	1	1	1	?	0	1	0	0	0	1	(01)	1	?
1	0	0	0	1	0	1	(01)	1	0	?	?	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	(01)
0	2	0	0	1	1	1	0	2	0	?	?	1	?	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	0	1
1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	?	?	1	?	1	1	2	1	0	0	1	?	?	?	1	1	1	?	0	1	1	0	0	0	1	1	?
1	0	0	0	1	0	1	(01)	1	0	?	?	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	?
0	1	0	1	?	0	0	?	2	0	?	?	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	(12)	0	1	0	1	0	1	(01)	1	0	1	(01)	1	?
1	2	0	0	1	0	1	0	(12)	0	?	?	1	?	0	0	0	1	0	0	1	?	?	?	1	1	1	?	0	1	1	0	0	1	0	1	?
1	2	0	0	1	0	(01)	0	2	1	1	1	1	?	0	1	1	1	2	0	0	(01)	(01)	1	0	0	0	0	0	(01)	1	0	(01)	(12)	1	0	1
1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	?	?	1	?	1	1	2	1	0	0	1	?	?	?	1	1	1	?	0	1	1	0	0	0	1	1	?

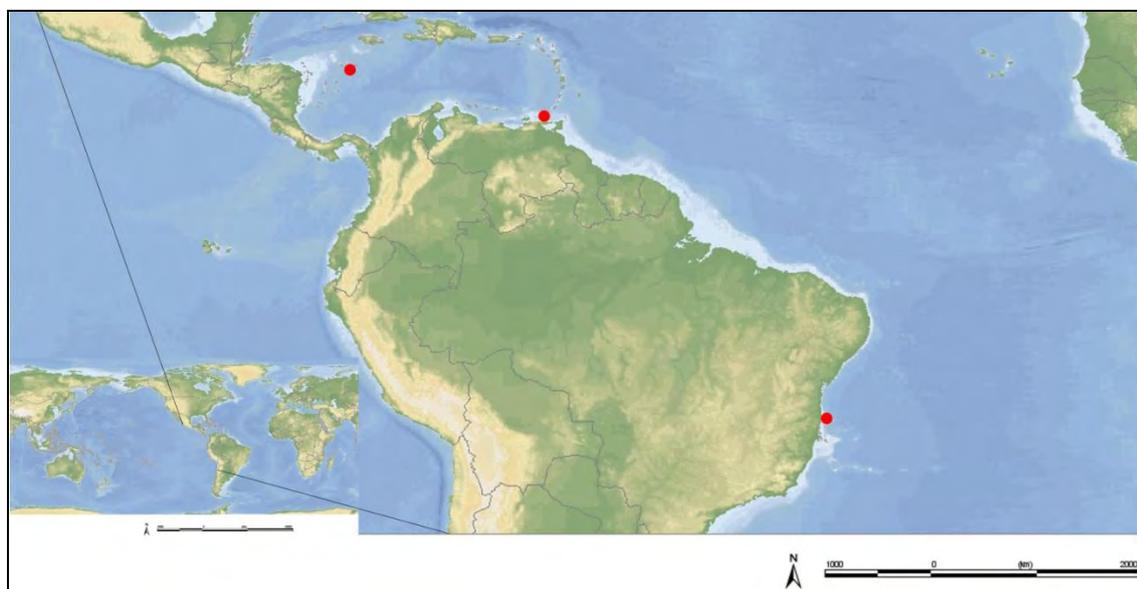
0= Caracteres Plesiomórficos (Grupo externo); 1,2,4= Caracteres Apomórficos; ?= Caracteres ausentes o sin información.

Anexo B

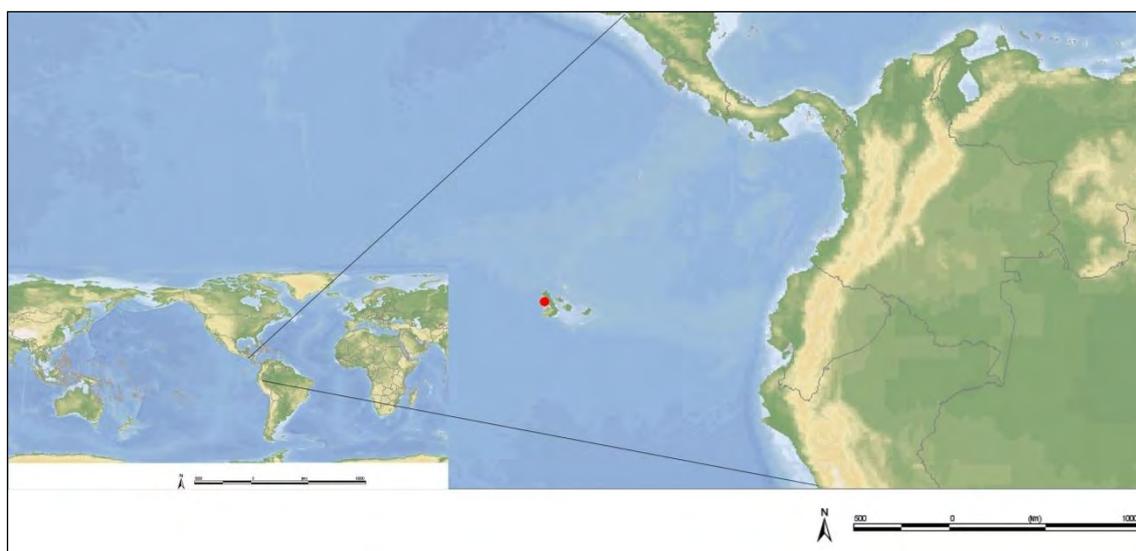
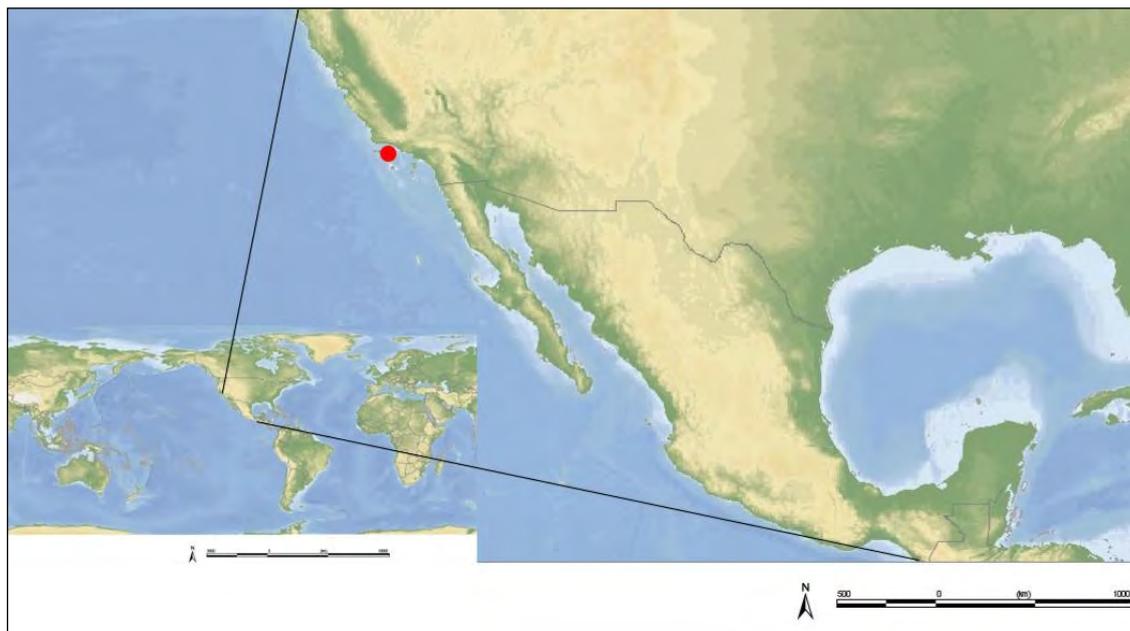
MAPAS DE DISTRIBUCIÓN



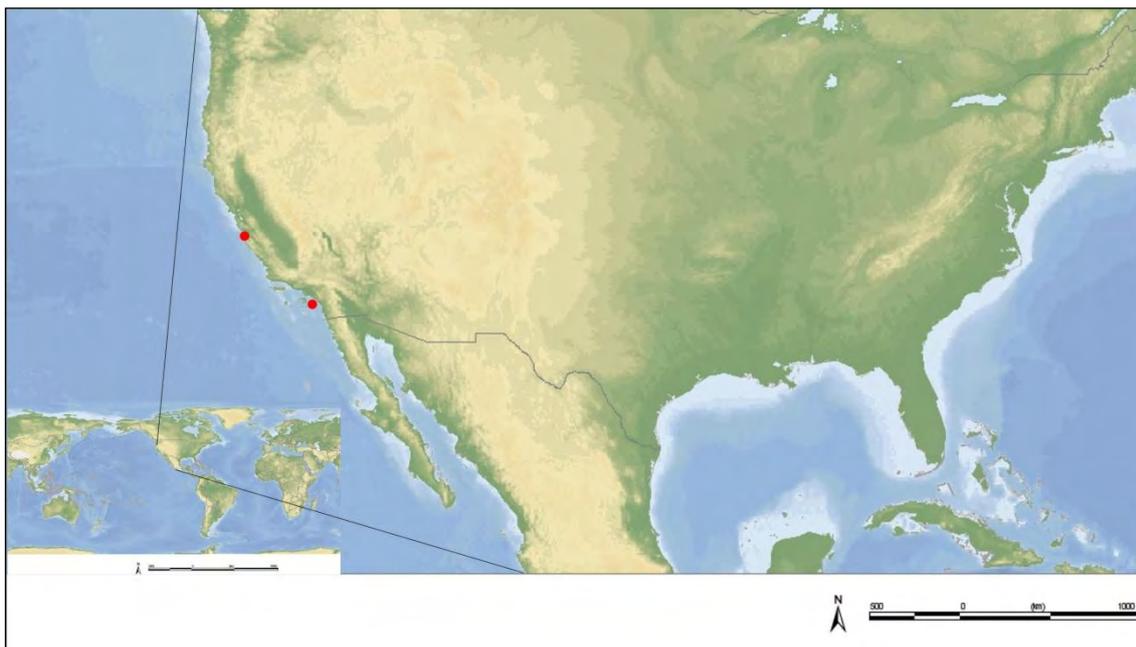
Mapa 1. Distribución geográfica de *Lissothuria ornata* Verrill, 1867. Esta especie se registra para las siguientes Ecorregiones: Ensenada California Sur; Cortesiana; Pacífico Tropical Mexicano; Chiapas-Nicaragua; Nicoya e Isla de Cocos.



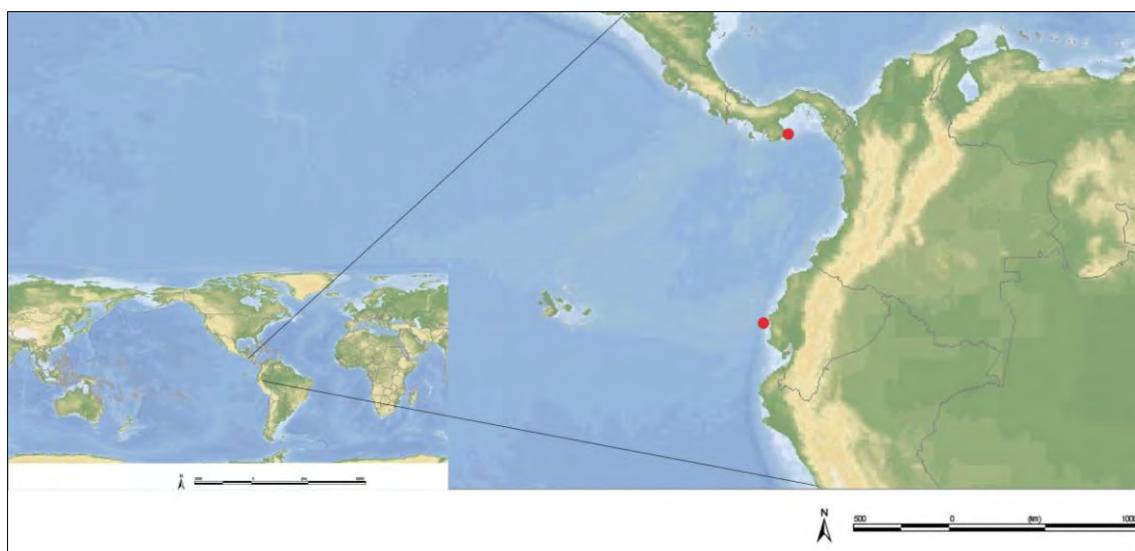
Mapa 2. Distribución geográfica de *Lissothuria braziliensis* (Théel, 1886). Esta especie se registra para las siguientes Ecorregiones: Caribeña del Suroeste; Caribeña del Sur y Brasil Este.



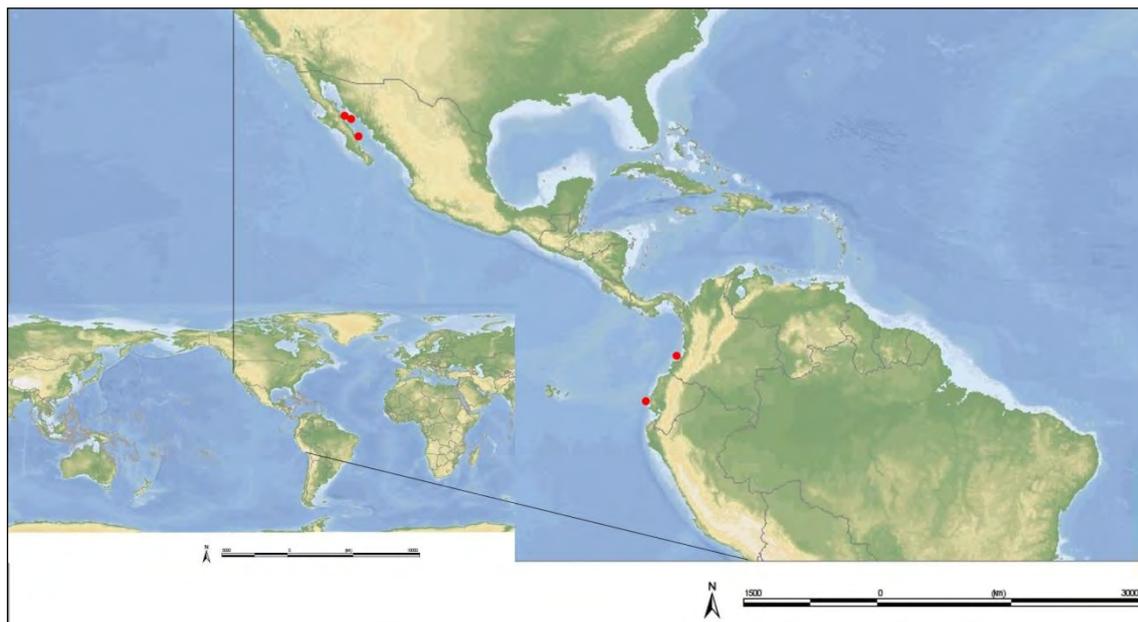
Mapas 3 y 4. Distribución geográfica de *Lissothuria veleronis* (Deichmann, 1941). Esta especie se registra para las siguientes Ecorregiones: Ensenada California Sur del Reino correspondiente a la Provincia Pacífico Norte Templado Cálida del Reino Pacífico Norte Templado (3), e Islas Galápagos Oriente de la Provincia Galápagos y Reino Pacífico Este Templado (4).



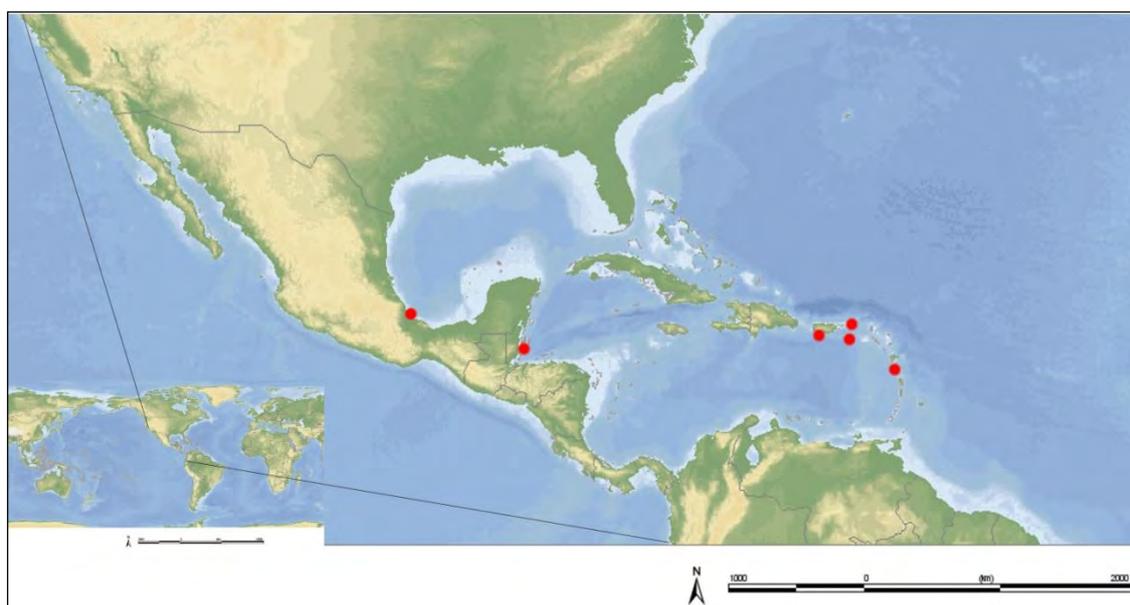
Mapa 5. Distribución geográfica de *Lissothuria nutriens* Clark H.L., 1901. Esta especie se registra para las siguientes Ecorregiones: California Norte y Ensenada California Sur, ambas del Reino Pacífico Norte Templado.



Mapa 6. Distribución geográfica de *Lissothuria ekmani* (Deichmann, 1941). Esta especie se registra para las Ecorregiones: Nicoya y Guayaquil de la Provincia y Reino Pacífico Norte Tropical.



Mapa 7. Distribución geográfica de *Lissothuria hancocki* (Deichmann, 1941). Esta especie se registra para las siguientes Ecorregiones: Cortesiana, de la Provincia Pacífico Norte Templado-Cálido, y Ensenada Panamá y Guayaquil de la Provincia Pacífico Este Tropical.



Mapa 8. Distribución geográfica de *Lissothuria antillensis* Pawson, 1967. Esta especie se registra para las siguientes Ecorregiones: Golfo de México Sur; Caribeña del Oeste; Antillas Mayores; Caribeña del Este, todas de la Provincia Atlántico Noroeste Tropical.

Anexo C

Claves de identificación para los géneros *Lissothuria*, *Psolidium* y *Psolus*

- 1. Organismos con escamas dorsales perforadas, a través de estas perforaciones cruzan algunos pies ambulacrales.....2
- 1'. Organismo con escamas dorsales imbricadas que carecen de perforaciones por donde cruzan algunos pies ambulacrales.....*Psolus* Oken
- 2. Las escamas perforadas se distribuyen sobre toda la superficie dorsal, incluyendo ambulacros e interambulacros.....*Lissothuria* Verrill
- 2'. Las escamas perforadas se limitan a los ambulacros.....*Psolidium* Ludwig

Clave de identificación para las especies del género *Lissothuria* Verrill, 1867

- 1. Organismos con espículas dorsales en forma de torres altas, relojes de arena y canastas.....2
- 1' Organismo con espículas en forma de torres, dedales y canastas; relojes de arena ausentes.....3
- 2. Base de las torres irregulares o con prolongaciones.....4
- 2'. Base de las torres regular, redondeada y más o menos plana.....5
- 3. Canastas dorsales profundas de bordes abollonados, suela con canastas someras de bordes abollonados (Distribución en el Pacífico).....*L. hancocki* (Deichmann, 1941)
- 3'. Canastas dorsales profundas, suela con canastas someras y tentáculos con rosetas (Distribución en el Golfo de México y Caribe).....*L. antillensis* Pawson, 1967
- 4. Espículas de la suela en forma de placas con bordes abollonados, fuertemente ondulados (Distribución en el Pacífico).....*L. ornata* Verrill, 1867
- 4'. Espículas de la suela en forma de placas con abollonaduras hacia el interior del margen (Distribución en el Atlántico).....*L. braziliensis* (Théel, 1886)
- 5. Espículas de la suela incluyen placas perforadas de gran tamaño, con abollonaduras en dos capas (Distribución en el Pacífico).....*L. veleronis* (Deichmann, 1941)
- 5' Espículas sólo en forma de placas abollonadas.....6
- 6. Espículas de la suela de forma más o menos cuadrangular, las abollonaduras se distribuyen también en la superficie interna de la placa, algunas placas son pequeñas en forma de botón (Distribución en el Pacífico).....*L. ekmani* (Deichmann, 1941)
- 6'. Espículas de la suela de forma más o menos redondeada, las abollonaduras son muy numerosas y se distribuyen generalmente en el margen interno de la placa (Distribución en el Pacífico).....*L. nutriens* (Clark H.L., 1901)