



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



REVISIÓN FILOGENÉTICA DEL SUBGÉNERO *Selenkothuria* DEICHMANN,
1958 (ASPIDOCHIROTIDA: HOLOTHURIIDAE)

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Doctora en Ciencias del Mar y Limnología
(Biología Marina)

p r e s e n t a

M. EN. C. MAGALI BLANCA ISABEL HONEY ESCANDÓN

Director de Tesis: Dr. Alfredo Laguarda Figueras

Comité Tutorial: Dr. Francisco A. Solís Marín, Dr. Roberto Arreguín Espinosa

México, D. F. 2012



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.

Esta tesis se realizó en el Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, con el apoyo del proyecto PAPIIT IN226308 otorgado por DGAPA.

El financiamiento para las estancias académicas fue proporcionado por el Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y el proyecto Programs for Enhancing Expertise in Taxonomy (PEET) #0529724 de la National Science Foundation.

Esta tesis se realizó como parte del proyecto PEET #0529724 de la National Science Foundation enfocado al estudio taxonómico del orden Aspidochirotida, en el cual participan especialistas en pepinos de mar de todo el mundo.

ÍNDICE

Resumen.....	2
Agradecimientos.....	3
Capítulo 1. Introducción	5
Literatura citada	8
Capítulo 2. Antecedentes	10
Literatura citada	20
Capítulo 3. Filogenia morfológica	30
Introducción	30
Objetivos	34
Métodos	34
Resultados	39
Descripción de las especies del subgénero <i>Selenkothuria</i>	41
Discusión	66
Conclusiones	68
Literatura citada	69
Capítulo 4. Filogenia molecular	83
Resumen	83
Introducción	84
Materiales y métodos.....	85
Resultados	87
Discusión	88
Agradecimientos	92
Literatura citada	93
Capítulo 5. Evidencia total	104
Introducción	104
Objetivos	108
Métodos	109
Resultados	110
Discusión	111
Evolución del grupo	117
Conclusiones	120

Literatura citada	121
Capítulo 6. Conclusiones generales.....	132
Anexo I. Codificación de caracteres morfológicos	131
Anexo II. Secuencias de ADN	138
Anexo III. Matriz de datos morfológicos	170
Anexo IV. Clave de identificación de las especies del subgénero <i>Selenkothuria</i>	175

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 3-1. Lista de especies utilizadas en este estudio.....	72
Tabla 3-2. Validez taxonómica de las especies utilizadas en este estudio.....	73
Tabla 4-1. Números de catálogo, números de GenBank de las secuencias utilizadas en este estudio.....	101
Tabla 5-1. Edades y porcentajes de divergencia de las especies de este estudio.....	125

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2-1. Anatomía interna y estructuras externas de un pepino de mar.....	25
Figura 2-2. Esquema de las espículas de la revisión realizada por Cherbonnier (1952) al holotipo de <i>Holothuria lucifuga</i> Quoy y Gaimard (1833).....	25
Figura 2-3. Esquemas originales de las espículas de <i>Holothuria glaberrima</i> y <i>H. lubrica</i> Selenka, 1867.....	26
Figura 2-4. Esquemas originales de los barrotes de <i>Holothuria erinaceus</i> y <i>H. erinaceus</i> var. <i>pygmaea</i> Semper, 1868.....	26
Figura 2-5. Esquema original de los barrotes de <i>Muelleria parva</i> Lampert, 1885 y <i>Holothuria kapiolaniae</i> Bell, 1887.....	26
Figura 2-6. Porción del esquema original de las espículas de <i>Holothuria marenzelleri</i> var. <i>theeli</i> Deichmann, 1938.....	27
Figura 2-7. Porción del esquema original de los barrotes de <i>Holothuria pseudolubrica</i> Cherbonnier, 1951.....	27
Figura 2-8. Porción del esquema original de las espículas de <i>Holothuria portovallartensis</i> Caso, 1954.....	27
Figura 2-9. Porción del esquema original de las espículas de <i>Holothuria (Selenkothuria) perrieri</i> Thandar, 1977.....	28
Figura 2-10. Esquema original de las espículas de <i>Holothuria (Selenkothuria) sinica</i> Liao, 1980.....	28

Figura 2-11. Porción de la fotografía original de las espículas de <i>Holothuria (Selenkothuria) mactanensis</i> Tan Tiu, 1981 y porción del esquema original de las espículas de <i>H. (S.) bacilla</i> Cherbonnier, 1988.....	28
Figura 2-12. Porción del esquema original de la espículas de <i>Holothuria (Selenkothuria) spinea</i> Cherbonnier, 1988. A. Barrotes, B. Mesas.....	29
Figura 2-13. Porción del esquema original de la espículas de <i>Holothuria (Selenkothuria) vittalonga</i> Cherbonnier, 1988.....	29
Figura 2-14. Porción de la fotografía de la descripción original de las espículas de <i>Holothuria (Selenkothuria) carere</i> Honey-Escandón y Solís-Marín, 2011.....	29
Figura 3-1. Espículas con forma de mesa y botón (Tomado de Samyn <i>et al.</i> , 2006).....	74
Figura 3-2. Espículas en forma de barrote y roseta (Tomado de Samyn <i>et al.</i> , 2006).....	74
Figura 3-3. Placas perforadas y placas terminales (Tomado de Samyn <i>et al.</i> , 2006).....	75
Figura 3-4. Cladograma morfológico de consenso de mayoría realizado por Appeltans (2002) para la familia Holothuriidae.....	76
Figura 3-5. Porción del cladograma de la familia Holothuriidae construido con caracteres moleculares (Modificado de G. Paulay, com. pers.).....	77
Figura 3-6. Cladograma de consenso estricto de las especies utilizadas para este estudio.....	78
Figura 3-7. Optimización del carácter “perforación de los barrotes” de la pared dorsal del cuerpo	79
Figura 3-8. Optimización del carácter “rugosidad de barrotes simples” de la pared dorsal del cuerpo.	79
Figura 3-9. Optimización del carácter “curvatura de barrotes simples” de la pared dorsal del cuerpo.	80
Figura 3-10. Optimización del carácter “espículas” del ensamble de los músculos retractores de la cloaca.	80
Figura 3-11. Optimización del carácter “disco de la mesa” de la pared dorsal del cuerpo.....	81
Figura 3-12. Optimización del carácter “corona de la espira” de la pared dorsal del cuerpo.....	81
Figura 3-13. Optimización del carácter “otras espículas” de la pared dorsal del cuerpo.....	82
Figura 4-1. Árbol de inferencia bayesiana para la filogenia del subgénero <i>Selenkothuria</i>	97
Figura 4-2. Árbol de máxima verosimilitud para la filogenia del subgénero <i>Selenkothuria</i>	98
Figura 4-3. Árbol de máxima parsimonia para la filogenia del subgénero <i>Selenkothuria</i>	99
Figura 4-4. Porción del árbol de inferencia bayesiana y distribución de <i>Selenkothuria</i> del Indo-Pacífico	100

Figura 4-5. Porción del árbol de inferencia bayesiana y distribución de <i>Selenkothuria</i> de América	100
Figura 5-1. Cladograma de evidencia total para el subgénero <i>Selenkothuria</i>	126
Figura 5-2. Optimización del carácter “otras espículas” de la pared dorsal del cuerpo	127
Figura 5-3. Optimización del carácter “disco de la mesa” de la pared dorsal del cuerpo	127
Figura 5-4. Optimización del carácter “corona de la espira” de la pared dorsal del cuerpo	128
Figura 5-5. Optimización del carácter “número de canales pétreos” de la pared dorsal del cuerpo	128
Figura 5-6. Optimización del carácter “largo de los canales pétreos” de la pared dorsal del cuerpo	129
Figura 5-7. Optimización del carácter “rugosidad de barrotos simples” de la pared dorsal del cuerpo	129
Figura 5-8. Optimización del carácter “curvatura de barrotos simples” de la pared dorsal del cuerpo	130
Figura 5-9. Optimización del carácter “perforación de los barrotos” de la pared dorsal del cuerpo	130
Figura 5-10. Optimización del carácter “espículas” del ensamble de los músculos retractores de la cloaca	131
Figura 5-11. Optimización del carácter “placas perforadas” de los pies ambulacrales ventrales	131

ÍNDICE DE LÁMINAS

Lámina 1. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>bacilla</i> Cherbonnier, 1988	43
Lámina 2. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>carere</i> Honey-Escandón & Solís-Marín, 2011	45
Lámina 3. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>erinaceus</i> Semper, 1868	47
Lámina 4. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>lubrica</i> Selenka, 1867	49
Lámina 5. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>glaberrima</i> Selenka, 1867	51
Lámina 6. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>mactanensis</i> Tan Tiu, 1981	53
Lámina 7. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>moebii</i> Ludwig, 1883	55
Lámina 8. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>parva</i> Krauss in Lampert, 1885	57
Lámina 9. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>portovallartensis</i> Caso, 1954	59
Lámina 10. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>sinica</i> Liao, 1980	61
Lámina 11. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>theeli</i> Deichmann, 1938	63
Lámina 12. <i>Holothuria</i> (<i>Selenkothuria</i>) <i>vittalonga</i> Cherbonnier, 1988	65

A mi madre
Blanca Isabel Escandón Flores
(27/12/1939 - 14/06/2010)
Con todo mi amor

RESUMEN

El subgénero *Selenkothuria* contiene doce especies de pepinos de mar de aguas someras tropicales. Estas especies comparten ciertas características morfológicas, como presencia de barrotos en la pared del cuerpo y pies ambulacrales, tentáculos modificados para alimentación por suspensión y colores oscuros. El estatus taxonómico de este subgénero ha sido controversial, pero actualmente es aceptado como un subgénero dentro del género *Holothuria*. Se realizaron análisis filogenéticos con caracteres morfológicos y moleculares (genes COI y 16S mitocondriales) por separado y en conjunto para determinar la monofilia del subgénero y conocer posibles grupos hermanos. Los árboles moleculares mostraron al subgénero *Selenkothuria* como polifilético, mientras que los árboles morfológicos y el obtenido por evidencia total apoyaron la monofilia del subgénero. El análisis por evidencia total redundó en una filogenia más robusta y con más apoyo que en los análisis por separado, por lo que se tomó como base para la interpretación de la evolución del grupo y como hipótesis de relación entre las especies del subgénero. Se obtuvieron tiempos de divergencia con base en esta topología. La monofilia obtenida del subgénero *Selenkothuria* apoya el esquema actual de clasificación. Dentro de *Selenkothuria* se encontraron dos grupos, el conformado por especies del Indo-Pacífico y el de las especies de América, con características morfológicas y distribuciones geográficas que los definen. El posible grupo hermano es el subgénero *Semperothuria*, lo cual también apoya hipótesis de filogenia propuestas anteriormente. La evolución morfológica de *Selenkothuria* y otros grupos cercanos muestran una tendencia hacia la reducción en la forma y la complejidad de las espículas dentro del género *Holothuria*. El ancestro de este subgénero se originó en el Indo-Pacífico durante el Oligoceno temprano y se distribuyó hacia las costas de América. Este estudio brinda nueva información acerca de la morfología de las especies del subgénero *Selenkothuria*, de las relaciones filogenéticas de éstas con ciertas especies del género *Holothuria* y de la evolución morfológica de este género.

AGRADECIMIENTOS

A mi mamá, mamita querida. Te agradezco mucho por amarme tanto, por procurar que nunca me faltara comida y techo, por enseñarme tus valores y sentar las bases de la persona que soy ahora. Vives en mi a través de tus enseñanzas, te llevo en mi corazón y siempre estás en mi pensamiento. Te amo mamá.

A Emmanuel, te agradezco mucho por siempre estar a mi lado, por todo tu amor, todo tu apoyo y tu comprensión en esta fase doblemente difícil. Se que en momentos fue complicado para ti, pero te agradezco mucho por tu paciencia y tu cariño para sobrellevarlo. Te amo profundamente y quiero seguir estando junto a ti por siempre. Si te dejo de ver aunque sea por unas horas o por varios días, siempre que te vuelvo a ver, iluminas mi vida.

A mis hermanos Eduardo y Sergio, porque también aprendí muchas cosas de ustedes que me permiten ser quien soy ahora. Lalo, muchas gracias por todo tu apoyo en los momentos más difíciles, por abrirme tu casa como si fuera la mía y por todo tu cariño. Ejo, gracias por aceptar las llamadas desesperadas y escucharme, tu paciencia me ayudó mucho. También agradezco a mis cuñadas, Heidy y Claudia por su apoyo y recibirme en sus casas, pero sobretodo, por estar con mis hermanos. Gracias a mi prima Varenka por el borrón y cuenta nueva que nos ha permitido seguir como una familia; y Rick por estar siempre ahí con ella. Los amo a todos.

A mi amigo durante más de quince años, Erick García Trejo. Gracias por tu gran amistad, por las pláticas, por hacerme reír y por estar siempre ahí. Eres un gran amigo. Te quiero mucho.

A mis grandes amigos integrantes del Equipo de Buceo de la Facultad de Ciencias, Emman, Regina, Norma, Luis, Mau, Ana, Ceci, Rich, Quetza y Benja, les agradezco mucho su apoyo en momentos difíciles y su comprensión en tomas de decisiones complicadas. Rex, muchas gracias por escucharme, por tu apoyo y tu paciencia, por estar siempre ahí. Miss, muchas gracias por tu apoyo en el equipo y en los momentos difíciles, gracias por todo. A Luisito por su cariño y por estar al pendiente. A Mau, por ser un ejemplo de congruencia y a Ana por su risa. A Ceci por sus palabras en momentos tristes, me ayudaron mucho. A Rich por su sabiduría en procesos doctorales y posdoctorales, a Quetza por compartir experiencias y a Benja por ser ejemplo de parsimonia. Los quiero mucho a todos.

También agradezco a los amigos y compañeros del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos. A Quetza, Julio, Tania, Andrea, Mau, Alexa, Viri, Caro, Lupita, Pablo, Nancy y Pedro. Saben que me cuesta abrirme, pero créanme que he aprendido mucho de cada uno en el ámbito académico y en el personal. Gracias por su confianza y por su paciencia, muchas gracias por su amistad. Los quiero.

Agradezco también a Miramanni Mishkin por recibirme en su casa y brindarme su amistad desde mi primera estancia en Gainesville. A mi tocaya la confianza de aceptarme en su casa durante mi estancia larga en la misma ciudad. Sin ustedes, no habría podido concluir este trabajo.

Agradezco a las personas que ayudaron durante las salidas al campo en la recolecta de material: Regina Vega, Mauricio Valdés, Luis Vences, Mauricio Montaña, Emmanuel Teyssier, Quetzalli Hernández y Carlos Linares.

Agradezco a la M. en C. Alicia Durán por la etiquetación y catalogación de los ejemplares recolectados en campo para este proyecto.

Agradezco al Equipo de Buceo de la Facultad de Ciencias por su apoyo con equipo de buceo, equipo de oxigenoterapia y botiquín, así como con personal del staff para realizar las salidas al campo.

A los Drs. Gustav Paulay y Alex Kerr por su apoyo para aceptar y llevar a cabo este proyecto como parte del proyecto PEET. A Gustav le agradezco infinitamente su apoyo para realizar las cuatro estancias en Gainesville, para utilizar el laboratorio de sistemática molecular y sus recursos, por darme acceso a los ejemplares de la Colección de Moluscos y otros

invertebrados, por sus asesorías y por su apoyo continuo durante todo este proceso. A Alex Kerr por su apoyo en la revisión del artículo y por sus sugerencias.

Muchas gracias a Sarah McPherson, Amanda Bemis, John Slapcinsky y Jenna Moore por su ayuda en la catalogación y localización de especímenes y tejidos de la Colección de Moluscos y otros invertebrados del Museo de Historia Natural de Florida. Muchas gracias también a Francois Michonneau, Sarah McPherson y Nataniel Evans por sus sugerencias en las técnicas moleculares y herramientas de alineamiento. También quiero agradecer a Chelsea Campbell, Jenna Moore, Arthur Anker y Machel por hacer más placentera mis estadías en Gainesville. Agradezco a los Dres. Claude Massin, Yves Samyn y Didier VandenSpiegel por el envío de ejemplares del Real Museo del África Central y por proporcionar fotografías de los ejemplares tipo.

A Paul Greenhall y al Dr. David Pawson por su apoyo para realizar la visita a la colección seca de invertebrados del Museo Nacional de Historia Natural del Instituto Smithsonian, en Washington, D. C.

Al Dr. Liao, del Instituto de Oceanología de la Academia China de Ciencias, por donar, amablemente, ejemplares para este estudio.

A los Drs. Francisco A. Solís Marín y Alfredo Laguarda Figueras por confiar en mi y aceptarme como estudiante de doctorado en el LSEE. A Francisco por su amistad, por su apoyo para la realización de este trabajo, por su continua asesoría y por constantemente recordarme de la importancia de la taxonomía alfa; por enseñarme todo lo que uno puede llegar a lograr. A Alfredo por todo su cariño, y su confianza, y por su apoyo incondicional para comenzar, realizar y concluir este trabajo.

Al Dr. Roberto Arreguín por darme perspectivas diferentes para el estudio de los equinodermos y por sus cuestionamientos que propician la reflexión y la investigación.

Al Dr. Juan José Morrone, por estar a lo largo de mi desarrollo como estudiante, por sus consejos y asesorías, que aunque breves, son cruciales. Gracias por tu sencillez y calidez.

Al Dr. Píndaro Díaz Jaimes, por sus invaluable sugerencias al manuscrito para redondear los resultados de este proyecto.

Al CONACyT por otorgarme la beca de doctorado con la cual pude concluir el presente proyecto.

Al Posgrado en Ciencias del y Limnología, por el apoyo económico para realizar las diferentes estancias a lo largo de este proyecto. A la Dra. Vilaclara por su interés en mi formación; a Lupita, Chantal y Diana, por realizar la pesada labor de los trámites que un Posgrado con beca conlleva y aún así, tener un buen trato con nosotros, los estudiantes. A Gaby le agradezco su apoyo en el trámite de las becas, estancias y apoyos recibidos por parte del Posgrado.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias, técnico académico del microscopio electrónico de barrido del Instituto de Biología por la preparación de muestras y la toma de fotografías de espículas.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, mi segundo hogar. Siempre ha estado presente en mi vida, desde guardería hasta el doctorado. Gracias.

CAPÍTULO 1.

INTRODUCCIÓN

La familia Holothuriidae es la más diversa del orden Aspidochirotida. Contiene alrededor de 200 especies válidas de pepinos de mar que habitan aguas tropicales, subtropicales y templadas. Estas especies están clasificadas en cinco géneros nominales: *Actinopyga* Bronn, 1860, *Bohadschia* Jaeger, 1833, *Labidodemas* Selenka, 1867, *Pearsonothuria* Levin, 1984 and *Holothuria* Linnaeus, 1767. De éstos, el género *Holothuria* es el de mayor riqueza con 160 especies, lo que propició la subdivisión del género en 18 subgéneros actualmente reconocidos. Uno de éstos es el subgénero *Selenkothuria* Deichmann, 1958. Las especies pertenecientes a este taxon se caracteriza por una capa interna de barrotos pequeños o placas embebidos en la pared del cuerpo y los pies ambulacrales; generalmente carece de una capa externa de mesas, aunque se pueden encontrar vestigios de mesas en individuos jóvenes de ciertas especies. Los ejemplares tienen piel suave, con numerosos pies cilíndricos, que forman una suela ventral más o menos distinguible, a veces arreglada en tres bandas anchas. Dorsalmente, presentan numerosas papilas, no conspicuas, que rara vez forman pequeñas verrugas. La morfología externa es muy parecida en todas las especies, los tentáculos son terminales y están modificados para alimentación por suspensión y los colores del cuerpo son oscuros en tonos grises, café y verde olivo. Todas las especies se distribuyen en aguas tropicales alrededor del mundo y viven bajo rocas en sustratos rocosos o arenosos, o entre grietas, desde la rompiente hasta 10 m de profundidad.

Debido a las similitudes en las características morfológicas, forma y tipos de espículas, y preferencias de hábitat, se ha sugerido que las especies del subgénero *Selenkothuria* tienen un origen común y que deben clasificarse en un solo grupo. Por esto, ha existido una considerable controversia en cuanto al estatus taxonómico del subgénero *Selenkothuria*. Mitsukuri (1912) y Panning (1934) incluyeron lo que posteriormente sería *Selenkothuria* como cinco variedades alopátridas (tres del Indo-Pacífico, una del Pacífico este y una del Atlántico oeste) en una sola especie, *Holothuria lubrica* Selenka, 1867. En 1958 Deichmann subdividió el género *Holothuria* en varios géneros nuevos, entre ellos, el género *Selenkothuria* al cual asignó siete especies (las cinco de autores previos y dos nuevos endémicos del Pacífico este), y designó a *H. lubrica* como la especie tipo. Después, Rowe (1969) reconstituyó el género *Holothuria* en parte y reconoció algunos de los géneros de Deichmann como subgéneros. Entre ellos, el género *Selenkothuria* fue considerado como válido tal y como lo propuso Deichmann. La clasificación de Rowe, incluido el subgénero *Selenkothuria* permanece en amplio uso actualmente y algunas

otras especies (provenientes de Madagascar, China, Filipinas y México) se han añadido a este último.

Actualmente, doce especies están reconocidas como válidas dentro de *Selenkothuria*: *H. (S.) bacilla* Cherbonnier, 1988; *H. (S.) erinaceus* Semper, 1868; *H. (S.) glaberrima* Selenka, 1867; *H. (S.) lubrica* Selenka, 1867; *H. (S.) mactanensis* Tan Tiu, 1981; *H. (S.) moebii* Ludwig, 1883; *H. (S.) parva* Krauss in Lampert, 1885; *H. (S.) portovallartensis* Caso, 1954; *H. (S.) sinica* Liao, 1980; *H. (S.) theeli* Deichmann, 1938, *H. (C.) vittalonga* Cherbonnier, 1988 y *H. (S.) carere* Honey-Escandón & Solís-Marín, 2011.

A pesar de las características morfológicas compartidas y el probable origen en común de sus especies, este subgénero no ha sido objeto de una revisión morfológica exhaustiva y no existen estudios que intenten reconstruir la filogenia para probar su monofilia. Debido a la carencia de estudios morfológicos y moleculares realizados con este subgénero, y con el fin de contribuir al conocimiento taxonómico y filogenético del género *Holothuria*, se realizó el presente estudio

Los objetivos de este trabajo son proponer una hipótesis de las relaciones filogenéticas de la especies del subgénero *Selenkothuria*, comprobar su monofilia utilizando caracteres morfológicos y moleculares, encontrar entre otros subgéneros del género *Holothuria* el grupo hermano y finalmente corroborar la identidad taxonómica de las especies que pertenecen a este subgénero.

Esta tesis contiene seis capítulos. Los Capítulos 1 y 6 son la Introducción y la Conclusión, respectivamente. El Capítulo 2 es una revisión histórica de los trabajos realizados con especies del subgénero *Selenkothuria*, así como una breve descripción de la anatomía de los pepinos de mar. Los Capítulos 3, 4 y 5 investigan diferentes tipos de datos y métodos de análisis para hallar la mejor estimación de la filogenia de *Selenkothuria*.

El Capítulo 3 se enfoca en el uso de caracteres morfológicos. Se analizaron un total de 118 caracteres estandarizados, tomados de Appeltans (2002) y Samyn *et al.* (2005). Se utilizaron once especies del subgénero *Selenkothuria*, diecisiete especies de subgéneros cercanos y una especie como grupo externo. Los caracteres morfológicos se analizaron para probar la monofilia del subgénero y examinar las relaciones de los otros subgéneros con respecto a *Selenkothuria*. En la filogenia resultante, se mapearon algunos caracteres para conocer el apoyo a los clados obtenidos.

El Capítulo 4 analiza la filogenia del subgénero *Selenkothuria* con caracteres moleculares. Se utilizaron las secuencias mitocondriales de los genes citocromo oxidasa I y subunidad 16S del ribosoma para probar la monofilia de este subgénero y conocer los grupos

más cercanos. Se representaron únicamente diez de las doce especies actualmente reconocidas, se incluyeron dieciocho especies de otros subgéneros y dos especies como grupo externo. Se discutió brevemente las relaciones obtenidas con respecto a la distribución geográfica de las especies.

El Capítulo 5 combina los datos morfológicos y los moleculares en un análisis de evidencia total. Se utilizaron 1321 caracteres en total en un análisis de máxima parsimonia para probar la monofilia del subgénero *Selenkothuria* y conocer los grupos cercanamente relacionados. Se mapearon caracteres en la filogenia resultante para obtener una explicación de la evolución del grupo; para complementarla, se obtuvieron tiempos de divergencia para cada especie con el fin de situar geológicamente los eventos de especiación. Ningún estudio de las especies de la familia Holothuriidae ha abarcado un análisis de estas características. Es el estudio más completo realizado con este subgénero hasta el momento.

Esta investigación se centra en comprender las relaciones evolutivas de las especies del subgénero *Selenkothuria* y su relación con algunos otros subgéneros. Los resultados de los tres métodos de análisis con dos diferentes tipos de datos contribuyen grandemente al conocimiento de este subgénero y proporcionan nueva información acerca del género *Holothuria*.

LITERATURA CITADA

- Appeltans, W. 2002. Phylogeny of the Holothuriidae (Echinodermata: Holothuroidea) inferred from Morphology. Tesis de licenciatura, Universidad de Bruselas.
- Bronn, H. G. 1860. Die klassen und ordnungen der strahlenthiere (Actinozoa). *Klassen und Ordnungen des Thier-reiches* 2: 1-434.
- Caso, M. 1954. Contribución al conocimiento de los holoturoideos de México. Algunas especies de oloturoideos litorales y descripción de una nueva especie, *Holothuria portovallartensis*. *Anales del Instituto de Biología* 25(1y2): 417-442.
- Cherbonnier, G. 1988. Faune de Madagascar. Echinodermes: Holothuries. Institut Francais de Recherche Scientifique Pour le Developpement en Cooperation, Paris, France, pp. 292.
- Deichmann, E. 1938. Eastern Pacific Expedition of the New York Zoological Society. XVI. Holothurians from the western coasts of Lower California and Central America and from the Galapagos Islands. *Zoologica* 23: 361-387.
- Deichmann, E. 1958. The Holothuroidea collected by the Velero III and IV during the years 1932 to 1954. Part II Aspidochirotida. The University of Southern California Publications. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 11(2): 253-349.
- Honey-Escandón M., Solís-Marín F. A. y A. Laguarda-Figueras. 2011. *Holothuria (Selenkothuria) carere*, a new species of sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) from the Mexican Pacific. *Zootaxa* 2922: 27-33.
- Jaeger, G. F. 1833. De Holothuriis. Dissertatio inauguralis. Alma Universitate Litterraria Turicensi. Turici, 58 pp.
- Lampert, K. 1885. Die Seewalzen-Holothurioidea: Eine systematische Monographie mit Bestimmungs- und Verbreitungs-Tabellen. Reisen mi Archipel der Philippinen von Dr.C. Semper.II. *Wissenschaftliche Resultate* 4:1- 310.
- Levin, V. S., Kalin, V. I. y V. A. Stonink. 1984. Chemical characters and taxonomic revision of holothurian *Bohadschia graeffei* (Semper) as refer to erection of a new genus. *Biologi of Morya*: 33-338.
- Liao Y. 1980. The Aspidochirote holothurians of China with erection of a new genus. In: Jangoux M, ed. *Echinoderms – present and past. Proceedings of the European Colloquium on Echinoderms, Brussels, Sept. 1979*. Rotterdam: Balkema Press, 115-120.
- Linne, C. 1767. Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I, Editio duodecima, reformata, Holmiae: Laurentii Salvii.
- Ludwig, H. 1883. Verzeichnifs der Holothurien des Kieler Museums. 22. Bericht Oberhessischen Gessellschaft für Natur- und Heilkunde, Giefesen.
- Mitsukuri, K. 1912. Studies on Actinopodous Holothuroidea. Journal College of the Scientific Imperial University of xTokyo, Bd. 29, Teil 2.
- Panning, A. 1934. Die gattung *Holothuria* (2. Teil). *Mitteilungen aus dem zoologischen Staatsinstitut und Zoologischen Museum in Hamburg* 44: 24-50.
- Rowe, F. 1969. A review of the family Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotida). *Bulletin of The British Museum (Natural History) Zoology* 18(4): 119-170.

Samyn, Y., Appeltans, W. y A. M. Kerr. 2005. Phylogeny of Labidodemas and the Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotida) as inferred from morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144: 103-120.

Selenka, E. 1867. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 17: 291-374.

Semper, C. 1868. Holothurien. Reisen im Archipel der Philippinen, Teil 2, Wiss. Res., Bd. 1, Leipzig.

Tan Tiu, A. S. 1981. The intertidal holothurian fauna (Echinodermata: Holothuroidea) of Mactan and the neighboring islands, Central Philippines. *The Philippine Scientist* 18: 45-119.

CAPÍTULO 2.

ANTECEDENTES

Los equinodermos son animales exclusivamente marinos que se caracterizan por poseer una simetría pentarradial más o menos conspicua, un esqueleto de carbonato de calcio (calcita) compuesto por placas intradérmicas independientes, articuladas o libres y un sistema vascular acuífero (SVA) único que regula la alimentación, locomoción y otras funciones (Hendler *et al.*, 1995). El SVA se encuentra abierto al medio a través de una madreporita (Samyn *et al.*, 2006). Poseen además un tejido conectivo flexible que permite cambiar de forma voluntaria y rápida la rigidez del animal (Hendler *et al.*, 1995; Samyn *et al.*, 2006), un sistema circulatorio hemal, un sistema digestivo completo (boca y ano) y un sistema nervioso descentralizado (Pawson, 2007).

Estos animales viven exclusivamente en el mar, desde pozas de marea hasta profundidades de 11 000 m. Pueden habitar cualquier tipo de ambiente marino, incluso ambientes extremos como las infiltraciones de metano (Sibuet y Olu, 1998). También pueden encontrarse en cualquier temperatura, desde las zonas tropicales hasta los polos. Además, son de los componentes principales de las comunidades que viven en el piso oceánico (Hendler *et al.*, 1995). Constan de más de 7 000 especies vivientes y 13 000 especies fósiles, que incluyen especies de vida libre y sésiles (Pawson, 2007).

El phylum Echinodermata se encuentra dividido en cinco clases: clase Crinoidea (lirios de mar), clase Asteroidea (estrellas de mar), clase Ophiuroidea (estrellas quebradizas y estrellas canasta), clase Echinoidea (erizos, galletas y bizcochos de mar) y la clase Holothuroidea (pepinos de mar).

Clase Holothuroidea

Los pepinos de mar tienen, generalmente, una forma cilíndrica y presentan la boca en un extremo y el ano en el otro (Figura 2-1; Hendler *et al.*, 1995). Son de talla variable (de algunos milímetros a 5 m de largo) y presentan una simetría bilateral. La boca está rodeada por un anillo de 10 a 30 tentáculos retráctiles, que son pies ambulacrales modificados para la alimentación (Hendler *et al.*, 1995). En el cuerpo, presentan pies ambulacrales que pueden estar arreglados en cinco bandas longitudinales (radios) o distribuirse en todo el cuerpo (en los radios e interradios). La zona ventral consta de tres radios (llamada *trivium*) y la dorsal, de dos radios (llamada *bivium*; Samyn *et al.*, 2006). Dorsalmente, los pies ambulacrales pueden modificarse en papilas y ventralmente suelen ser más numerosos (Hendler *et al.*, 1995).

Los podios y las papilas de las holoturias se unen internamente a los cinco canales radiales, que se juntan en el anillo acuífero ubicado en el anillo calcáreo; junto con las vesículas

de Poli y los canales pétreos, constituyen el SVA de los pepinos de mar (Samyn *et al.*, 2006). A diferencia de otros equinodermos, la apertura del SVA a través de la madreporita, se localiza en la cavidad interna del cuerpo.

Internamente, el anillo calcáreo se localiza en la parte anterior del animal, sujetando el esófago, y consta de cinco placas radiales y cinco placas interradales de calcita (Hendler *et al.*, 1995). En esta estructura se sujeta el anillo acuífero central, y se unen los músculos longitudinales (Samyn *et al.*, 2006). Éstos son cinco en total y se ubican a lo largo del cuerpo en la misma posición que los canales radiales, superpuestos a los músculos transversales (o circulares) (Hendler *et al.*, 1995). El intestino ocupa la mayor parte de la cavidad del cuerpo, y puede tener una o varias asas. En la parte posterior, el intestino se ensancha para formar la cloaca; de ahí, surgen los árboles respiratorios. Éstos se componen de sistemas de tubos arborescentes pareados que se aerean por contracciones de la cloaca (Hendler *et al.*, 1995), las cuales son reguladas por los músculos retractores de la cloaca. En algunas especies de la familia *Holothuriidae*, se pueden observar tubos blancos en la base de los árboles respiratorios, llamados túbulos de Cuvier (Samyn *et al.*, 2006). Estos órganos pueden ser expulsados a través del ano como un mecanismo de defensa ante depredadores. Las gónadas constan de uno o dos penachos unidos a la pared dorsal del cuerpo, que generalmente se componen de túbulos ramificados o no ramificados (Hendler *et al.*, 1995). Un solo ducto genital ubicado en la zona anterior, en el mesenterio dorsal, conduce a una abertura en el interradio dorsal, cerca de los tentáculos (Hendler *et al.*, 1995) por donde son liberados los gametos.

El esqueleto calcáreo de los pepinos de mar se encuentra reducido al anillo calcáreo y a placas intradérmicas microscópicas llamadas espículas (Samyn *et al.*, 2006). Estas espículas pueden estar presentes en el integumento, en los pies ambulacrales, las papilas, los tentáculos, los músculos y los órganos internos. Los tipos de espículas presentes en los tejidos son mesas, botones, barrotos, rosetas, placas perforadas y placas terminales (Hendler *et al.*, 1995; Samyn *et al.*, 2006)

Género *Holothuria*

Los pepinos de mar son importantes dentro del ecosistema marino ya que en su mayoría se alimentan de depósitos del fondo marino, como arena, lodo, sedimento y detritos (Bakus, 1973), así como de materia en suspensión. Así, incorporan materia orgánica a su sistema y desechan materia rica en aminoácidos y otros compuestos aprovechables por organismos intersticiales u otros detritívoros (Coulon y Jangoux, 1993). Además, remueven el sedimento al alimentarse o enterrarse, proveyendo de aire al sustrato y evitando la estratificación del suelo

(Mercier *et al.*, 1999). En general se encuentran en grandes densidades (hasta 32 en un metro cuadrado, dependiendo de la especie y el tamaño del organismo; Gutt y Piepenburg, 1991). Además, aparentemente han desarrollado mecanismos contra la depredación, como la evisceración, la expulsión de túbulos de Cuvier o algún otro órgano interno (Bryan *et al.*, 1997), así como el desarrollo de una sustancia venenosa para otros invertebrados llamada *holoturina* presente en algunas especies (Bakus, 1973). Así, la presencia de estos organismos en grandes cantidades y la ausencia de depredadores, convierten a los pepinos en organismos clave en el ciclo de la materia orgánica.

Los pepinos de mar son conocidos porque han sido utilizados para la industria alimenticia en diferentes países de Asia (Conand, 2004). Existen alrededor de 1600 especies de holoturias, y las que son explotadas para este fin pertenecen a varios órdenes de pepinos de mar. De éstos, el orden Aspidochirotida, con alrededor de 350 especies, es el más explotado para este fin, siendo la familia Holothuriidae Ludwig, 1894 (con 200 especies) una de las tres familias que más se aprovecha. El manejo adecuado de este recurso depende de la correcta identificación de las especies comestibles y no comestibles que se distribuyen en todo el mundo y es importante para determinar así el estado de conservación de las poblaciones que son explotadas. El género *Holothuria* Linneo, 1767 está incluido dentro de los organismos comercializados a nivel mundial (Preston, 1990) y es uno de los géneros de holoturoideos que presenta grandes problemas taxonómicos, lo que dificulta su correcta identificación en el campo.

Taxonómicamente es muy importante porque es el género tipo que da nombre a la familia (Holothuriidae Ludwig, 1894), es el que nomina a la clase de los pepinos de mar (Holothuroidea) y además constituye el 83% de la familia Holothuriidae (contiene 200 especies) y a nivel mundial, representa cerca del 10% de las especies de pepinos de mar que existen actualmente. Este género, en estudios moleculares no constituye un grupo monofilético (Kerr *et al.*, 2005; Samyn *et al.*, 2005; Borrero-Pérez *et al.*, 2010) y hasta hace poco tiempo, comenzó a estudiarse a profundidad con el fin de resolver los problemas taxonómicos y filogenéticos que presenta (Appeltans, 2002).

A lo largo de la historia taxonómica de este género, varios autores han propuesto numerosas nuevas especies, han realizado revisiones, creado grupos de especies dentro del género y se han propuesto gran cantidad de géneros alternos, lo que da una idea de la complejidad y problemática dentro del género.

El género fue propuesto por Linneo en 1758 aunque en su descripción no contenía organismos que fueran equinodermos, si no más bien se refería a grandes sifonóforos

(Deichmann, 1958). Después, Bruguiere en 1791 validó el nombre del género *Holothuria* Linneaus, 1767 al colocar una especie tipo de holoturia, *H. tremula* Linneaus, 1767 en la lista oficial de los Nombres Genéricos en Zoología (Rowe, 1969).

Brandt (1835) fue uno de los primeros en separar a los holoturoideos en grupos diferentes. Dividió al género *Holothuria* en dos subgéneros creados por él, *Thelenota* y *Microthele* y lo situó dentro de los pepinos con tentáculos peltados (Aspidochirotae).

Posteriormente, Selenka (1867) se enfocó en la presencia de los árboles respiratorios para su clasificación, y tomó como base la división de los Homoipodes hecha por Brandt (1835) en Apneumona y Pneumonophora. A éste último grupo lo dividió en tres familias, una de las cuales fue Aspidochirotae Brandt, 1835 donde incluyó al género *Holothuria* y no reconoció los subgéneros propuestos por Brandt (1835). En 1883 Ludwig reconoció tres géneros dentro la familia Aspidochirotae, incluido el género *Holothuria* y a éste lo subdividió en cuatro grupos: *Stichopus*, *Bohadschia* Jaeger, 1833, *Sporadipus* y *Holothuria*. Luego en 1894 cambió el nombre de la familia de Aspidochirotae a Holothuriidae.

Pearson (1914) posteriormente hizo una revisión del género *Holothuria*. Unió los géneros *Mülleria* Jaeger, 1833 y *Holothuria* bajo el nombre de *Holothuria* Linnaeus, 1767, el cual dividió en cinco subgéneros: *Bohadschia* y *Actinopyga* Bronn, 1860 y tres nuevos subgéneros propuestos por él, *Argiodia*, *Halodeima* y *Thymiosycia*. Una revisión exhaustiva del género *Holothuria* la realizó Panning en 1929, quien siguió la clasificación de Pearson (1914), pero sinonimizó el subgénero *Thymiosycia* con *Halodeima*. Lo mismo hizo con los géneros *Argiodia* y *Microthele*, y reconoció cuatro subgéneros para *Holothuria*: *Bohadschia*, *Actinopyga*, *Microthele* y *Halodeima*.

Varios años después, Deichmann (1958) hizo una revisión de la familia Holothuriidae con especies que se distribuyen en el Océano Pacífico y para el género *Holothuria* propuso eliminar su nombre, debido a que la descripción original de Linneo en 1758 no correspondía a ningún pepino de mar. En cambio, propuso crear doce nuevos géneros para corregir la situación taxonómica del grupo: *Microthele* Deichmann, 1958 (*non Microthele* Brandt, 1835), *Brandtothuria* Deichmann, 1958, *Lessonothuria* Deichmann, 1958, *Mertensiothuria* Deichmann, 1958, *Semperothuria* Deichmann, 1958, *Irenothuria* Deichmann, 1958, *Vaneyothuria* Deichmann, 1958, *Ludwigothuria* Deichmann, 1958, *Selenkothuria* Deichmann, 1958, *Fossothuria* Deichmann, 1958, *Jaegerothuria* Deichmann, 1958 y *Theelothuria* Deichmann, 1958.

Más de diez años después, Rowe (1969) realizó una nueva revisión de la familia y manifestó su desacuerdo con la clasificación propuesta por Deichmann (1958). Él propuso bajar

de categoría los géneros creados por ella a subgéneros, con el argumento de que el nombre del género *Holothuria* sí ha sido validado bajo las Reglas de Nomenclatura. Adicionalmente, creó cinco nuevos subgéneros estableciendo en total dieciocho para este género: *Selenkothuria*, *Semperothuria*, *Halodeima* (que incluye a *Ludwigothuria* Deichmann, 1958), *Acanthotrapeza* Rowe, 1969, *Stauropora* Rowe, 1969, *Panningothuria* Rowe, 1969, *Irenothuria*, *Platyperona* Rowe, 1969 (incluye *Microthele* Deichmann, 1958), *Thymiosycia* (incluye *Brandtothuria* Deichmann, 1958), *Mertensiothuria*, *Lessonothuria*, *Paraholothuria* Caso, 1963, *Vaneyothuria*, *Holothuria*, *Cystipus* Haacke, 1880 (incluye *Fossothuria* y *Jaegerothuria*), *Theelothuria*, *Metriatyla* Rowe, 1969 y *Microthele* Brandt, 1835.

Años después, varios autores crearon dos subgéneros más. Cherbonnier (1980) estableció el subgénero monotípico *Stichothuria* Cherbonnier, 1980; y Thandar (1988) distinguió el subgénero *Roweothuria* Thandar, 1988 para acomodar tres especies bajo este taxón.

Actualmente está aceptado que el género *Holothuria* consta de dieciocho subgéneros, algunos de los cuales aparentemente no son naturales (*Thymiosycia*, *Halodeima*, *Stauropora*, *Semperothuria*, entre otros; Paulay, com. pers.) y en revisiones morfológicas recientes, se han hecho cambios de especies de un subgénero a otro y se han suprimido subgéneros, realizando modificaciones a la taxonomía actual (e.g. Samyn y Massin, 2003; Massin *et al.*, 2004).

Subgénero *Selenkothuria*

Las especies que actualmente pertenecen al subgénero *Selenkothuria* Deichmann, 1958, fueron descritas con anterioridad por varios autores. A lo largo de la historia taxonómica de este grupo, se han presentado problemas de sinonimias y de identificación entre las especies. Debido a sus similitudes morfológicas, se han considerado cercanamente relacionadas, y en ocasiones, se ha considerado a todas estas especies como un solo grupo, el cual ha sido ubicado en diferentes categorías taxonómicas de acuerdo al autor que lo propuso.

La primera especie descrita fue *Holothuria lucifuga* (Quoy & Gaimard, 1833), proveniente de las Islas Nouvelle. La descripción no hace referencia alguna a las espículas, sólo describe la morfología externa. Revisiones posteriores del holotipo (Cherbonnier, 1952), indicaron la presencia de barrotes granulados en la piel y placas con forma de H en los pies ambulacrales ventrales (Figura 2-2).

Posteriormente, Selenka (1867) describió *Holothuria glaberrima* con muestras del Caribe (Haití, Islas Bahamas y Panamá). Esta especie presentó barrotes curvos con puntas rizadas y algunos cuerpos en forma de X (Figura 2-3A). *H. lubrica* también fue descrita por Selenka

(1867) con muestras de Acapulco, Gro. Describió unos barrotes curvos, con forma de C y la presencia de espinas a lo largo de todo el borde (Figura 2-3B).

El año siguiente, Semper (1868) describió una nueva especie, *Holothuria erinaceus*, recolectada en Bohol y las Islas Viti. Sus espículas consistieron en barrotes nudosos muy similares a los de *Holothuria glaberrima* (Figura 2-4A), por lo que Semper sugirió que ambas formas estaban relacionadas. Además, describió una variedad, *H. erinaceus* var. *pygmea*, con ejemplares recolectados en Luzon. Esta variedad presentó barrotes nudosos de formas variables además de algunas mesas, más numerosas en ejemplares más pequeños (Figura 2-4B).

En 1883 Ludwig propuso dos nuevas especies, *Holothuria moebii* y *H. marenzelleri*. La primera fue descrita a partir de ejemplares dispares de *H. pulchella* Selenka, 1867 recolectados en Hong Kong. Las espículas de esta especie consistieron en barrotes granulosos en la piel, además de placas con forma de H en los pies ventrales. *H. marenzelleri* fue recolectada en Nankauri y presentó barrotes planos, 3 a 5 veces más largos que anchos con los extremos perforados. En su publicación, Ludwig colocó ambas especies en grupos de especies diferentes y no realizó ilustraciones de las espículas.

Poco después, Lampert (1885) describió una nueva especie, *Holothuria parva*, recolectada en Natal. Las espículas constaron de barrotes cortos, masivos y anchos, cubiertos de espinas afiladas y cortas (Figura 2-5A). Lampert sugirió que debían existir formas transitorias entre *H. erinaceus*, *H. glaberrima* y *H. parva*. En 1894, este mismo autor, propuso a *H. erinaceus* como sinónimo de *H. glaberrima*, debido a la presencia de perforaciones terminales de los barrotes, y sugirió que *H. lubrica* y *H. parva* fueran aceptadas como especies válidas.

En 1886, Bell describió *Holothuria andersoni*, a partir de ejemplares recolectados en el Archipiélago de Mergui. Las espículas fueron descritas como barrotes reticulados, también comúnmente hallados en los pies ambulacrales. La descripción no contiene ninguna ilustración, pero Bell sugiere que la especie se ubicaría muy cerca de *H. lubrica*. Un año después, este mismo autor (Bell, 1887) describió *Holothuria kapiolaniae* con un sólo ejemplar proveniente de las Islas Sandwich. Presentó barrotes delicados, ligeramente curvos y muy espinosos (Figura 2-5B). Bell mencionó que esta especie se encontraba muy relacionada con *H. erinaceus*.

Bedford en 1899 describió una nueva especie, *H. willeyi*, que presenta barrotes granulados y pocas mesas con la espira reducida. Se basó en ejemplares de 2.2 y 1.7 cm de largo. Mencionó que esta especie se encuentra muy cercanamente relacionada con *H. moebii* pero no correspondía a esta especie por la ausencia de placas con forma de H.

En el siglo XX, Mitsukuri (1912) hizo una exhaustiva revisión de *Holothuria*. En cuanto a las especies de interés, llegó a la conclusión de que se trataba de una sola especie, *Holothuria lubrica*, en la cual se distinguían variedades: var. *moebii* con localidad en Hongkong; var. *glaberrima* localizada en el Caribe y el Indo-Pacífico, la cual consideró idéntica a *H. erinaceus* y *H. erinaceus* var. *pygmea*; la variedad *lubrica* con localidades en ambos lados del Océano Pacífico; var. *parva* distribuida en Asia; y var. *marenzelleri* ubicada en el océano Pacífico sur. Mitsukuri sugirió que *H. andersoni* Bell, 1886 fuera sinónimo de *H. marenzelleri* Ludwig, y que *H. kapiolaniae* Bell fuera sinónimo de *H. lubrica* Selenka; además, mencionó que los ejemplares de *H. willeyi* Bedford son en realidad especímenes juveniles de *H. moebii* Ludwig.

Panning (1934) ubicó a las especies del actual subgénero *Selenkothuria* bajo el subgénero *Halodeima* y las agrupó como una sola especie con diferentes variedades bajo el nombre del Grupo *Lubrica*. Así, la especie que para él era válida fue *H. lubrica*, con cinco variedades, como propuso anteriormente Mitsukuri (1912).

En 1938 Deichmann propuso una variedad de *H. marenzelleri*, la variedad *theeli* a partir de ejemplares recolectados en las Islas Galápagos. Las espículas consistieron de placas perforadas simétrica o asimétricamente, lisas, con márgenes rugosos (Figura 2-6). Posteriormente, ella misma la elevó al nivel de especie (Deichmann, 1958). Distinguió esta especie de la descrita por Ludwig en 1883 al basarse también en una descripción sin nombrar realizada por Theél en 1886.

Por su parte, Cherbonnier (1951) encontró una variación más espinosa de las espículas en ejemplares de *Holothuria lubrica* recolectados en Panamá (Figura 2-7). Debido a esto, propuso una nueva especie denominada *H. pseudolubrica*. Algunos años después, Caso (1954) describió una nueva especie del Pacífico mexicano, *H. portovallartensis*, que presentó barrotos planos, perforados en los extremos ó longitudinalmente excepto en el centro (Figura 2-8). Según Caso (1954) *H. portovallartensis* estaría muy relacionada con *H. theeli*, de la que difería por su distribución, morfología externa, aspecto y variedad de las espículas. También estaría en relación estrecha con *H. lubrica*, de la que se diferencia principalmente por el número de los tentáculos, aspecto, morfología y talla de las espículas, características todas ellas básicas en la determinación y diferenciación específica de estos animales.

En 1958 Deichmann realizó una revisión de la familia Holothuriidae, donde propuso varios géneros, entre ellos el género *Selenkothuria*. Designó a *Holothuria lubrica* como especie tipo y a todas las especies de este género las designó como el Grupo *Holothuria lubrica*. Reconoció siete especies: *S. moebii*, *S. parva*, *S. glaberrima*, *S. lubrica*, *S. portovallartensis*, *S.*

theeli y *S. erinaceus*. Sinonimizó *H. pseudolubrica* con *S. lubrica*, y *H. marenzelleri* con *S. erinaceus*.

Rowe (1969) en su revisión de la familia Holothuriidae, reconoció algunos de los géneros propuestos por Deichmann (1958), pero en el nivel de subgénero. Así, reconoció siete especies dentro del subgénero *Selenkothuria*: *Holothuria (Selenkothuria) lubrica*, *H. (S.) erinacea*, *H. (S.) glaberrima*, *H. (S.) moebii*, *H. (S.) parva*, *H. (S.) portovallartensis* y *H. (S.) theeli*. Consideró que existe una división entre este grupo de especies: un grupo comprende especies con barrotes espinosos y pocas mesas rudimentarias, y otro grupo consta de platos aplanados, barrotes y algunas mesas rudimentarias.

Hacia finales del siglo XX se describieron varias especies nuevas pertenecientes a este subgénero. Thandar (1977) describió *Holothuria (Selenkothuria) perrieri* para el este de Sudáfrica, con barrotes rectos o en forma de zig-zag, planos y no perforados, con espinas poco desarrolladas y una apariencia aserrada (Figura 2-9). Thandar mencionó que esta especie se parecía más a *H. (S.) lubrica* en su apariencia externa, pero difería en la forma de las espículas.

En 1980 Liao describió *Holothuria (Selenkothuria) sinica* para las costas de China. La especie presentó barrotes largos y planos, ligeramente curvos con pocos agujeros terminales y muchos laterales (Figura 2-10). Liao la distinguió de *H. erinaceus* por poseer barrotes más largos y con mayor cantidad de perforaciones. Tan Tiu (1981) describió *H. (S.) mactanensis* para la Isla Mactan en Filipinas. Los barrotes descritos eran sinuosos con márgenes espinosos irregulares y algunos perforados con uno a tres hoyos (Figura 2-11A). Tan Tiu hizo referencia a la similitud de las espículas con las de *H. (S.) erinaceus*.

Cherbonnier en 1988 describió tres especies nuevas de *Selenkothuria* para Madagascar con base en uno o dos ejemplares. Éstas son *Holothuria (Selenkothuria) bacilla*, *H. (S.) spinea* y *H. (S.) vittalonga*. Las dos primeras presentaron barrotes rectos, espinosos, con algunas perforaciones laterales (Figura 2-11B). *H. (S.) spinea* se caracterizó además, por la presencia de mesas (Figuras 2-12A y B). *H. (S.) vittalonga* presentó barrotes rectos, con proyecciones laterales y perforaciones terminales (Figura 2-13).

Smiley y Pawson (sin publicar) realizaron una revisión del orden Aspidochirotida, y en cuanto al género *Holothuria* siguieron la propuesta de Rowe (1969). Por lo tanto, para el subgénero *Selenkothuria* consideraron las siete especies que menciona Rowe en su trabajo, más tres especies propuestas posteriormente (a excepción de las propuestas por Cherbonnier), dando un total de diez especies. Sinonimizaron *H. lucifuga* Quoy & Gaimard con *H. moebii* Ludwig; el primer nombre fue suprimido por A. M. Clark (1963) en una solicitud a la Comisión del Código de Nomenclatura Zoológica, por lo que, a pesar de ser válido, ya no puede utilizarse.

En 2011 Honey-Escandón & Solís-Marín describieron una nueva especie del subgénero *Selenkothuria* del Pacífico mexicano. *Holothuria* (*Selenkothuria*) *carere* presenta barrotes rectos, lisos, con ornamentaciones y perforaciones terminales (Figura 2-14) localizados sólo en las papilas del dorso, la cloaca, la base de los tentáculos y los tentáculos.

Actualmente, existen 12 especies aceptadas para el subgénero *Selenkothuria*: *Holothuria* (*Selenkothuria*) *bacilla* Cherbonnier, 1988, *H. (S.) carere* Honey-Escandón & Solís-Marín, 2011, *H. (S.) erinaceus* Semper, 1868, *H. (S.) glaberrima* Selenka, 1867, *H. (S.) lubrica* Selenka, 1867, *H. (S.) mactanensis* Tan Tiu, 1981, *H. (S.) moebii* Ludwig, 1883, *H. (S.) parva* Krauss in Lampert, 1885, *H. (S.) portovallartensis* Caso, 1954, *H. (S.) sinica* Liao, 1980, *H. (S.) theeli* Deichmann, 1938 y *H. (S.) vittalonga* Cherbonnier, 1988.

La actual clasificación del género *Holothuria* está basada casi en su totalidad en trabajos taxonómicos. Incluso, todavía en la actualidad, se realizan estudios taxonómicos que implican comparaciones morfológicas muy cuidadosas de donde se infieren algunas relaciones evolutivas. Como ejemplo están el trabajo realizado con la familia Ropalodinidae del orden Dactylochirotida (Thandar, 2001), la revisión del género *Labidodemas* (Massin *et al.*, 2004) y del subgénero *Holothuria* (*Mertensiothuria*) (Samyn y Massin, 2003) donde se hacen transferencias de especies a géneros diferentes basadas únicamente en la comparación morfológica.

A diferencia de otros grupos más estudiados, donde se han utilizado diferentes métodos para proponer relaciones filogenéticas en organismos - como plantas (e. g. Thomas *et al.*, 2011; Caruzo *et al.*, 2011), vertebrados e invertebrados, terrestres (e. g. Driskell *et al.*, 2011; Soon y Saarma, 2011) y marinos (e. g. Lane y Shine, 2011; Modica *et al.*, 2011) tanto con caracteres morfológicos (e. g. Brady y Ward, 2005) como moleculares (e. g. Cramer *et al.*, 2011) - los estudios enfocados en encontrar relaciones filogenéticas a través de métodos objetivos como análisis cladísticos o probabilísticos, que puedan respaldar o rechazar la presente clasificación del género *Holothuria* y de la clase Holothuroidea, han sido pocos.

Dentro de los equinodermos, las clases más estudiadas son Asteroidea (estrellas de mar), Ophiuroidea (estrellas quebradizas) y Echinoidea (erizos de mar). Entre los trabajos más recientes de estos grupos están Janies *et al.* (2011), Okanishi *et al.* (En prensa), Perseke *et al.* (2008, 2010), Iuri *et al.* (2007), Foltz *et al.* (2007), Smith *et al.* (2006), Matsubara *et al.* (2005) y Stockley *et al.* (2005). En particular, la clase Holothuroidea (pepinos de mar) comenzó a ser evaluada con estos métodos apenas en 1996 (Arndt *et al.*, 1996) con la primera filogenia molecular, y en 1999 con la primera filogenia morfológica (Kerr y Kim, 1999). A partir de entonces, pocos han sido los trabajos realizados que reconstruyan la filogenia de una parte o de toda la clase Holothuroidea.

En cuanto a los análisis morfológicos, Kerr y Kim (2001) reconstruyeron una filogenia para toda la clase Holothuroidea. Kerr (2001) estudió únicamente el orden Apodida y Appeltans (2002) por su parte construyó la filogenia de toda la familia Holothuriidae. Samyn *et al.* (2005) realizaron análisis cladísticos para hallar las relaciones filogenéticas del género *Labidodemas* dentro de la familia Holothuriidae. Más recientemente, Arriaga-Ochoa (2010) construyó la filogenia de la familia Lissothuridae perteneciente al orden Dendrochirotida.

Dentro de los estudios realizados mediante sistemática molecular, está el realizado por Lacey *et al.* (2005) quienes abarcaron toda la clase Holothuroidea. Estudios restringidos a una familia o un área geográfica en particular han sido más comunes, como el realizado por Solís-Marín (2003) para la familia Synallactidae o por Kerr *et al.* (2005) en los arrecifes de coral del Pacífico oeste. Borrero-Pérez *et al.* (2010) construyeron la filogenia del género *Holothuria* con especies del Mediterráneo y el Atlántico noreste y Byrne *et al.* (2010) propusieron la filogenia de la familia Stichopodidae.

LITERATURA CITADA

- Appeltans, W. 2002. Phylogeny of the Holothuriidae (Echinodermata: Holothuroidea) inferred from Morphology. Tesis de licenciatura, Universidad de Bruselas.
- Arriaga Ochoa, J. A. 2010. Análisis filogenético del género *Lissothuria* Verrill, 1867. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, 95 pp.
- Arndt A., Marquez C., Lambert, P. y M. J. Smith. 1996. Molecular Phylogeny of Eastern Pacific Sea Cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea) Based on Mitochondrial DNA Sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6(3): 425-437.
- Bakus, G. J. 1973. The biology and ecology of tropical holothurians. En: Biology and Geology of Coral Reefs, Vol. II, Academic Press, Inc, Nueva York y Londres, p. 325-367.
- Bedford, F. P. 1899. Holothurians. Pp. 141-150. In: Willey, A. (ed.). Zoological results based on material from New Guinea, New Britain, Loyalty Islands and elsewhere, collected during 1895-7 Part II. Cambridge, UK.
- Bell, F. J. 1886. On the holothurians of the Mergui Archipelago collected for the trustees of the Indian Museum by Dr. John Anderson. *Journal Linnean Society London* 21: 25-28.
- Bell, F. J. 1887. Studies in the Holothuroidea VI. Descriptions of new species. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1887: 531-534.
- Borrero-Pérez, G. H., Gómez-Zurita, J., González-Wangüemert, M., Marcos, C. y A. Pérez-Ruzafa. 2010. Molecular systematics of the genus *Holothuria* in the Mediterranean and Northeastern Atlantic and a molecular clock for the diversification of the Holothuriidae (Echinodermata: Holothuroidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 899-905.
- Brady, S. G. y P. S. Ward. 2005. Morphological phylogeny of army ants and other dorylomorphs (Himenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 30: 593-618.
- Brandt, J. F. 1835. Prodomus descriptionis animalium ab H. Mertensio in orbis terrarum circumnavigationes observatorum. 1: 1-75. Petropoli.
- Bronn, H. G. 1860. Die klassen und ordnungen der strahlenthiere (Actinozoa). *Klassen und Ordnungen des Thier-reiches* 2: 1-434.
- Bryan, P. J., McClintok, J. B. y T. S. Hopkins. 1997. Structural and chemical defenses of echinoderms from the northern Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 210: 173-186.
- Byrne, M., Rowe, F. y S. Uthicke. 2010. Molecular taxonomy, phylogeny and evolution in the family Stichopodidae (Aspidochirotida: Holothuroidea) based on COI and 16S mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56(3): 1068-1081.
- Caruzo, M. B. R., van Ee, B. W., Cordeiro, I., Berry, P. E. & R. Riina. 2011. Molecular phylogenetics and character evolution of the "sacaca" clade: Novel relationships of *Croton* section *Cleodora* (Euphorbiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60(2): 193-206.
- Caso, M. 1954. Contribución al conocimiento de los holoturoideos de México. Algunas especies de oloturoideos litorales y descripción de una nueva especie, *Holothuria portovallartensis*. *Anales del Instituto de Biología* 25(1y2): 417-442.

- Caso, M. E. 1963. Contribución al conocimiento de los holoturoideos de México. Descripción de una n. sp. de *Holothuria* de un nuevo subgénero (*Paraholothuria* n. sg.). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 34: 367-380.
- Cherbonnier, G. 1951. Holothuries de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 2° série 41: 1-65.
- Cherbonnier, G. 1952. Les holothuries de Quoy et Gaimard. *Mémoires Institut Royal Sciences Naturelles Belgique*. 2° série 46: 1-43.
- Cherbonnier, G. 1980. Holothuries de Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris 4ème sér 2, section A* 3: 615-667.
- Cherbonnier, G. 1988. Faune de Madagascar. Echinodermes: Holothuries. Institut Français de Recherche Scientifique Pour le Développement en Coopération, Paris, France, pp. 292.
- Clark, A. M. 1963. Proposed rejection of nine specific names of Holothurioidea (Echinodermata). Z. N. (S.) 1587. *Bulletin Zoological Nomenclature* 20: 383-387.
- Conand, C. 2004. Present status of world sea cucumbers resources and utilization: An international overview. *Beche-de-mer Informative Bulletin* 19: 4-5.
- Coulon, P. y M. Jangoux. 1993. Feeding rate and sediment reworking by the holothuroid *Holothuria tubulosa* (Echinodermata) in a Mediterranean seagrass bed off Ischia Island, Italy. *Marine Ecology Progress Series* 92: 201-204.
- Cramer, C. A., Bonatto, S. L. y R. E. Reis. 2011. Molecular phylogeny of the Neoplecostominae and Hypoptopomatinae (Siluriformes: Loricariidae) using multiple genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59(1): 43-52.
- Deichmann, E. 1938. Eastern Pacific Expedition of the New York Zoological Society. XVI. Holothurians from the western coasts of Lower California and Central America and from the Galapagos Islands. *Zoologica* 23: 361-387.
- Deichmann, E. 1958. The Holothuroidea collected by the Velero III and IV during the years 1932 to 1954. Part II Aspidochirotida. The University of Southern California Publications. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 11(2): 253-349.
- Driskell, A. C., Norman, J. A., Pruett-Jones, S., Mangall, E., Sonsthagen, S. y L. Christidis. 2011. A multigene phylogeny examining evolutionary and ecological relationships in the Australo-papuan wrens of the subfamily Malurinae (Aves). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60(3): 480-485.
- Foltz, D. W., Bolton, M. T., Kelley, S. P., Kelley, B. D. y A. T. Nguyen. 2007. Combined mitochondrial and nuclear sequences support the monophyly of forcipulatacean sea stars. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43(2): 627-634.
- Gutt, J. y D. Piepenburg. 1991. Dense aggregations of three deep-sea holothurians in the southern Weddell Sea, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series* 68: 277-285.
- Haacke, W., 1880. Holothurien. Pp. 46-48, In: Beiträge zur meeres fauna der inel Mauritius und der Seychellen. (Möbius K., & Richter, F., eds). Gustav Fischer, Berlin. 352 pps.
- Hendler, G., Miller, J. E., Pawson, D. L. y P. M. Kier. 1995. Sea stars, sea urchins and allies. Echinoderms of Florida and the Caribbean. Smithsonian Institution Press, Washington, U.S. A.

- Honey-Escandón M., Solís-Marín F. A. y A. Laguarda-Figueras. 2011. *Holothuria (Selenkothuria) carere*, a new species of sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) from the Mexican Pacific. *Zootaxa* 2922: 27-33.
- Iuri V., Patti F. P. y G. Procaccini. 2007. Phylogeography of the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea): first insights from the South Tyrrhenian Sea. *Hydrobiologia* 580: 77-84.
- Jaeger, G. F. 1833. *De Holothuriis*. Dissertatio Inauguralis. Turici: Alma Universitate Litteraria Turicensi.
- Janies, D. A., Voight, J. R. y M. Daly. 2011. Echinoderm phylogeny including *Xyloplax*, a progenetic asteroid. *Systematic Biology* 60: 1-19.
- Kerr, A. M. 2001. Phylogeny of the Apodan holothurians (Echinodermata) inferred from morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 133: 53-62.
- Kerr, A.M. y J. Kim. 2001. Phylogeny of Holothuroidea (Echinodermata) inferred from Morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 133: 63-81.
- Kerr, A.M., Janies, D.A., Clouse, R.M., Samyn, Y., Kuszak, J. y J. Kim. 2005. Molecular Phylogeny of the Coral-Reef Sea Cucumbers (Holothuriidae: Aspidochirotida) Based on 16s Mitochondrial Ribosomal DNA Sequence. *Marine Biotechnology* 7: 53-60.
- Lacey, K.M.J., MacCormack, G.P., Keegan, B.F. y R. Powell. 2005. Phylogenetic relationships within the class Holothuroidea, inferred from 18s rRNA gene data. *Marine Biology* 147: 1149-1154.
- Lampert, K. 1885. Die Seewalzen-Holothurioidea: Eine systematische Monographie mit Bestimmungs- und Verbreitungs-Tabellen. Reisen mi Archipel der Philippinen von Dr.C. Semper.II. *Wissenschaftliche Resultate* 4:1- 310.
- Lane, A. y R. Shine. 2011. Phylogenetic relationships within laticaudine sea snakes (Elapidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59(3): 567-577.
- Liao Y. 1980. The Aspidochirote holothurians of China with erection of a new genus. In: Jangoux M, ed. *Echinoderms – present and past. Proceedings of the European Colloquium on Echinoderms, Brussels, Sept. 1979*. Rotterdam: Balkema Press, 115-120.
- Linne, C. 1758. *Systema naturæ per Regna tria Naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata*. Holmiae: Laurentii Salvii.
- Linne, C. 1767. *Systema Naturæ per Regna tria Naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I, Editio duodecima, reformata*, Holmiae: Laurentii Salvii.
- Ludwig, H. 1883. Verzeichnifs der Holothurien des Kieler Museums. 22. Bericht Oberhessischen Gessellschaft für Natur- und Heilkunde, Giefesen.
- Ludwig, H. L. 1894. The Holothuroidea. Reports on an exploration off the West coasts of Mexico, Central and South America, and off Galapagos Island, in Charge of Alexander Agassiz. by the U.S. Fish Commision Steamer "Albatross" during 1891. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 17(3): 1-183.
- Massin, C., Samyn, Y. y A. S Thandar. 2004. The genus *Labidodemas* (Holothuroidea: Aspidochirotida) revisited, with description of three new species and with re-positioning of *Holothuria (Ireothuria) macullochi* Deichmann, 1958. *Journal of Natural History* 38: 1811-1847.

- Matsubara, M., Komatsu, M., Araki, T., Asakawa, S., Yokobori, S., Watanabe, K. y H. Wada. 2005. The phylogenetic status of Paxillosida (Asterozoa) based on complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 598-605.
- Mercier, A., Battaglione, S. C. y J. F. Hamel. 1999. Daily burrowing cycle and feeding activity of a juvenile sea cucumbers *Holothuria scabra* in response to environmental factors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 239: 125-156.
- Mitsukuri, K. 1912. Studies on actinopodous Holothurioidea. *Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo* 29: 1-284.
- Modica, M. V., Bouchet, P., Cruaud, C., Utge, J. y M. Oliverio. 2011. Molecular phylogeny of the nutmeg shells (Neogastropoda, Cancellariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59(3): 685-697.
- Okanishi, M., O'Hara, T. D. y T. Fujita. En prensa. Molecular phylogeny of the order Euryalida (Echinodermata: Ophiurozoa), based on mitochondrial and nuclear ribosomal genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- Panning, A. 1934. Die Gattung *Holothuria* (2. Teil). *Mitteilungen aus dem zoologischen Staatsinstitut und Zoologischen Museum in Hamburg* 44: 24-50.
- Pawson, D. L. 2007. Phylum Echinodermata. *Zootaxa* 1668: 749-764.
- Pearson, J. 1914. Proposed re-classification of the genera *Mülleria* and *Holothuria*. *Spolia Zeylanica* 9(35): 163-172.
- Perseke, M., Fritsch, G., Ramsch, K., Bernt, M., Merkle, D., Middendorp, M., Bernhard, D., Stadler, P. F. y M. Schlegel. 2008. Evolution of mitochondrial gene orders in echinoderms. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47(2): 855-864.
- Perseke, M., Bernhard, D., Fritsch, G., Brümmer, F., Stadler, P. F. y M. Schlegel. 2010. Mitochondrial genome evolution in Ophiurozoa, Echinozoa, and Holothurozoa: Insights in phylogenetic relationships of Echinodermata. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56(1): 201-211.
- Preston, G. 1990. Beche-de-mer recovery rates. *Beche-de-mer Information Bulletin* 1: 7-8.
- Quoy, J. R. C. y J. P. Gaimard. 1833. Holothuries. Pp. 108-133. In: Voyage de la corvette de l'astrolabe. Exécuté par ordre du Roi Pendant les années 1826-1829- Zoologie: Zoophytes. J. Tastu, Paris. 390 pps.
- Rowe, F. 1969. A review of the family Holothuriidae (Holothurozoa: Aspidochirozoa). *Bulletin of The British Museum (Natural History) Zoology* 18(4): 119-170.
- Samyn, Y. y C. Massin. 2003. The holothurian subgenus *Mertensiothuria* (Aspidochirozoa: Holothuriidae) revisited. *Journal of Natural History* 37: 2487-2519.
- Samyn, Y., Appeltans, W. y A. M. Kerr. 2005. Phylogeny of Labidodemas and the Holothuriidae (Holothurozoa: Aspidochirozoa) as inferred from morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144: 103-120.
- Samyn, Y., VandenSpiegel, D. y C. Massin. 2006. Taxonomie des holothuries des Comores. Abc Taxa, Direction générale de la Coopération au Développement, Belgique.
- Selenka, E. 1867. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 17: 291-374.

- Semper, C. 1868. Reisen im Archipel der Philippinen. II. *Wissenschaftliche Resultate* 1: 1- 288..
- Sibuet, M. y K. Olu. 1998. Biogeography, biodiversity and fluid dependence of deep-sea cold-seep communities at active and passive margins. *Deep-Sea Research* 45: 517–567.
- Smiley, S. y D. L. Pawson. 1990-1991. An annotated catalogue of the Holothurians. Datos no publicados.
- Smith, A. B., Pisani, D., Mackenzie-Dodds, J. A., Stockley, B., Webster, B. L. y D. T. J. Littlewood. 2006. Testing the Molecular Clock: Molecular and Paleontological estimates of divergence times in the Echinoidea (Echinodermata). *Molecular Biology and Evolution* 23(10): 1832-1851.
- Solís-Marín, F. A. 2003. Taxonomic revision of the Family Synallactidae. Tesis Doctoral, University of Southampton, U. K, pp.425.
- Soon, V. y U. Saarma. 2011. Mitochondrial phylogeny of the *Chrysis ignita* (Hymenoptera: Chrysididae) species group based on simultaneous Bayesian alignment and phylogeny reconstruction. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60(1): 13-20.
- Stockley, B., Smith, A. B., Littlewood, T., Lessios, H. A. y J. A. Mackenzie-Dodds. 2005. Phylogenetics relationships of spatangoid sea urchins (Echinoidea): taxon sampling density and congruence between morphological and molecular estimates. *Zoologica Scripta* 34(5): 447-468.
- Tan Tiu, A. S. 1981. The intertidal holothurian fauna (Echinodermata: Holothuroidea) of Mactan and the neighboring islands, Central Philippines. *The Philippine Scientist* 18: 45-119.
- Thandar, A. S. 1977. Descriptions of two new species of Holothuroidea from the East Coast of South Africa. *Annals of the Natal Museum* 23(1): 57-66.
- Thandar, A. S. 1988. A new subgenus of *Holothuria* with a description of new species from the south-east Atlantic Ocean. *Journal of the Zoological Society of London* 215: 47-54.
- Thandar, A. S. 2001. The holothuroid family Ropalodinidae – its composition, distribution, phylogeny and taxonomy status. *African Zoology* 36(2): 229-243.
- Théel, H. 1886. Report on the Holothuroidea. 1. Reports on the Results of Dredging under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-1878), in the Caribbean Sea (1879-1880), and along the Eastern Coast of the United States during the summer of 1880. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 13(1): 1-20.
- Thomas, D. C., Hughes, M., Phutthai, T., Rajbhandary, S., Rubite, R., Ardi, W. H. y J. E. Richardson. 2011. A non-coding plastid DNA phylogeny of Asian *Begonia* (Begoniaceae): Evidence for morphological homoplasy and sectional polyphyly. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60(3): 428-444.

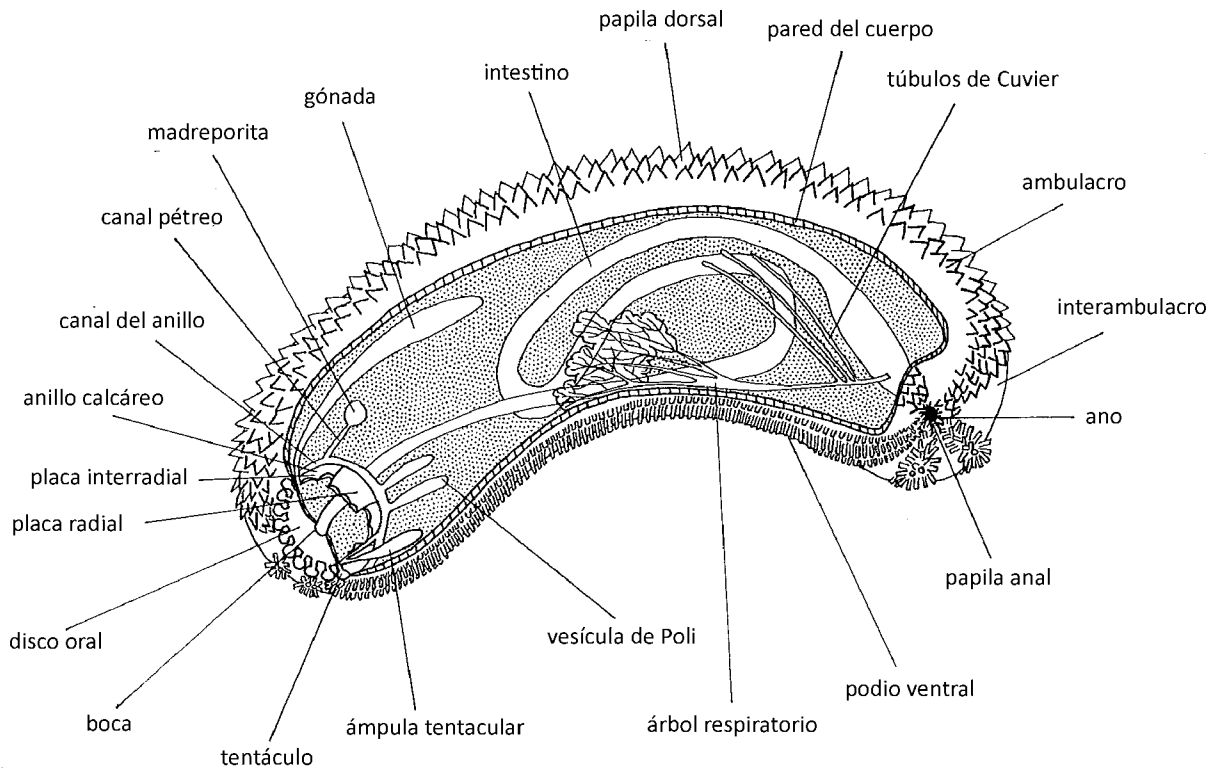


Figura 2-1. Anatomía interna y estructuras externas de un pepino de mar. Modificado de Clark y Rowe (1971).

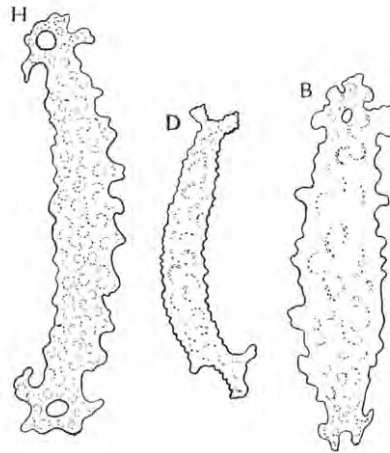


Figura 2-2. Parte del esquema de las espículas de la revisión realizada por Cherbonnier (1952) al holotipo de *Holothuria lucifuga* Quoy y Gaimard (1833).

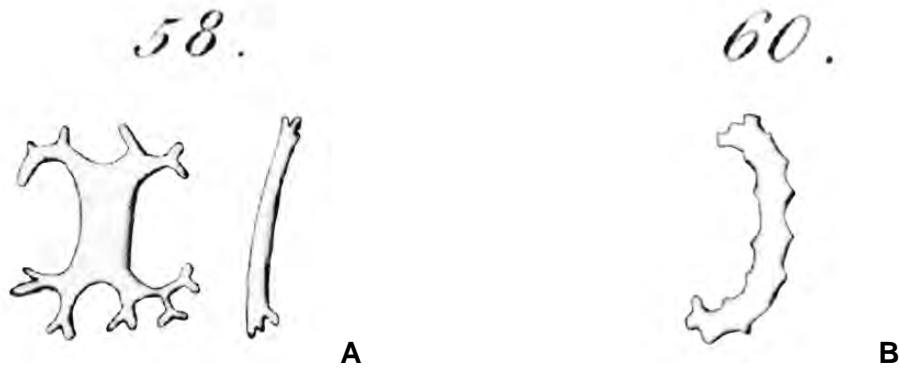


Figura 2-3. Esquemas originales de espículas de las descripciones de A. *Holothuria glaberrima* y B. *H. lubrica* Selenka, 1867.

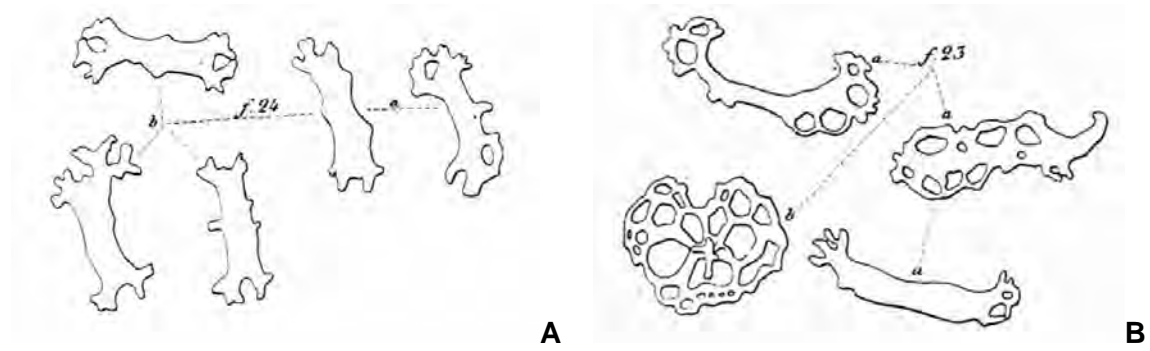


Figura 2-4. Esquemas originales de los barrotes de A. *Holothuria erinaceus* y B. *H. erinaceus* var. *pygmaea* Semper, 1868.

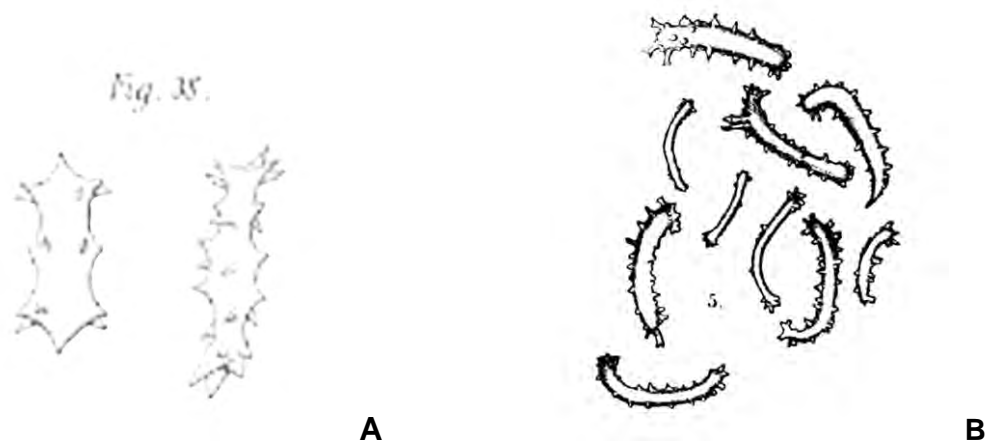


Figura 2-5. Esquema original de los barrotes de A. *Holothuria parva* Lampert, 1885 y B. *Holothuria kapiolaniae* Bell, 1887.

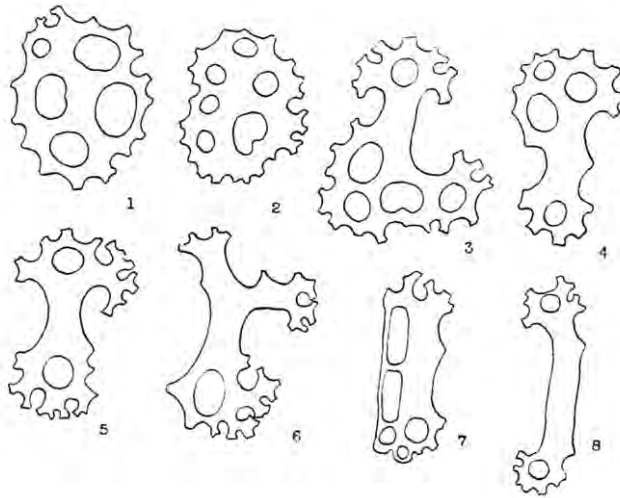


Figura 2-6. Porción del esquema original de las espículas de *Holothuria marenzelleri* var. *theeli* Deichmann, 1938.

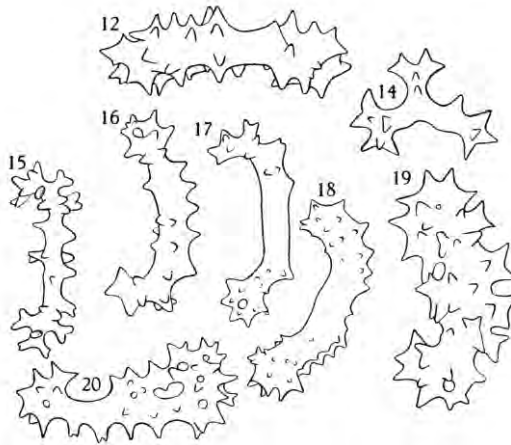


Figura 2-7. Porción del esquema original de los barrotes de *Holothuria pseudolubrica* Cherbonnier, 1951.

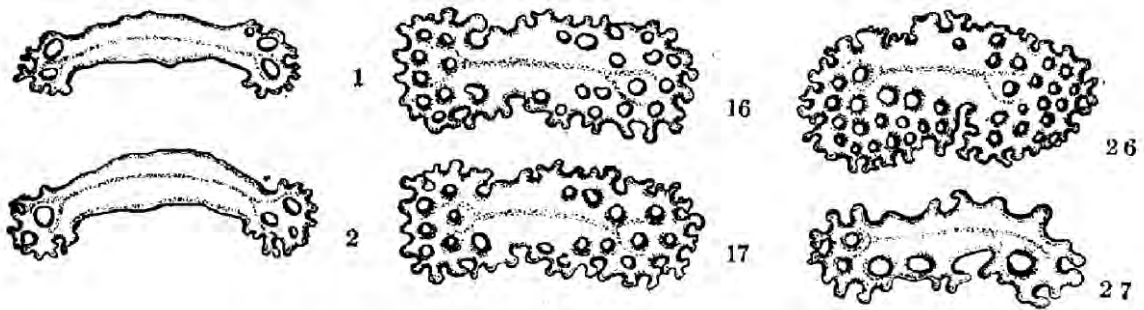


Figura 2-8. Porción del esquema original de las espículas de *Holothuria portovallartensis* Caso, 1954.

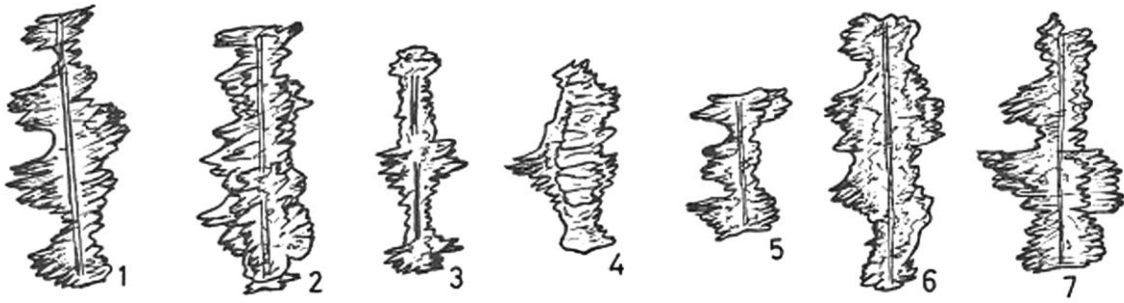


Figura 2-9. Porción del esquema original de la espículas de *Holothuria (Selenothuria) perrieri* Thandar, 1977.

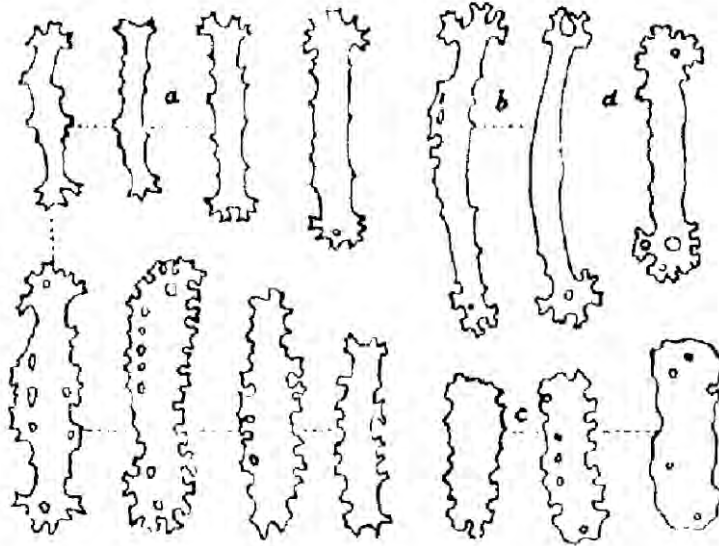
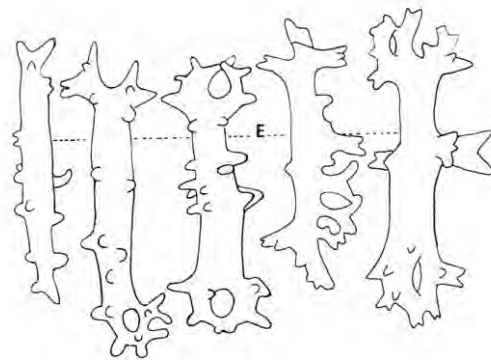


Figura 2-10. Esquema original de la espículas de *Holothuria (Selenothuria) sinica* Liao, 1980.



A



B

Figura 2-11. A. Porción de la fotografía original de las espículas de *Holothuria (Selenothuria) mactanensis* Tan Tiu, 1981. B. Porción del esquema original de las espículas de *H. (S.) bacilla* Cherbonnier, 1988.

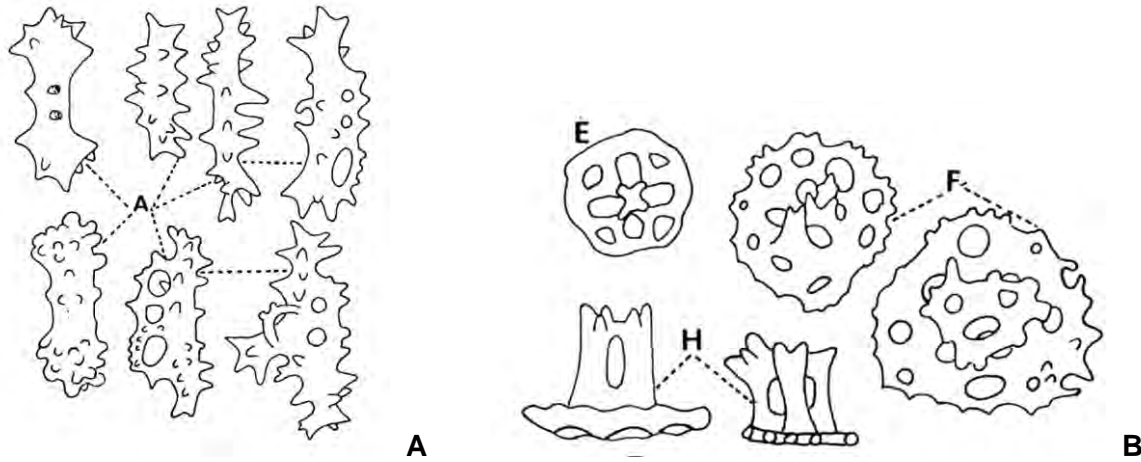


Figura 2-12. Porción del esquema original de la espículas de *Holothuria (Selenkothuria) spinea* Cherbonnier, 1988. A. Barrotos, B. Mesas.

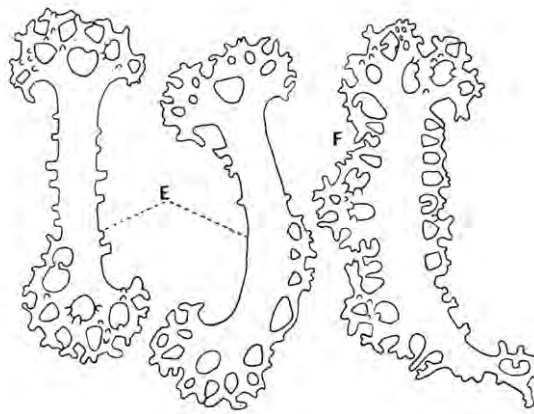


Figura 2-13. Porción del esquema original de la espículas de *Holothuria (Selenkothuria) vittalonga* Cherbonnier, 1988.

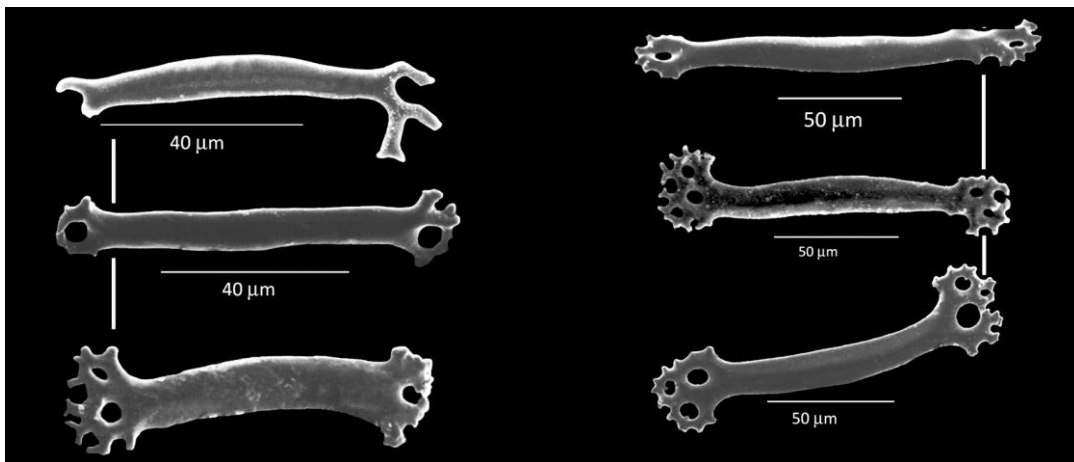


Figura 2-14. Porción de la fotografía de la descripción original de las espículas de *Holothuria (Selenkothuria) carere* Honey-Escandón y Solís-Marín, 2011.

CAPÍTULO 3.

FILOGENIA MORFOLÓGICA

INTRODUCCIÓN

Los trabajos taxonómicos basados en morfología constituyen la base del conocimiento sobre el género *Holothuria* y su actual clasificación. Desde la creación del género, y todavía en la actualidad, los autores toman decisiones taxonómicas que implican cambios en la clasificación de algún grupo de especies sólo considerando este tipo de información (e. g. Samyn y Massin, 2003; Massin *et al.*, 2004).

Las características morfológicas de la clase Holothuroidea son clave para distinguir grupos taxonómicos, desde el nivel de orden hasta el de especie. Entre los caracteres principales que se utilizan están la forma de los tentáculos, el grado de desarrollo de los pies ambulacrales, la presencia de árboles respiratorios y la simetría radial del cuerpo, que en conjunto distinguen las tres subclases Dendrochirothacea, Aspidochirothacea y Apodacea (Solís-Marín y Mata-Pérez, 1997). Para distinguir entre los órdenes que pertenecen a cada subclase, se evalúan caracteres como el número de tentáculos, forma del anillo calcáreo, forma del cuerpo, entre otros. En el nivel de familia, los caracteres a distinguir necesitan ser estudiados con más detalle, ya que implican presencia de placas en el cuerpo, presencia de suela en la zona ventral, disposición de gónadas y presencia de espículas en la pared del cuerpo, principalmente (Solís-Marín y Mata-Pérez, 1997).

En los niveles de género y especie, las características más utilizadas son la presencia de espículas, las variaciones en la forma y sus diferentes combinaciones (Deichmann, 1958; Rowe, 1969). Las espículas en los pepinos de mar son el remanente del esqueleto calcáreo que caracteriza a todos los equinodermos. Los pepinos de mar son considerados el grupo más derivado ya que no presentan un esqueleto calcáreo tal cual, si no que se encuentra fragmentado en pequeñas partículas que están orientadas y arregladas dentro del tejido (piel, tentáculos, pies ambulacrales, etc.) para darle sostén y resistencia contra el sustrato (Gilliland, 1993). La forma de estas espículas así como la presencia de algunas de ellas, se modifican tanto con el crecimiento del individuo (Cutress, 1996) como con la temperatura del medio (Massin, 1994). Se utilizan para taxonomía desde 1860 y se han creado nombres para cada una de sus variantes, por lo que podemos encontrar barrotos, mesas, botones, platos, rosetas, gránulos, pseudomesas, pseudobotones, con variaciones en forma y tamaño, perforaciones, ornamentaciones, etc. (Gilliland, 1993). Tradicionalmente, para taxonomía se han utilizado las espículas de la pared del cuerpo de la zona media dorsal, la zona media ventral y los tentáculos

(Samyn *et al.*, 2005). Sin embargo, dado que se han descubierto espículas en otras partes del cuerpo, que además pueden ayudar a determinar especies (Samyn y Massin, 2003), actualmente se utilizan espículas de prácticamente todas las zonas de la pared del cuerpo y de órganos internos como intestinos, árboles respiratorios y gónadas. También se buscan espículas en otras estructuras internas entre las que destacan los músculos longitudinales, músculos radiales y músculos suspensores de la cloaca, piel del introverso, mesenterio del intestino, etc. (Samyn y Massin, 2003; Massin *et al.*, 2004; Samyn *et al.*, 2005; G. Paulay, com. pers.). A continuación se hace una descripción de los principales tipos de espículas que se presentan en los pepinos de mar (modificada de Appeltans, 2002 y Samyn *et al.*, 2006).

Las mesas (Figura 3-1A) están conformadas por un disco que puede estar perforado por varios hoyos en la periferia y en el centro, y por cuatro pilares perpendiculares que surgen del disco; a menudo existen escalas transversales que conectan estos pilares. En la punta, los pilares generalmente terminan en una corona con espinas. La forma del disco, el número y arreglo de los hoyos, el número y altura de los pilares con respecto al diámetro del disco, el número de escalas, y la forma de las espinas de la corona son caracteres que definen a una especie en particular o grupos de especies. Las mesas pueden presentarse en la pared del cuerpo, los pies ambulacrales, las papilas dorsales, los músculos de la cloaca y las papilas anales; rara vez en los tentáculos.

Los botones (Figura 3-1B) son de forma oval y generalmente tienen dos filas paralelas de hoyos. Pueden ser lisos, ligeramente espinosos o abollonados. Los hoyos pueden estar muy abiertos o prácticamente ocluidos. Los botones pueden ser simétricos, es decir, cuando ambos lados, divididos por un eje longitudinal, tienen el mismo número y tamaño de hoyos; o pueden ser asimétricos cuando sólo existe una línea de hoyos o cuando los hoyos están fusionados. Se encuentran en la pared del cuerpo y en los pies ambulacrales.

Los barrotos (Figura 3-2A) son espículas elongadas, con forma de escala. Pueden ser rectos o curvos y pueden estar perforados o ramificados. Pueden presentar ornamentaciones como espinas o gránulos, o ser completamente lisos. Las ramificaciones generalmente son dicotómicas y complejas; ocasionalmente pueden expandirse y ramificarse en la zona media del barrote. Se encuentran típicamente en los pies ambulacrales, en los tentáculos, la cloaca y los músculos longitudinales y retractores de la cloaca; en algunos subgéneros del género *Holothuria* se presentan también en la pared del cuerpo (*Selenkothuria* y *Semperothuria*).

Las rosetas (Figura 3-2B) son espículas planas, ramificadas, que también pueden estar perforadas. Clark y Rowe (1971) propusieron que las rosetas provienen de barrotos ramificados y que a menudo asemejan un botón. Según Panning (1935) esta ramificación se da en un

ángulo de 120° con respecto al eje longitudinal del barrote; debido a ello, las rosetas pueden tener hoyos terminales, a diferencia de los botones. Las rosetas están presentes en la pared del cuerpo y los podios de numerosas especies de la familia Holothuriidae.

Las placas perforadas (Figura 3-3A) son espículas con forma de placa. Se pueden distinguir formas elongadas y anchas dentro de la familia Holothuriidae. La distribución de los hoyos las diferencian entre placas regulares (agujeros distribuidos en filas consecutivas) o irregulares (agujeros distribuidos al azar). Estas placas suelen presentarse en los pies ambulacrales, como estructuras de soporte del pie.

Las placas terminales (Figura 3-3B) son espículas con forma más o menos circular, completamente perforadas y de tamaño muy grande con respecto a las demás espículas. Se presentan en la zona final de los pies ambulacrales donde otorga soporte al suctor del pie.

Las constantes revisiones de los caracteres morfológicos en las especies que componen la familia Holothuriidae y el género *Holothuria*, con el fin de esclarecer sus relaciones evolutivas y su clasificación, han conducido a la propuesta de algunas teorías sobre su evolución y surgimiento de subgéneros. Deichmann (1958) en la revisión que realizó del género *Holothuria*, menciona que los grupos más primitivos son aquellos con numerosas mesas regulares y botones lisos regulares, que representan reminiscencias de ciertos miembros de la familia Stichopodidae similares a synaláctidos (ambas familias pertenecientes también al orden Aspidochirotida). Afirma, además, que un estado más avanzado de desarrollo está indicado por la presencia de botones irregulares, o el desarrollo de rosetas, o la reducción de la capa interna de espículas, mientras que las mesas se modifican en diferentes formas. Rowe (1969) por su parte, plantea una evolución totalmente opuesta para el género *Holothuria*. Piensa que es más probable que las especies con hábitos enterradores, que se encuentran correlacionados con formas múltiples de espículas y con tentáculos compactos y peltados adaptados para barrer el sustrato en masa hacia la boca, evolucionaron de las especies con hábitos expuestos y aferrados a las rocas correlacionados con la simplicidad en la forma de las espículas y con tentáculos arborescentes adaptados para la alimentación por suspensión. Para Rowe, el subgénero *Selenkothuria* representa la condición primitiva y en un árbol evolutivo hipotético construido por él, coloca a este subgénero en la base, como uno de los primeros en surgir a partir de una forma ancestral; otros subgéneros también primitivos, serían *Halodeima* y *Semperothuria*. Finalmente, Gilliland (1993) afirma que hay una tendencia en muchos miembros del orden Aspidochirotida a la reducción en la cantidad de espículas y al desarrollo de una pared del cuerpo predominantemente de colágeno. Dado que las mesas más antiguas halladas en el registro fósil que pertenecen a este Orden son muy similares a las de la Familia

Synallactidae y que éstas ontogenéticamente dan origen a las mesas de cuatro escalas de la Familia Holothuriidae, concluye que posiblemente compartieron un ancestro en común y que las primeras especies de esta Familia fueron muy similares a synaláctidos actuales. Por lo tanto, se infiere que la presencia de mesas es un carácter primitivo dentro de la Familia Holothuriidae y la reducción de espículas es un carácter más reciente.

Los caracteres morfológicos son muy importantes para identificación de taxones en diferentes niveles, y han sido fundamentales para construir la actual clasificación de la clase Holothuroidea. Sin embargo, se han hecho pocos estudios con métodos objetivos (e.g. análisis cladísticos) para encontrar relaciones filogenéticas basadas en caracteres morfológicos que respalden o rechacen la presente clasificación del género *Holothuria* y de la clase Holothuroidea. Los estudios existentes reconstruyen filogenias morfológicas a diferentes niveles taxonómicos. El trabajo de Kerr y Kim (1999) fue el primero en realizarse para toda la clase Holothuroidea. Se analizaron 52 caracteres morfológicos para 25 familias, que se compararon con 1075 pares de bases de ADN nuclear de sólo 9 familias. Fue el primer trabajo en hacer suposiciones acerca de la evolución de ciertos caracteres únicos de los pepinos de mar con base en una filogenia. Dos años más tarde, Kerr y Kim (2001) propusieron otra filogenia de la clase Holothuroidea construida únicamente con 23 familias y 47 caracteres morfológicos que incluyeron sinapomorfías propuestas por primera vez. Se comprobó la monofilia de 4 de los 6 órdenes de pepinos de mar y se propusieron cambios en la clasificación de la clase. Kerr (2001) por su parte reconstruyó una filogenia del orden Apodida, con 14 géneros representantes de las familias y subfamilias del orden. Con 34 caracteres en total, constituyó la primera prueba filogenética de la clasificación del orden. Appeltans (2002) fue el primero en trabajar con la familia Holothuriidae; utilizó los ejemplares tipo de cada subgénero y obtuvo una filogenia bastante resuelta que presentó algunos problemas debido a convergencia de caracteres. Esto condujo a la eliminación del análisis de varios subgéneros con el fin de hallar la mejor hipótesis de relaciones filogenéticas. Samyn *et al.* (2005) realizaron análisis cladísticos para hallar las relaciones filogenéticas del género *Labidodemas* dentro de la familia Holothuriidae; comprobaron la monofilia del género y respaldaron la inclusión de una especie anteriormente bajo el género *Holothuria* en el género *Labidodemas*, algo que habían propuesto en una publicación anterior con base en taxonomía (Massin *et al.*, 2004). Más recientemente, Arriaga-Ochoa (2010) propuso la filogenia de la familia Lissothuridae, el primer análisis cladístico para el orden Dendrochirotida.

Así, pocos son los estudios filogenéticos realizados dentro de la clase Holothuroidea que respaldan o rechazan la clasificación actual basada únicamente en revisiones morfológicas.

Concretamente, sólo dos han sido realizados para la familia Holothuriidae, los cuales se han enfocado en las relaciones entre los subgéneros (no al interior) (Appeltans, 2002) y en la relación del género *Labidodemas* con el género *Holothuria* (Samyn *et al.*, 2005). Ante la ausencia de reconstrucciones filogenéticas del género *Holothuria*, y en particular, del subgénero *Selenkothuria*, que prueben la clasificación actual, se hace necesaria la evaluación de este subgénero como grupo natural, así como la corroboración taxonómica de las especies que pertenecen a este grupo.

OBJETIVOS

- Comprobar la monofilia del subgénero *Selenkothuria* utilizando caracteres morfológicos.
- Encontrar entre los subgéneros del género *Holothuria* el grupo hermano del subgénero *Selenkothuria*.
- Corroborar la identidad taxonómica de las especies que pertenecen a este subgénero a través de revisiones morfológicas.

MÉTODOS

I. Definición del grupo interno y externo.

Actualmente, el subgénero *Selenkothuria* consta de 12 especies. Para realizar una correcta identificación de los ejemplares, se les hizo una exhaustiva revisión morfológica, se tradujeron y analizaron las descripciones originales de las especies, y cuando fue posible, se realizó una comparación morfológica con los ejemplares tipo. Así mismo, se hizo una revisión de la descripción del subgénero (Deichmann, 1958) para verificar la pertenencia de dichas especies y de dichos ejemplares al mismo. Para el presente estudio, se pudieron obtener ejemplares de 11 especies de este subgénero (Tabla 3-1). No se consideraron aspectos relevantes del hábitat, distribución y biogeografía de cada especie, ya que los datos de este tipo en las descripciones originales están ausentes, y en los catálogos de museos antiguos están incompletos. Además, los registros literarios sobre ampliación de distribución en su mayoría son erróneos debido a las malas identificaciones y a que no es posible establecer con claridad efectivamente a qué especie se hacía referencia en esa publicación. La información del hábitat y la profundidad en ejemplares recolectados recientemente, mostraron muy poca variación entre

las especies (e. g. varias especies se encuentran en el intermareal; todas llegan hasta 10 m de profundidad y se encuentran bajo rocas, etc.), o bien, constituían apomorfías de las mismas (e. g. sólo una especie se encuentra enterrada en la arena; otra, en grietas). Ante la evidente necesidad de ampliar este tipo de información para estas especies, se decidió no utilizarla para el análisis filogenético.

El grupo externo fue seleccionado con la finalidad de buscar polifilia potencial del sugénero *Selenkothuria* y se tomaron como base los cladogramas sin recortar obtenidos por Appeltans (2002) y los resultados preliminares proporcionados por Gustav Paulay (com. pers.; figuras 3-4 y 3-5). Se consideraron especies del posible grupo hermano, *Semperothuria*, y especies cercanamente relacionadas pertenecientes a los subgéneros *Halodeima*, *Vaneyothuria*, *Rowethuria*, *Stauropora* y *Holothuria*. También se utilizaron especies más distantes de los subgéneros *Thymiosycia* y *Mertensiothuria*. Para enraizar el árbol, se utilizó un género de la familia Stichopodidae, *Isostichopus*.

II. Obtención de ejemplares.

Los ejemplares de las especies que se distribuyen en México, fueron solicitados en préstamo a la Colección Nacional de Equinodermos “Ma. Elena Caso Muñoz”. Cuando no se localizaron ejemplares en buenas condiciones, se recolectaron directamente en localidades del Golfo de California, costa del Pacífico, Caribe mexicano y Golfo de México mediante buceo libre o buceo con aparatos.

En cuanto a las especies que no se distribuyen en México, como las especies del Indo-Pacífico de los subgéneros *Selenkothuria*, *Semperothuria* y *Halodeima*, se pidieron ejemplares prestados a los siguientes Museos: Museum of Natural History of Florida (FLMNH), National Museum of Natural History of the Smithsonian Institution (NMNH), Musée royal de l’Afrique centrale (MRAC) y el Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences (IOCAS).

III. Revisión de ejemplares

La revisión de la anatomía externa e interna de los ejemplares se llevó a cabo con un microscopio estereoscópico Olympus SZX7. La disección de los ejemplares se realizó con tijeras o con bisturí (según el grosor de la piel), haciendo un corte longitudinal desde la cloaca hacia la boca, en la zona entre el dorso y el vientre, del lado derecho del ejemplar. El corte se realizó con cuidado para evitar cortar estructuras internas de importancia. El anillo calcáreo se dejó íntegro, y se cortó únicamente la inserción de dos músculos longitudinales para facilitar la observación del mismo. El estudio del ejemplar se realizó comenzando por el anillo calcáreo y

finalizando en la cloaca. Para facilitar la observación de estructuras y evitar dañarlas, se colocó al ejemplar abierto en un recipiente con agua y se revisó con pinzas.

Para observar las espículas embebidas en la piel y fotografiarlas, se llevaron a cabo varios procedimientos. Las espículas para observación se prepararon de la siguiente forma: se cortó un pedazo de tejido (tegumento, podios, papilas, tentáculos, músculos ó árboles respiratorios) de aproximadamente 2 mm de lado y se colocó sobre un portaobjetos. Se le agregó una gota de hipoclorito de sodio sin diluir y se esperó unos minutos a que se disolviera el tejido. Transcurrido el tiempo, se colocó en un microscopio Nikon Eclipse 55i para su observación. Posteriormente, fue desechada. Esto se realizó con los ejemplares de los grupos externos.

Para los ejemplares del subgénero *Selenkothuria*, se realizaron preparaciones permanentes. Se llevaron a cabo los mismos pasos que en las preparaciones para observación, pero en vez de desecharse la muestra, se extrajo el hipoclorito de sodio con papel secante por un extremo de la gota; luego se realizaron, con este mismo procedimiento, hasta ocho enjuagues con agua destilada y se dejó secar. Se verificó la ausencia de cristales y se agregaron tres gotas de la resina Euparal. Con la ayuda de unas pinzas, se colocó el cubreobjetos con cuidado para evitar la formación de burbujas y se dispuso en un horno secante.

Para este mismo subgénero, se realizaron preparaciones para microscopía electrónica de barrido (MEB). Se realizaron los mismos procedimientos que para las preparaciones permanentes, pero en vez de verter resina para montar, se colocó la preparación en el microscopio estereoscópico. Con la ayuda de un pincel de un solo pelo, se colocaron una a una las espículas en las bases para MEB. Se llevaron al Laboratorio de Microscopía Electrónica del Instituto de Biología, donde se cubrieron con oro y se tomaron las fotografías correspondientes.

III. Matriz de datos

Se revisaron un total de 29 especies y 97 ejemplares. De éstos, 54 corresponden a 11 especies del subgénero *Selenkothuria* y 14 ejemplares a 4 especies del subgénero *Semperothuria*. Los 29 ejemplares restantes corresponden a 14 especies pertenecientes a los grupos externos.

En cada ejemplar se revisaron 217 caracteres y se asignaron sus estados de carácter correspondientes. Para realizar el análisis cladístico de forma apropiada, se condensó la matriz en únicamente 29 especies por 217 caracteres. Para ello, se resumió la información de todos los ejemplares de una misma especie en una sola fila. En caso de que hubiera diferentes

estados para un mismo carácter (variación intraespecífica), se eligió el estado que la mayoría de las ejemplares presentara. En caso de no existir una mayoría, se consideraron todos los estados de carácter (polimorfismo). Finalmente, se eliminaron de la matriz aquellos caracteres que no presentaran variación en todos los taxones, así como aquellos que tuvieran mucha información faltante ó caracteres no independientes, con lo que el número de caracteres se redujo a 118. Así, con estos datos, se construyó una matriz de datos morfológicos de 29 especies por 118 caracteres (Anexo III). En el Anexo I se enlistan los 118 caracteres y sus estados de carácter.

Los caracteres utilizados fueron tomados de Appeltans (2002) y Samyn *et al.* (2005), y modificados para incluir al grupo de estudio. Se utilizaron 8 caracteres de morfología externa y 12 de morfología interna; además, se revisaron caracteres de los ensambles de espículas de diferentes zonas: 20 de las espículas de la pared dorsal del cuerpo, 22 de la pared ventral del cuerpo, 19 de los pies ambulacrales del vientre, 20 de los pies ambulacrales del dorso, 4 de la pared perianal del cuerpo, 4 de las papilas anales, 3 de los tentáculos y 1 de los músculos longitudinales, 1 de los músculos retractores de la cloaca, 1 de los músculos transversales, 1 de la cloaca, 1 de las gónadas y 1 de árboles respiratorios.

Appeltans (2002) utilizó un total de 68 caracteres morfológicos, que incluyeron 1 de morfología externa general, 3 de morfología interna, 2 de la forma del anillo calcáreo, 4 de la estructura y expulsión de los túbulos de Cuvier, 50 de espículas de la pared del cuerpo, tentáculos, pies ambulacrales, músculos longitudinales, músculos de la cloaca y papilas anales. Estos caracteres no incluyeron estados de carácter que implicaran medidas (e.g. altura de la torre de la mesa, largo del canal pétreo) por considerarlas subjetivas; además, la presencia de espículas de la pared del cuerpo se consideró en forma general y únicamente se consideraron las espículas de los pies ambulacrales del vientre y no los del dorso. Por su parte, Samyn *et al.* (2005) utilizaron un mayor número de caracteres, 132 en total, que incluyeron 13 de morfología interna y externa, 3 caracteres ecológicos, 102 caracteres de ensambles de espículas de diferentes zonas del cuerpo y órganos internos y un carácter de distribución geográfica. Estos autores incluyeron caracteres cuantitativos de la morfología de las espículas y de algunas estructuras de anatomía externa e interna; en la descripción de estos caracteres está implícita la forma de evitar la subjetividad al distinguir alguna estructura como larga o corta. Por ejemplo, en la longitud del canal pétreo, el estado de carácter corto se considera cuando la estructura mide menos que 1/12 la longitud total del animal, y largo cuando rebasa esta medida. Además, incluyeron más caracteres que describen a las mesas y a los botones, así como caracteres de textura, perforaciones y presencia de espinas. Así mismo, añadieron caracteres de ensambles

de espículas de otras estructuras no consideradas por el autor anterior, como los pies ambulacrales del dorso, los músculos transversales, la cloaca y las gónadas.

Appeltans (2002) y Samyn *et al.* (2005) consideraron incluir caracteres que describieran las estructuras que se utilizan para identificar especies, así como sus diferentes estados de carácter. Además, añadieron otros estados de carácter que comúnmente no se utilizan para este fin a este nivel taxonómico dentro de la familia Holothuriidae, con el objetivo de evaluar su validez en la identificación. Tal es el caso del número de tentáculos y número y longitud de canales pétreos, entre otros. Por estas razones, y por continuar en la búsqueda de caracteres morfológicos estandarizados para la familia Holothuriidae y el orden Aspidochirotida, se consideraron como base para este estudio los caracteres morfológicos propuestos por estos autores, con algunas modificaciones.

Se incluyó el ensamble de espículas de la pared ventral del cuerpo, como un área diferente a la pared dorsal, a los pies ambulacrales ventrales y a los pies ambulacrales dorsales. Esto debido a que algunas características diagnósticas de los subgéneros implican presencia o ausencia de ciertas espículas únicamente en la pared del cuerpo; se hizo la distinción entre pared dorsal y ventral para encontrar posibles caracteres diagnósticos y verificar la variabilidad entre estas dos zonas en una misma especie. Además, se añadieron y modificaron caracteres de los barrote en estos ensambles de espículas con el fin de incluir las características únicas del subgénero *Selenkothuria*. Para evitar demasiados estados de carácter del tipo “no aplicable” en estructuras no presentes en algunos taxones, se recodificaron algunos caracteres para añadir el estado “ausente”, lo que significó un incremento en el apoyo a los clados y una disminución en el número de árboles igualmente parsimoniosos.

Para asegurar la homología de los caracteres utilizados, se usó el criterio de similitud de posición y de parecido (Wiley, 1981). En los caracteres de anatomía externa e interna, se ubicaron los diferentes órganos por su disposición en el ejemplar y se identificaron, además, por su similitud con los mismos en otros ejemplares; de este modo, se confirmó que se realizó la comparación de las mismas estructuras. En cuanto a los ensambles de espículas, también se utilizaron estos mismos criterios para las mesas, ya que se siempre se ubican en la capa externa de la pared dorsal y ventral del cuerpo, y de los pies ambulacrales dorsales y ventrales; así como para las placas terminales y las placas perforadas en estos dos últimos, ya que siempre se ubican en la porción terminal de los podios. En cuanto a las espículas con forma de botón, roseta, barrote, y sus modificaciones, se consideró que en general todas ocupan una misma posición (interna) dentro de la pared del cuerpo y los pies ambulacrales, por lo que se les consideró como diferentes estados de un mismo carácter (caracteres 31, 52, 77 y 96 del

Apéndice I). Una vez ubicados en la misma posición y registrados como variaciones de un carácter, se codificaron características de botones, rosetas o barrotes en caracteres independientes. Cabe mencionar que la adición del ensamble de espículas de la pared ventral del cuerpo, así como la determinación de la homología de las espículas, se decidió por común acuerdo de los especialistas miembros del Grupo de Trabajo con Aspidoquirótidos (página Web; G. Paulay, com. pers.) después de la realización de varias reuniones y talleres de morfología de pepinos de mar.

Samyn *et al.* (2005) incluyeron, además de los caracteres morfológicos, 3 caracteres ecológicos (hábitat) y 1 de distribución. En el presente trabajo se trataron de incluir también estos caracteres y dos más (e. g. conducta nocturna y tipo de sedimento en el intestino). Sin embargo en algunos de ellos existía demasiada variación (e. g. sedimento en el intestino, sustrato) o ninguna (e. g. conducta diurna) o faltaba información de muchos taxones o ésta era errónea debido a malas identificaciones (e. g. conducta nocturna ó distribución), por lo que se optó por eliminarlos para reducir la homoplasia en el análisis.

IV. Reconstrucción filogenética

La matriz de datos condensada (29 especies por 118 caracteres, Apéndice I) se utilizó para construir un cladograma con el programa PAUP* versión 4 (Swofford, 1999). Se realizó una búsqueda heurística con la opción de adición de secuencias al azar con 1000 réplicas, algoritmo de intercambio de ramas TBR, optimización ACCTRAN y caracteres multiestado considerados como polimorfismos. Para analizar el apoyo a los clados, se realizaron 1000 réplicas de la prueba bootstrap con la opción de adición de secuencias al azar con 10 réplicas. El mapeo de algunos caracteres sobre la filogenia resultante, se realizó con el programa MacClade 4 (Maddison y Maddison, 2005).

RESULTADOS

A. Taxonomía

La revisión morfológica, taxonómica y bibliográfica dio como resultado la existencia de 12 especies válidas actualmente para el subgénero *Selenkothuria*. En la Tabla 3-2 se muestra una relación de las 19 especies descritas que se han considerado como pertenecientes a este subgénero y su validez correspondiente. De las 12 especies válidas, se pudieron obtener varios ejemplares de sólo 11 especies y de la especie faltante únicamente se obtuvieron fotografías

del ejemplar tipo y de las espículas de algunas porciones del mismo, información no suficiente para incluirla en la matriz de datos, pero suficiente para validar su estatus.

Existe incertidumbre todavía sobre la validez de lo que ciertos autores consideran como *Holothuria (Selenkothuria) erinaceus*. El nombre y la especie son válidos, sin embargo, las espículas de la descripción original, aunque parecidas, no son iguales a lo que Cherbonnier (1988) y Samyn *et al.* (2006) identifican como *H. erinaceus*. Al revisar ejemplares de las Islas Comoros y de Madagascar identificados como *H. erinaceus*, y compararlos con las espículas de la descripción original de la especie y del tipo, se observó que no coinciden del todo. Se tiene mayor coincidencia con *H. sinica* descrita por Liao en 1980. Es decir, que lo que los autores antes mencionados consideran *H. erinaceus* en realidad podría ser *H. sinica*, mientras que la verdadera *H. erinaceus* ha sido muy poco recolectada o se encuentra mezclada con ejemplares de la otra, por lo que no se ha hecho evidente este error en la identificación. La falta de ejemplares y la mezcla de especies, hace más complicada la correcta identificación y caracterización de *H. erinaceus*. Debido a que no se tuvo acceso directamente al ejemplar tipo de *H. erinaceus* (se consultaron fotografías de los tipos en la página de internet del Museo de Bruselas), a que sólo se tuvo oportunidad de revisar un ejemplar de *H. sinica* y uno de *H. erinaceus* aparentemente “verdadera” y a que hacen falta evidencias de otro tipo de caracteres (moleculares, fotografías en vivo, hábitat, etc.), no se sugirió el cambio en la nomenclatura de las especies.

A continuación se presenta una breve descripción del subgénero *Selenkothuria* y de las 12 especies válidas que lo componen. Se presentan imágenes de los ejemplares y espículas, así como información acerca de sinonimias, material y localidad tipo, referencias de identificación y distribución geográfica y batimétrica. El significado de las siglas de los museos es el siguiente:

MNHN Museo Nacional de Historia Natural de París

ZMB Museo de Historia Natural de Berlín

ZMH Museo de Zoología de Hamburgo

ZMMU Museo de Zoología de la Universidad de Moscú

MCZ Museo de Zoología Comparada

ZMUG Museo de Zoología de la Universidad de Göttingen

NHM Museo de Historia Natural de Londres

IOCAS Instituto de Oceanología de la Academia China de Ciencias

Clase Holothuroidea
Orden Aspidochirotida Grube, 1840
Familia Holothuriidae Ludwig, 1874
Género *Holothuria* Linneaus, 1767

Subgénero *Selenkothuria* Deichmann, 1958

Selenkothuria Deichmann, 1958: 314.

Holothuria (*Selenkothuria*) Rowe, 1969: 134.

Diagnosis (modificada de Deichmann, 1958): formas de piel suave, no muy gruesa (1-3 mm), de tamaño moderado, hasta 150 mm. Con numerosos pies cilíndricos que forman una suela ventral más o menos distintiva, algunas veces arreglada en tres bandas anchas; dorsalmente, numerosas papilas, no conspicuas, que rara vez forman verrugas bajas. Tentáculos más o menos en posición terminal, a menudo tupidos, adaptados para atrapar materia en suspensión. Anatomía interna, ciertas especies con numerosos canales pétreos, otros con uno solo muy largo; generalmente una vesícula de Poli; gónadas divididas en hilos en un penacho atrás de la parte baja del anillo calcáreo; órganos de Cuvier presentes en todas las formas. Una capa externa de mesas generalmente ausente, aunque vestigios de mesas se encuentran a veces en individuos jóvenes de ciertas especies. La capa interna consiste de pequeños barrotos o placas, lisos o espinosos. Pies ventrales con una placa terminal grande y paredes con barrotos o placas del mismo tamaño que las de la piel, barrotos especiales de soporte y placas perforadas presentes rara vez. Apéndices dorsales con placas terminales reducidas o ausentes, y a menudo, barrotos más curvos y cortos. Rara vez barrotos presentes únicamente en papilas. En ciertas especies, barrotos presentes en los músculos retractores de la cloaca y en los árboles respiratorios. Color gris pálido, café claro u oscuro, verde olivo o negro; puede presentar dos hileras de manchas oscuras en el dorso, y tener la zona anterior más oscura.

Especie tipo: *Holothuria lubrica* Selenka, 1867.

Especies: *H. (S.) bacilla* Cherbonnier, 1988; *Holothuria (S.) carere* Honey-Escandón & Solís-Marín, 2011; *H. (S.) erinaceus* Semper, 1868; *H. (S.) glaberrima* Selenka, 1867; *H. (S.) lubrica* Selenka, 1867; *H. (S.) mactanensis* Tan Tiu, 1981; *H. (S.) moebii* Ludwig, 1883; *H. (S.) parva* Krauss in Lampert, 1885; *H. (S.) portovallartensis* Caso, 1954; *H. (S.) sinica* Liao, 1980; *H. (S.) theeli* Deichmann, 1938 y *H. (C.) vittalonga* Cherbonnier, 1988.

Referencias de identificación: Deichmann, 1958: 314.

Distribución geográfica: Aguas tropicales de todo el mundo.

Distribución batimétrica: Intermareal, hasta 10 m de profundidad.

***Holothuria (Selenkothuria) bacilla* Cherbonnier, 1988**

(Lámina 1)

Holothuria (Selenkothuria) bacilla Cherbonnier, 1988: 62.

Holothuria (Selenkothuria) spinea Cherbonnier, 1988: 56.

Diagnosis (modificada de Cherbonnier, 1988): Cuerpo con forma de huso, de tamaño pequeño (hasta 9.5 cm). Piel muy delgada en ejemplares pequeños (< 5 cm). Boca y ano terminales. Color uniforme, café claro u oscuro. Pies ambulacrales del vientre de color más claro o amarillento, pueden formar una suela; pies ambulacrales dorsales más pequeños y de color claro. De once a veinte tentáculos de color castaño o amarillentos. Papilas anales solitarias. Anillo calcáreo con placa radial de dos a tres veces el largo de la placa interr radial. Un canal pétreo largo, desde 1/6 hasta todo el 100% de la longitud del cuerpo, con forma aplanada y punta redondeada; a veces de tejido muy suave con motas color café. Una o dos vesículas de Poli largas (1/10 el largo del cuerpo). Túbulos de Cuvier presentes. Espículas de la pared ventral en forma de barrotes alargados, angostos, más o menos espinosos, la mayoría sin perforaciones y otros perforados distalmente. Barrotes de la pared dorsal más espinosos, con proyecciones laterales, con o sin perforaciones distales o laterales; pueden transformarse en pseudoplasmas. Barrotes de los pies del dorso cortos, delgados y lisos, algunos perforados; ó largos con puntas nodulosas. Barrotes de pies del vientre cortos, lisos y poco espinosos; pocos perforados. En ejemplares juveniles (menores a tres centímetros de largo) pocas mesas con disco perforado y torre reducida en pared del cuerpo y pies ambulacrales. Músculos retractores de la cloaca con barrotes lisos, planos, de borde ligeramente quebrado.

Referencias de identificación: Cherbonnier, 1988: 56 y 62, figs. 20 y 23; Samyn *et al.*, 2006: 88, fig. 69, y 94, fig. 72 (como *Holothuria (Selenkothuria) parva*).

Material tipo: Holotipo, MNHN Ec Hh 2952; holotipo de *H. spinea*, MNHN Ec Hh 2832.

Material examinado: 5 ejemplares: UF7334, 1 ejemplar, Nosy Be, Madagascar (13° 22' 51.9594"S, 48° 21' 1.0794"E); UF7335, 1 ejemplar, Nosy Be, Madagascar (13° 22' 51.9594"S, 48° 21' 1.0794"E); UF6879, 1 ejemplar, Nosy Be, Madagascar (13° 24' 24.84"S, 48° 17' 30.1194"E); MRAC1820, 1 ejemplar, Moheli, Archipiélago de Comoros (12° 23' 59.54"S, 43° 41' 48.07"E); MRAC1832, 1 ejemplar, Comoro Grande, Archipiélago de Comoros (11° 22' 12.23"S, 43° 18' 04.39"E).

Localidad tipo: Tulear, Isla Tanikely y Nosy Be, Madagascar (Cherbonnier, 1988).

Distribución geográfica: Conocida únicamente para Madagascar e Islas Comoros (Cherbonnier, 1988; Samyn *et al.*, 2006).

Distribución batimétrica: Intermareal hasta 3 m de profundidad.

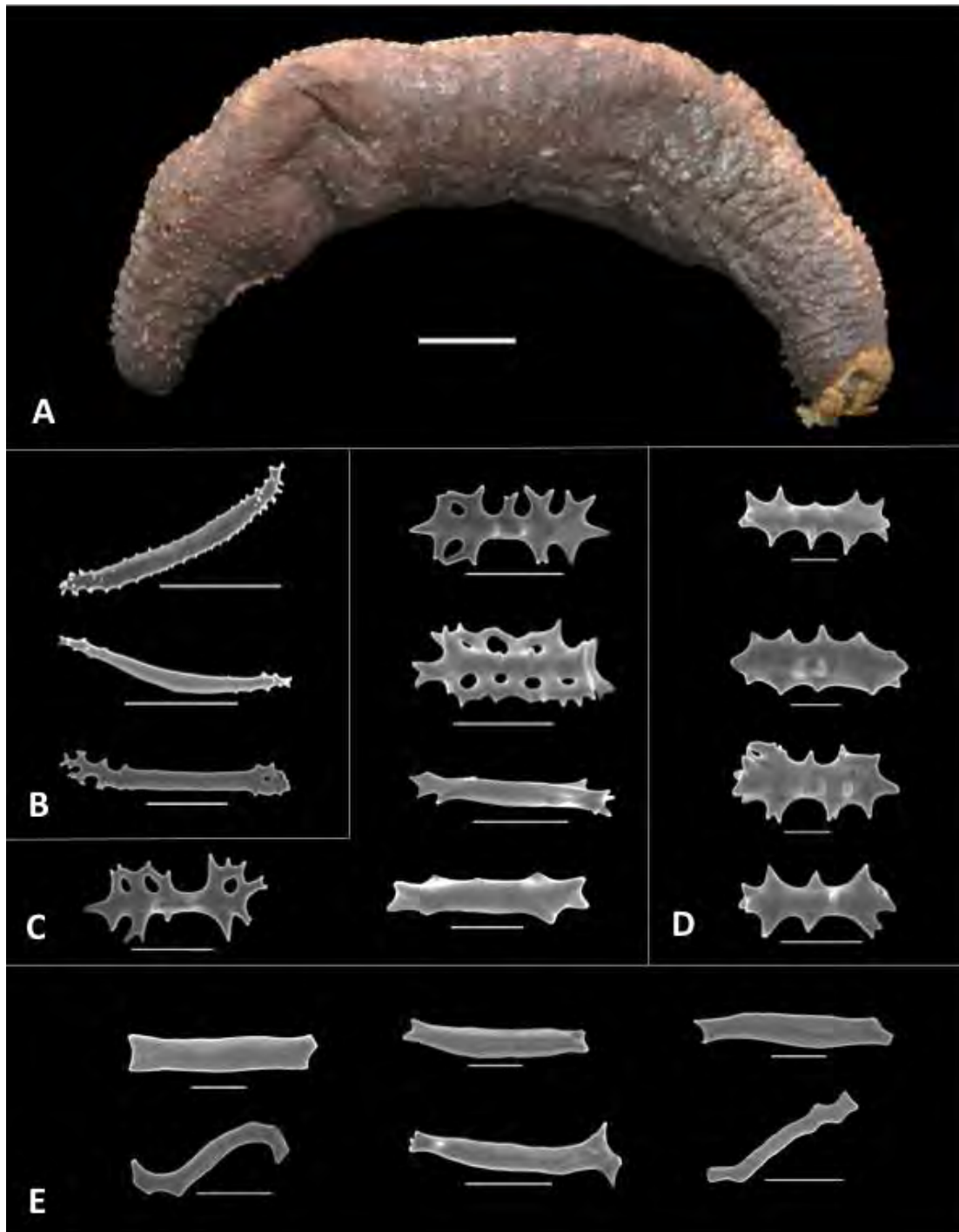


Lámina 1. *Holothuria (Selenkothuria) bacilla* Cherbonnier, 1988. A. Vista dorsal del ejemplar (escala = 1cm). B. Barrotes de los tentáculos (escala = 50 μ m). C. Barrotes de la pared del cuerpo dorsal y podios dorsales (escala = 40 μ m). D. Barrotes de la pared del cuerpo ventral y podios ventrales (escala = 20 μ m). E. Barrotes de los músculos retractores de la cloaca (escala en la hilera superior = 20 μ m; hilera inferior = 40 μ m).

***Holothuria (Selenkothuria) carere* Honey-Escandón & Solís-Marín, 2011**
(Lámina 2)

Holothuria (Selenkothuria) carere Honey-Escandón & Solís-Marín, 2011: 2.

Diagnosis (modificado de Honey-Escandón y Solís-Marín, 2011): Color café oscuro en dorso, en el área longitudinal; hacia el vientre, mezclado en pequeños parches con café más claro formando un patrón atigrado; en el dorso, ocasionalmente, dos filas de manchas negras. Pared del cuerpo cubierta por pies ambulacrales cortos, cilíndricos, más numerosos en el vientre que en el dorso. En la zona dorsal, además, pocas papilas finas, dispersas, a menudo resaltadas por parches de color más claro u oscuro. Pies del *bivium* de color claro; en el *trivium* de color amarillento o café claro. Boca terminal, rodeada de 20 tentáculos verde olivo. Base de los tentáculos rodeada de papilas finas, más numerosas en los radios que en los interradios. Ano terminal, papilas anales presentes. Espículas ausentes de la pared del cuerpo dorsal y ventral. Pies ambulacrales del dorso y del vientre, únicamente con placas terminales de 300µm y de 460–480µm de diámetro, respectivamente. Espículas presentes en las papilas dorsales, en los tentáculos, en las papilas de la base de los tentáculos y en las papilas anales. Espículas en forma de barrotes, de dos tipos. Barrotes pequeños, lisos y rectos, con una o dos perforaciones distales y/o con un par o más de proyecciones distales; barrotes grandes, lisos y rectos con varias perforaciones distales y bordes romos o con espinas dobles. Pseudoplasmas terminales presentes en papilas del dorso, raras en papilas anales; en éstas, pocas espículas con forma de X. Ancho de placas radiales del anillo calcáreo dos veces la longitud de la placa interradiar. Una vesícula de Poli de 1/8 a 1/4 la longitud del cuerpo. Túbulos de Cuvier presentes. Canal pétreo largo (1/7 a 1/8 la longitud del cuerpo) terminado en una madreporita larga, plana y afilada.

Referencias de identificación: Honey-Escandón y Solís-Marín, 2011: 2, figs. 1-3.

Material tipo: Holotipo, UNAM-ICML 5.179.0 (Honey-Escandón y Solís-Marín, 2011).

Material examinado: 8 ejemplares: UNAM-ICML 5.179.0, 1 ejemplar, Holotipo, Cerritos, Mazatlán, Sin. (23° 18.524'N, 106° 29.584'W); UNAM-ICML 5.179.1, 2 ejemplares, Paratipos, Cerritos, Mazatlán, Sin. (23° 18.524'N, 106° 29.584'W); UNAM-ICML 5.179.2, 1 ejemplar, Paratipo, Cerritos, Mazatlán, Sin. (23° 18.524'N, 106° 29.584'W); UNAM-ICML 5.179.3, 2 ejemplares, El Corralón, Caleta de Campos, Mich. (18° 04.003'N, 102° 43.958'W); UNAM-ICML 5.179.4, 2 ejemplares, Caletilla, Mich. (18° 03.143'N, 102° 39.034'W).

Localidad tipo: Mazatlán, Sinaloa, México (Honey-Escandón y Solís-Marín, 2011).

Distribución geográfica: Conocida únicamente en Mazatlán, Sin. y en Caleta de Campos, Mich. (Honey-Escandón y Solís-Marín, 2011).

Distribución batimétrica: Intermareal hasta 6 m de profundidad (Honey-Escandón y Solís-Marín, 2011).



Lámina 2. *Holothuria (Selenkothuria) carere* Honey-Escandón & Solís-Marín, 2011. Arriba: Vista dorso-lateral del ejemplar. A. Barrotes de las papilas dorsales. B. Barrotes de las papilas en la base de los tentáculos. C. Barrotes de las papilas anales. D. Barrotes de los tentáculos.

***Holothuria (Selenkothuria) erinaceus* Semper, 1868**
(Lámina 3)

Holothuria erinaceus Semper, 1868: 91.
Holothuria erinaceus var. *pygmaea* Semper, 1868:91.
Holothuria marenzelleri Ludwig, 1883: 167.
Holothuria andersoni Bell, 1886: 28.
Holothuria lubrica var. *glaberrima* Mitsukuri, 1912 (*partim.*): 96.
Holothuria lubrica var. *glaberrima* Panning, 1934 (*partim.*): 47.
Selenkothuria erinaceus .- Deichmann, 1958: 315.
Holothuria (Selenkothuria) erinaceus .- Rowe, 1969: 135.

Diagnosis (modificada de Semper, 1868): Cuerpo cilíndrico, más angosto hacia los extremos; boca y ano terminales. Tamaño mediano, hasta 20 cm. Color café grisáceo, dorso ligeramente más oscuro. Pies ambulacrales en vientre uniformemente distribuidos; en dorso, en forma de papilas finas y largas. Veinte tentáculos cortos, color café. Anillo calcáreo con placa radial hasta tres veces el largo de la interradial. Una o dos vesículas de Poli largas (1/10 a 1/5 de la longitud del cuerpo) y un canal pétreo largo (hasta 1/10 la longitud del cuerpo). Túbulos de Cuvier presentes. Espículas de la pared del cuerpo en forma barrotes cortos, lisos, nudosos, con pequeñas proyecciones laterales y distales; éstas se bifurcan y pueden formar uno o más perforaciones distales y varias perforaciones laterales. Pies ambulacrales y papilas, además, con placas terminales perforadas. Músculos retractores de la cloaca con barrotes cortos y lisos, sin proyecciones.

Referencias de identificación: Semper, 1868: 91, lám. 30, figs. 23, 24.

Material tipo: Sintipo, ZMB Ech 1793; sintipo; ZMH E2551 MFN; sintipo ZMMU H-38; sintipos *Holothuria andersoni* NHM 86.2.2.17, 86.2.2.18.

Material examinado: 3 ejemplares: E22289, 1 ejemplar, Filipinas (9° 34' 18.1194"N, 123° 9' 0"E); MRAC1812, 1 ejemplar, Comoro Grande, Archipiélago de Comoros (11° 22' 12.23"S, 43° 18' 04.39"E); UF6880, 1 ejemplar, Nosy Komba, Madagascar (13° 28' 0.47"S, 48° 13' 55.19"E).

Localidad tipo: Isla Viti Levu, Fiji; Isla Bohol, Filipinas y Albay, Luzon (Semper, 1868).

Distribución geográfica: Costas del este de África (excluyendo el Mar Rojo), Madagascar, Archipiélago de Comoros, Filipinas y Fiji a Australia (Deichmann, 1958; Samyn *et al.*, 2006).

Distribución batimétrica: Intermareal a 2 m (Samyn *et al.*, 2006).

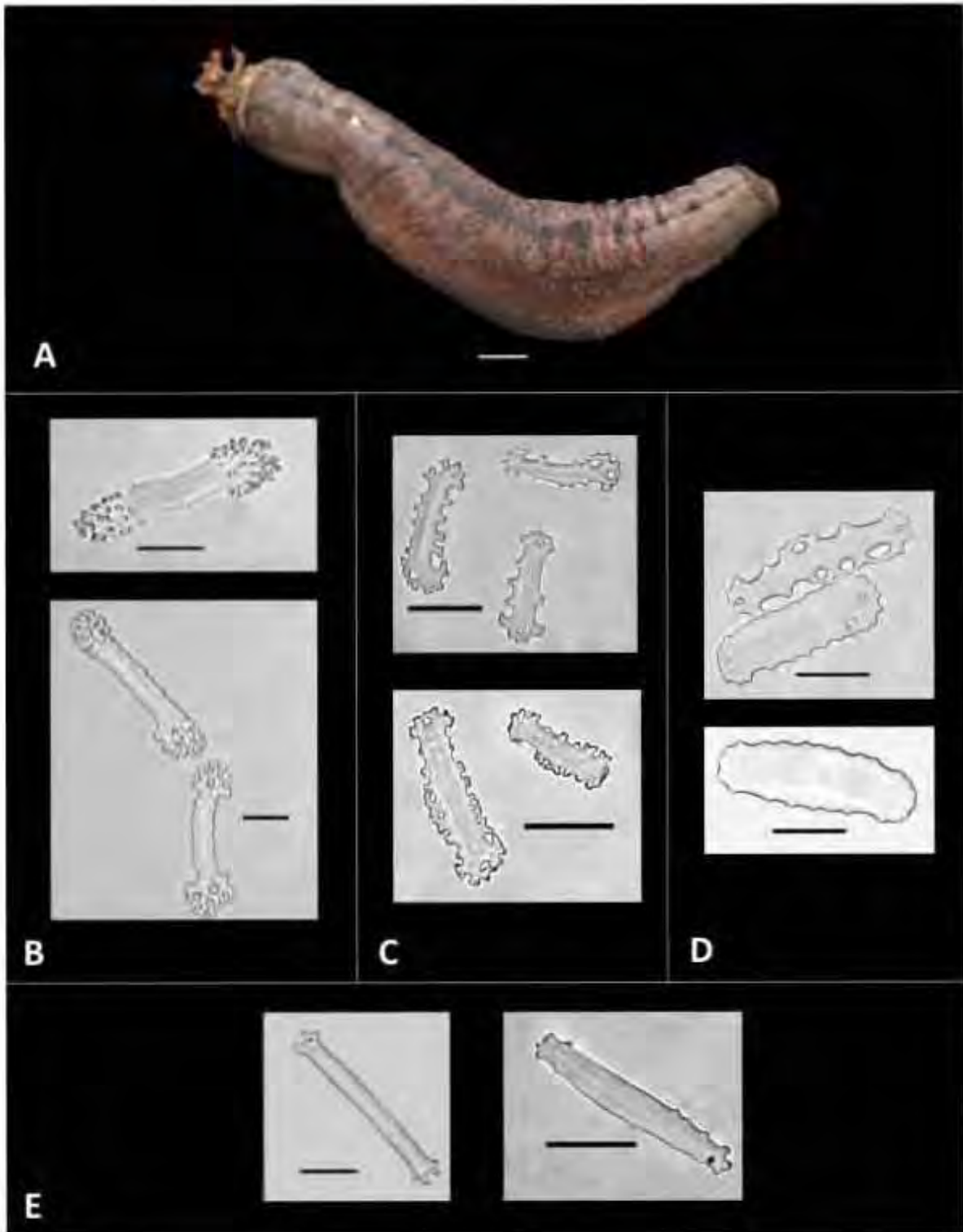


Lámina 3. *Holothuria (Selenothuria) erinaceus* Semper, 1868. A. Vista dorsal del ejemplar (escala = 1cm). B. Barrotes de los tentáculos (escala = 50 μm). C. Barrotes de la pared del cuerpo dorsal y podios dorsales (escala = 40 μm). D. Barrotes de la pared del cuerpo ventral y podios ventrales (escala = 20 μm). E. Barrotes de los músculos retractores de la cloaca (escala = 20 μm).

***Holothuria (Selenkothuria) glaberrima* Selenka, 1867**
(Lámina 4)

Holothuria glaberrima Selenka, 1867: 328.

Holothuria lubrica var. *glaberrima* Mitsukuri, 1912 (*partim.*): 96.

Holothuria lubrica var. *glaberrima* Panning, 1934 (*partim.*): 47.

Selenkothuria glaberrima .- Deichmann, 1958: 315.

Holothuria (Selenkothuria) glaberrima .- Rowe, 1969: 135.

Diagnosis (modificada de Selenka, 1867): Cuerpo cilíndrico, ligeramente más angosto hacia los extremos; boca y ano terminales. Tamaño mediano, hasta 16 cm. Color café oscuro o negro uniforme, vientre a veces más claro. Numerosos pies ambulacrales en vientre uniformemente distribuidos, forman una suela; en dorso, de tamaño mucho menor, más dispersos. Quince a veinte tentáculos color café oscuro. Anillo calcáreo con placa radial entre dos y cuatro veces el largo de la interr radial. Una vesícula de Poli y un canal pétreo largos (1/10 de la longitud del cuerpo); madreporita plana con punta redondeada. Túbulos de Cuvier presentes con extensiones más finas en la punta. Espículas de la pared del cuerpo y pies ambulacrales en forma de barrotos delgados, curvos o rectos, borde liso o ligeramente rugoso; puntas rugosas, con proyecciones o sin ellas, perforadas o no perforadas; además, barrotos con forma de X, con ramificaciones. Pies ambulacrales, además, con placas terminales perforadas.

Referencias de identificación: Selenka, 1867: 328, lám. 18, figs. 57-58; Caso, 1968: 28, lám. 3, figs. 1-25; Hendler *et al.*, 1995: 293, fig. 184, I-J.

Material tipo: Holotipo, MCZ.

Material examinado: 8 ejemplares: UNAM-ICML 5.6.4, 1 ejemplar, Tulúm, Q. Roo (20° 10' 17"N, 87° 26' 53.2"W); UNAM-ICML 5.6.5, 1 ejemplar, Tulúm, Q. Roo (20° 10' 17"N, 87° 26' 53.2"W); UNAM-ICML 5.6.3, 1 ejemplar, Ciudad del Carmen, Camp. (18° 40' 18.57"N, 91° 50' 29.31"W); USNM E05568, 1 ejemplar, Puerto Rico (18° 28' 15.6"N, 66° 11' 08.8"W); E7007, 1 ejemplar, República Dominicana (18° 25' 26.64"N, 69° 58' 40.91"W); E05567, 1 ejemplar, Islas Vírgenes (17° 45' 19.42"N, 64° 42' 21.89"W); USNM E4422, 1 ejemplar, Isla Antigua, Antigua y Barbados (17° 07' 47.83"N, 61° 53' 14.71"W); USNM E02792, 1 ejemplar, Isla Little Abaco, Islas Bahamas (26° 53' 42.86"N, 77° 28' 36.5"W).

Localidad tipo: Haití, Islas Bahamas y Panamá (Selenka, 1867).

Distribución geográfica: Mar Caribe y Golfo de México (Hendler *et al.*, 1995).

Distribución batimétrica: Intermareal hasta 42 m (Hendler *et al.*, 1995).

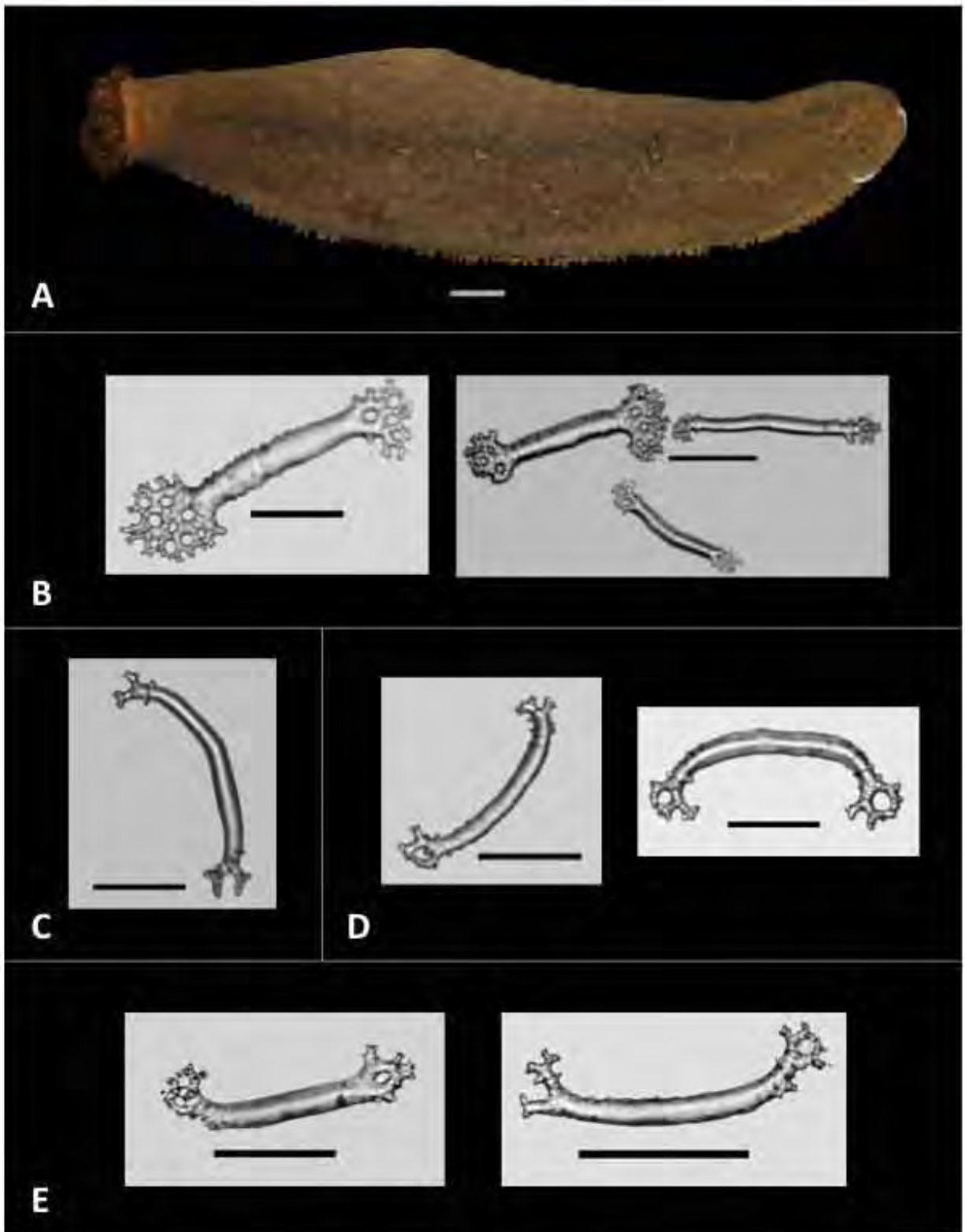


Lámina 4. *Holothuria (Selenkothuria) glaberrima* Selenka, 1867. A. Vista dorsal del ejemplar (escala = 1cm). B. Barrotes de los tentáculos (escala = 50 μ m). C. Barrotes de la pared del cuerpo dorsal (escala = 40 μ m). D. Barrotes de pedios dorsales (escala = 20 μ m). E. Barrotes pedios ventrales (escala = 40 μ m).

***Holothuria (Selenkothuria) lubrica* Selenka, 1867**
(Lámina 5)

Holothuria lubrica Selenka, 1867: 329.
Holothuria kapiolaniae Bell, 1887: 533.
Holothuria lubrica var. *lubrica* Mitsukuri, 1912 (*partim.*): 97.
Holothuria lubrica var. *lubrica* Panning, 1934 (*partim.*): 45.
Holothuria pseudolubrica Cherbonnier, 1951: 22.
Selenkothuria lubrica .- Deichmann, 1958: 316,
Holothuria (Selenkothuria) lubrica .- Rowe, 1969: 135.

Diagnosis (modificada de Selenka, 1867): Cuerpo cilíndrico, extremo posterior angosto y romo. Boca y ano terminales. Tamaño mediano, hasta 11 cm. Color en vivo muy variable, dorso verde olivo brillante a negro, generalmente con coloración más oscura hacia la boca, a veces con dos líneas longitudinales de puntos negros; vientre de color más claro verde olivo a negro, pies generalmente de color verde o amarillo. Color en alcohol sigue el mismo patrón de coloración, pero en tonalidades café. Numerosos pies ambulacrales en vientre uniformemente distribuidos, forman una suela; en dorso, de tamaño mucho menor, más dispersos. Dieciocho a veinte tentáculos color café oscuro con brillos claros. Anillo calcáreo con placa radial de dos a tres veces el largo de la interr radial. Uno o dos canales pétreos largos (más de 1/12 el largo del cuerpo); madreporita plana con punta redondeada o con forma de gota; una a tres vesículas de Poli largas. Túbulos de Cuvier presentes, muy pequeños y muy escasos; pueden pasar desapercibidos. Espículas de la pared del cuerpo y pies ambulacrales en forma de barrotes, generalmente en forma de C; gran variación en la presencia y desarrollo de espinas, desde barrotes con poste liso y puntas rugosas, hasta barrotes densamente espinosos; puntas generalmente sin perforaciones. Pies ambulacrales, además, con placas terminales perforadas.

Referencias de identificación: Selenka, 1867: 329, lám. 18, fig. 59-60; Bell, 1887: 533, lám. 45, fig. 5; Caso 1954: 418, lám. 1-3; Deichmann, 1958: 316, lám. 6, fig. 1-17; Solís-Marín *et al.*, 2009: 116, lám. 33.

Material tipo: Holotipo, ZMUG 6-19b; paratipos, MCZ (Deichmann, 1958); Holotipo *H. kapiolaniae*, NHM 50.8.30.9.

Material examinado: 9 ejemplares: UNAM-ICML 5.2.11, 1 ejemplar, Punta de Mita, Nay. (20° 46' 02.69"N, 105° 30' 07.09"W); UNAM-ICML 5.2.132, 1 ejemplar, Pto. Libertad, Son. (29° 54' 04.79"N, 112° 41' 24.93"W); UNAM-ICML 5.2.169, 4 ejemplares, Iztacahuite, Puerto Ángel, Oax. (15° 39' 53.6"N, 96° 29' 06.5"W); UNAM-ICML 5.2.176, 3 ejemplares, Manzanillo, Zihuatanejo, Gro. (17° 37.213'N, 101° 31.47"W).

Localidad tipo: Acapulco, Guerrero, México (Selenka, 1867).

Distribución geográfica: Desde el Golfo de California hacia el sur hasta el norte de Perú, Islas Revillagigedo, México e Islas Galápagos, Ecuador (Deichmann, 1958).

Distribución batimétrica: Intermareal hasta 10 m de profundidad (Deichmann, 1958).

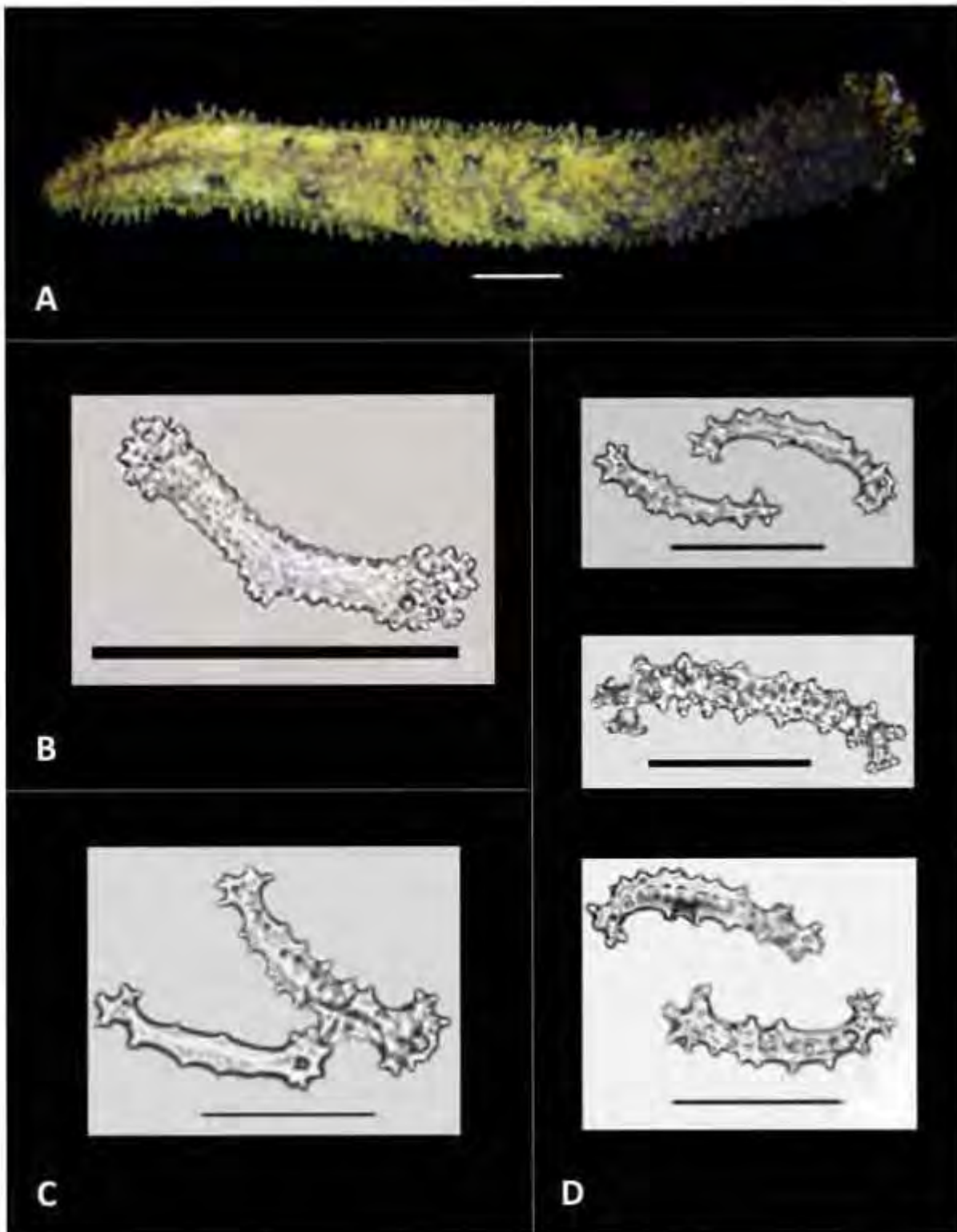


Lámina 5. *Holothuria (Selenkothuria) lubrica* Selenka, 1867. A. Vista dorsal del ejemplar (escala = 1cm). B. Barrotes de los tentáculos (escala = 100 μm). C. Barrotes de la pared del cuerpo ventral (escala = 50 μm). D. Barrotes de la pared del cuerpo dorsal (escala = 50 μm).

***Holothuria (Selenkothuria) mactanensis* Tan Tiu, 1981**
(Lámina 6)

Holothuria (Selenkothuria) mactanensis Tan Tiu, 1981: 72; Massin, 1996: 26.

Diagnosis (modificada de Tan Tiu, 1981): Cuerpo cilíndrico, más angosto hacia las puntas. Boca y ano terminales. Tamaño pequeño, hasta 8 cm de largo. Piel delgada y suave. Color café, más oscuro en dorso que en vientre. Pies ambulacrales de color amarillento distribuidos uniformemente en el vientre; dan un aspecto moteado. Papilas en el dorso distribuidas irregularmente, del mismo color que la piel. Papilas cónicas presentes también en la base de los tentáculos y el ano. Veinte tentáculos peltados, café oscuro o claro. Placa radial del anillo calcáreo dos veces más larga que la placa interracial. Una vesícula de Poli larga (1/10 a 1/4 de la longitud del cuerpo) y un canal pétreo largo (1/7 a 1/4 de la longitud del cuerpo). Túbulos de Cuvier presentes. Espículas de la pared del cuerpo en forma de barrotes cortos, lisos, con bordes sinuosos, bifurcados en los extremos o perforados. Espículas de los pies ambulacrales dorsales y ventrales constan de barrotes iguales a los de la pared del cuerpo y placas terminales, dos veces más grandes en el vientre que en el dorso; algunos ejemplares también presentan mesas con espira rudimentaria y base de tres a cuatro perforaciones. Músculos retractores de la cloaca con barrotes iguales a los de la pared del cuerpo, con borde más liso y poco perforados. Algunos ejemplares presentan granulaciones en los barrotes (Massin, 1996).

Referencias de identificación: Tan Tiu, 1981: 72, lám. 14, fig. 1-2; Massin, 1996: 26, fig. 18.

Material tipo: Posiblemente en Filipinas.

Material examinado: 3 ejemplares: UF454, 1 ejemplar, Isla Viti Levu, Fiji (18° 9' 3.24"S, 178° 27' 14.4"E); UF6877, 1 ejemplar, costa NE de Isla Mactan, Filipinas (10° 17' 11.4"N, 124° 0' 8.94"E); UF8862, 1 ejemplar, Nueva Caledonia (21° 09' 20.68"S, 165° 27' 13.08"E).

Localidad tipo: Isla Mactan, Filipinas (Tan Tiu, 1981).

Distribución geográfica: Ambon, Indonesia (Massin, 1996); Filipinas; Islas Fiji y Nueva Caledonia.

Distribución batimétrica: Intermareal.

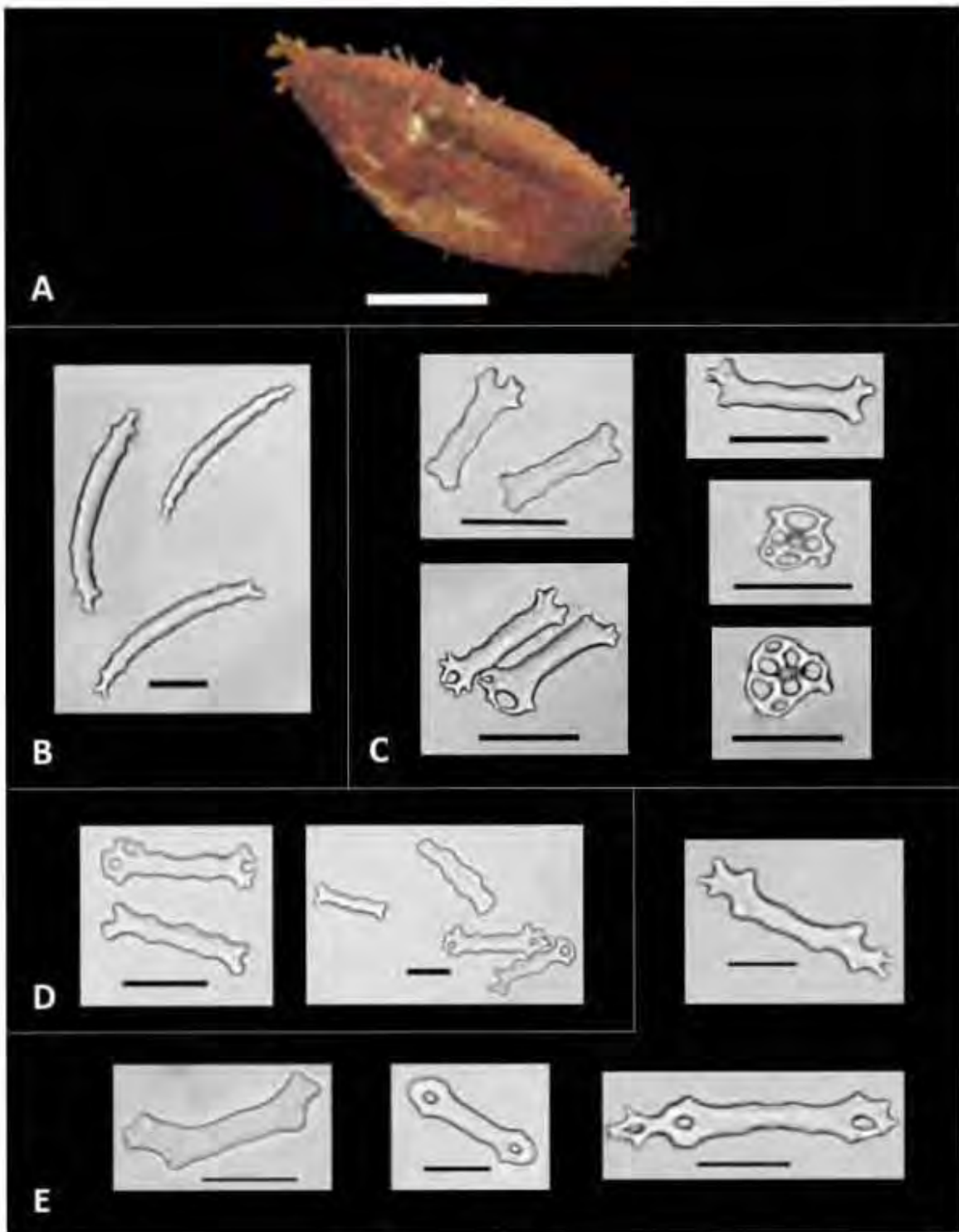


Lámina 6. *Holothuria (Selenkothuria) mactanensis* Tan Tiu, 1981. A. Vista dorsal del ejemplar (escala = 1cm). B. Barrotos de los tentáculos (escala = 20 μ m). C. Espículas de la pared del cuerpo dorsal y podios dorsales (escala = 50 μ m). D. Barrotos de la pared del cuerpo ventral y podios ventrales (escala = 20 μ m). E. Barrotos de los músculos retractores de la cloaca (escala = 30 μ m).

***Holothuria (Selenkothuria) moebii* Ludwig, 1883**
(Lámina 7)

Holothuria moebii Ludwig, 1883: 171.

Holothuria lucifuga Quoy y Gaimard, 1833: 134; Cherbonnier, 1952: 29.

Holothuria lubrica var. *moebii* Mitsukuri, 1912: 89.

Holothuria lubrica var. *moebii* Panning, 1934: 46.

Selenkothuria moebii .- Deichmann, 1958: 315.

Holothuria (Selenkothuria) moebii .- Rowe, 1969: 135.

Diagnosis (modificada de Ludwig, 1883): Cuerpo curvado hacia el vientre. Boca y ano terminales. Tamaño pequeño, hasta 8 cm de largo. Color café oscuro, café rojizo ó café verdusco, con puntos más claros o más oscuros; vientre ligeramente más claro. Pies ambulacrales uniformemente distribuidos; en el vientre de color más claro, forman una suela. Quince a veinte tentáculos color café oscuro o claro. Anillo calcáreo con placa radial tres a cuatro veces más larga que la interr radial. Dos conjuntos de cuatro a dieciséis canales pétreos, menores de 0.5 cm de largo, a ambos lados del mesenterio dorsal. Madreporitas reniformes, aplanadas. Una vesícula de Poli larga (entre 1/6 y 1/3 la longitud total del cuerpo). Espículas de la pared del cuerpo en forma de barrotes granulados, ligeramente curvos, sin perforar o con dos hileras de perforaciones; algunos con proyecciones laterales. Pies ambulacrales dorsales con barrotes perforados y no perforados, y sin proyecciones laterales; algunos barrotes lisos, más pequeños. Pies ventrales con mismos barrotes que en la pared del cuerpo y con placa terminal de forma regular con dos grandes perforaciones en el centro; o con forma de H, perforada en las puntas y sin perforar en el poste. En ejemplares juveniles (menores a tres centímetros de largo) también pocas mesas con disco perforado y torre reducida en pared del cuerpo y pies ambulacrales. Árboles respiratorios con dos tipos de barrotes: rectos y lisos, sin perforaciones ni ramificaciones; ó rectos, con borde espinoso y proyecciones laterales al centro del barrote.

Referencias de identificación: Mitsukuri, 1912: 92, fig. 19; Cherbonnier, 1952: 29, lám. 3, figs. 8 y 10; Samyn *et al.*, 2006: 92, fig. 71.

Material tipo: Holotipo *Holothuria lucifuga*, MNHN Ec Hh 3278 (Cherbonnier, 1952); sintipos *Holothuria moebii*, Museo de Kiel (?) (Ludwig, 1883).

Material examinado: 4 ejemplares: UF9111, 1 ejemplar, Isla Kyoshu, Japón (31° 26' 00.69"N, 130° 31' 25.72"E); MRAC1830, 1 ejemplar, Comoro Grande, Archipiélago de Comoros (11° 22' 12.23"S, 43° 18' 04.39"E); E27354, 1 ejemplar, Cebú, Filipinas (9° 49' 48"N, 123° 22' 14.88"E); E24542, 1 ejemplar, Sri Lanka (7° 34' 18.49"N, 79° 46' 03.54"E).

Localidad tipo: Hong Kong (Ludwig, 1883).

Distribución geográfica: Costas de África Oriental (Mar Rojo no incluido), Islas Carolinas, de Japón a Australia (Samyn *et al.*, 2006), Sri Lanka y Filipinas.

Distribución batimétrica: Intermareal hasta 6 m de profundidad (Samyn *et al.*, 2006).

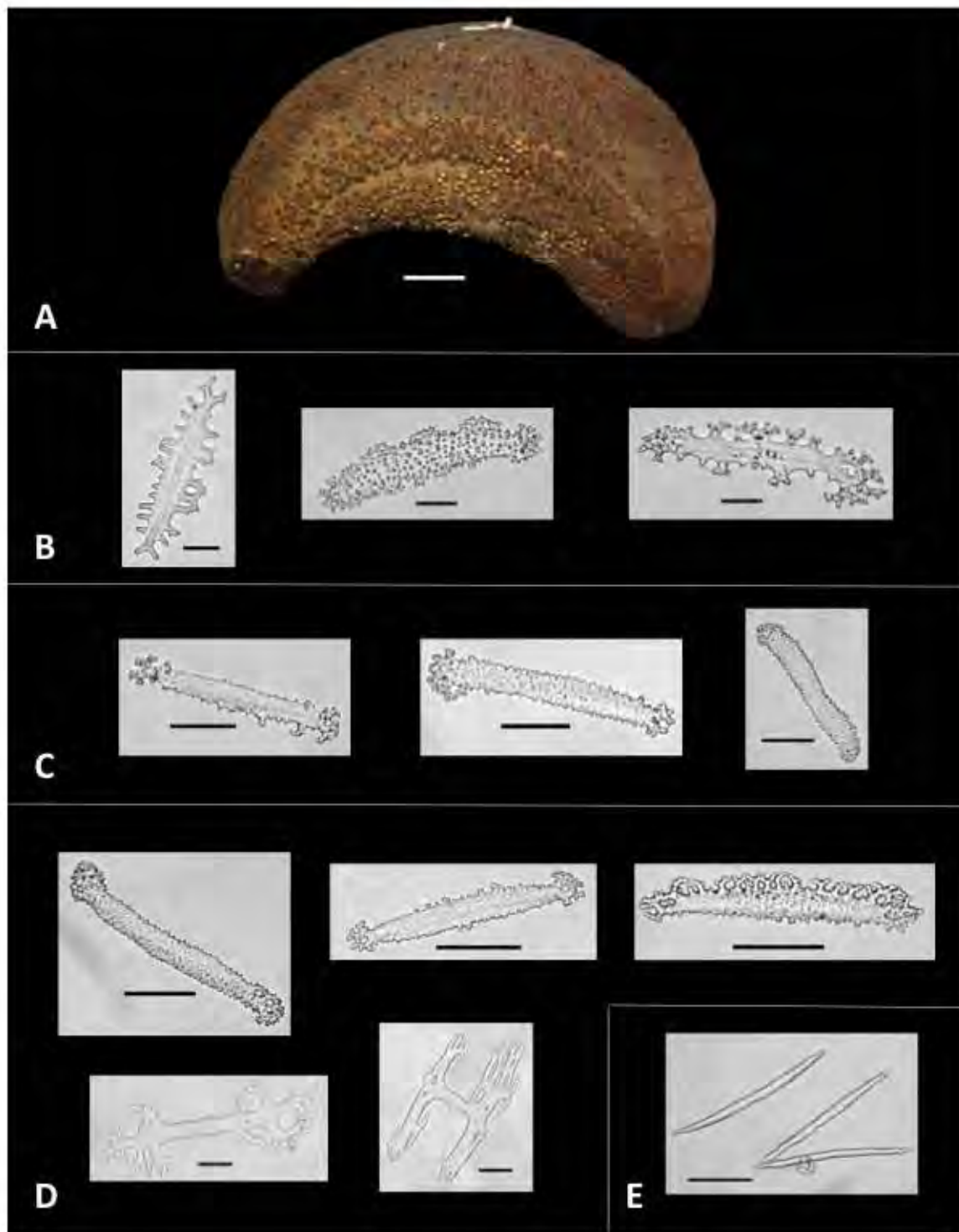


Lámina 7. *Holothuria (Selenkothuria) moebii* Ludwig, 1883. A. Vista dorsal del ejemplar (escala = 1cm). B. Barrotes de los tentáculos (escala de los dos primeros = 40 μm ; escala del tercero = 50 μm). C. Barrotes de la pared del cuerpo dorsal y podios dorsales (escala = 50 μm). D. Barrotes de la pared del cuerpo ventral y podios ventrales (escala hilera superior = 50 μm ; hilera inferior = 20 μm). E. Barrotes de los arboles respiratorios (escala = 50 μm).

***Holothuria (Selenkothuria) parva* Krauss in Lampert, 1885**
(Lámina 8)

Holothuria parva Krauss in Lampert, 1885: 246.
Holothuria lubrica var. *parva* Mitsukuri, 1912: 97.
Holothuria lubrica var. *parva* Panning, 1934: 45.
Halodeima parva Heding, 1940: 120.
Selenkothuria parva .- Deichmann, 1958: 315.
Holothuria (Selenkothuria) parva .- Rowe, 1969: 135.

Diagnosis (modificada de Lampert, 1885): Cuerpo en forma de huso, más angosto hacia la boca y el ano. Boca y ano terminales. Tamaño mediano, hasta doce centímetros de largo. Color café, ligeramente más oscuro en dorso que en vientre. Pies ambulacrales uniformemente distribuidos; en dorso, ligeramente más oscuros que la piel circundante y en vientre, color café amarillento. Diecisiete a veinte tentáculos color café amarillento. Anillo calcáreo con placa radial dos a tres veces el largo de la placa interracial. Un canal pétreo largo, entre 1/7 y 1/2 la longitud del cuerpo. De una a tres vesículas de Poli, túbulos de Cuvier presentes. Espículas de la pared del cuerpo en forma de barrotes cortos, masivos y gruesos, cubiertos con espinas afiladas, anchas y cortas; a menudo presentes en ambas puntas del barrote, dando la apariencia de un mazo alemán. En pies ambulacrales, además, placas terminales perforadas. Músculos retractores de la cloaca con barrotes cortos, lisos.

Referencias de identificación: Lampert, 1885: 246, fig. 38; Cherbonnier, 1988: 64, fig. 24.

Material tipo: Holotipo, ZMH E2609.

Material examinado: 4 ejemplares, UF4263, Muscat, Oman (23° 36' 58.64"N, 58° 35' 55.68"E).

Localidad tipo: Bahía Natal, Sudáfrica (Lampert, 1885).

Distribución geográfica: Aparentemente restringida al Océano Índico, de la costa oriental de África (incluido el Mar Rojo) a Sri Lanka (Samyn *et al.*, 2006).

Distribución batimétrica: Intermareal hasta 6 m de profundidad (Samyn *et al.*, 2006).

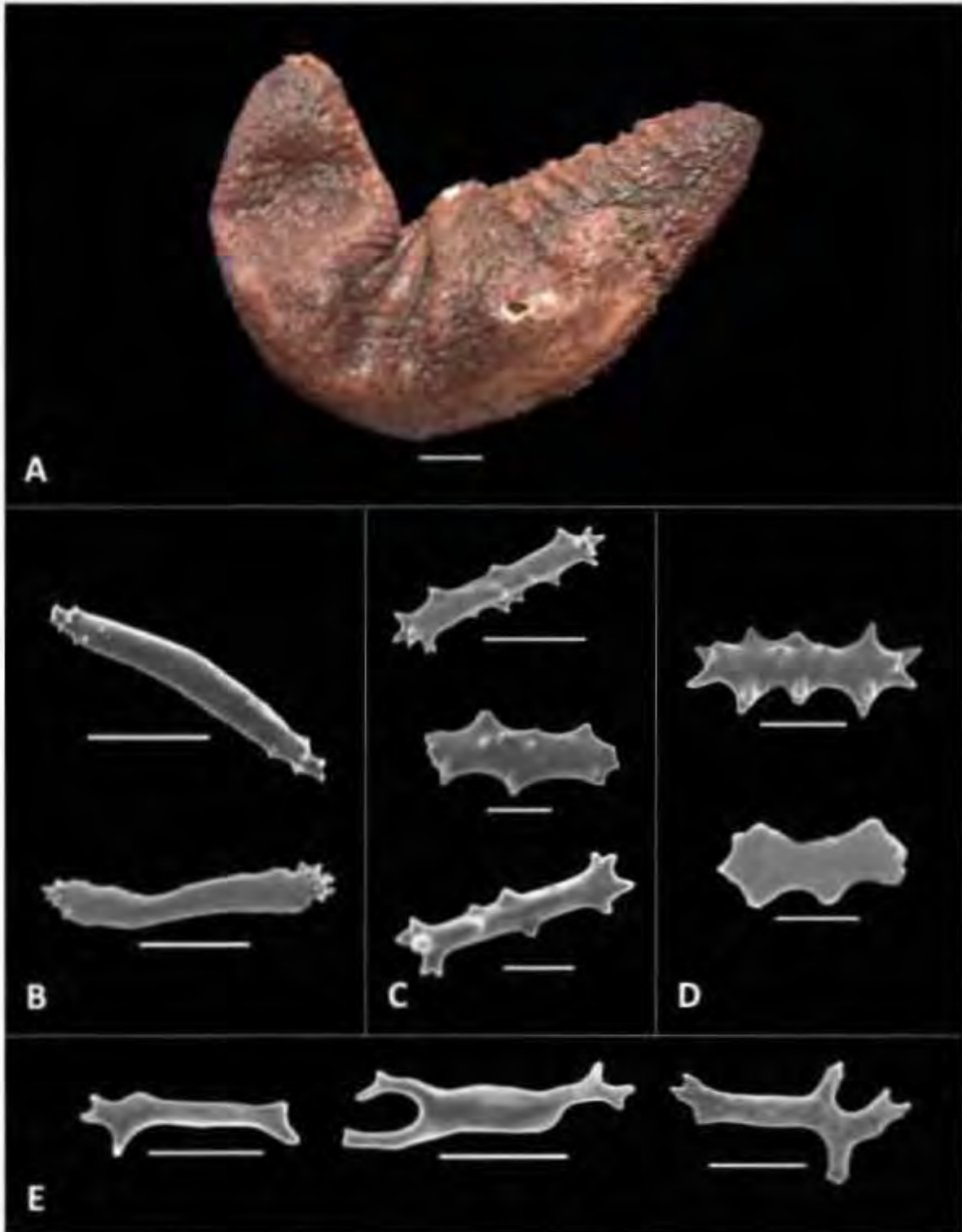


Lámina 8. *Holothuria (Selenkothuria) parva* Krauss in Lampert, 1885. A. Vista dorsal del ejemplar (escala = 1cm). B. Barrotes de los tentáculos (escala = 40 y 50 μm). C. Barrotes de la pared del cuerpo dorsal y podios dorsales (escala = 40, 20 y 20 μm). D. Barrotes de la pared del cuerpo ventral y podios ventrales (escala = 20 μm). E. Barrotes de los músculos retractores de la cloaca (escala = 40, 50 y 40 μm).

***Holothuria (Selenkothuria) portovallartensis* Caso, 1954**
(Lámina 9)

Holothuria marenzelleri var. *theeli* Deichmann, 1938 (*partim*): 369.

Holothuria portovallartensis Caso, 1954: 424.

Selenkothuria portovallartensis .- Deichmann, 1958: 319.

Holothuria (Selenkothuria) portovallartensis.- Rowe, 1969: 135.

Diagnosis (modificada de Caso, 1954): Cuerpo cilíndrico, extremo posterior angosto y romo. Boca y ano terminales. Tamaño mediano, hasta 16 cm. Color café oscuro, grisáceo o casi negro; a menudo con dos líneas longitudinales de puntos ligeramente más oscuros. Numerosos pies ambulacrales en vientre uniformemente distribuidos, forman una suela de color claro; en dorso, de tamaño mucho menor, más dispersos y de color más oscuro. Doce a veinte tentáculos color café oscuro. Anillo calcáreo con placa radial de dos a tres veces el largo de la interrada. Uno a tres canales pétreos largos (entre 1/12 y 1/4 el largo del cuerpo); madreporita plana con punta redondeada; una a tres vesículas de Poli largas. Túbulos de Cuvier presentes, cortos y finos. Espículas de la pared del cuerpo en forma de barrote planos, con borde irregular, a menudo ligeramente curvados, con número variable de perforaciones distales; a menudo perforaciones laterales presentes, en uno o ambos lados del eje del barrote, semejante a un encaje; generalmente, una cresta presente en el eje del barrote. Barrote en pies ambulacrales generalmente menos perforados y más finos. Pies ambulacrales, además, con placas terminales perforadas.

Referencias de identificación: Caso, 1954: 454, láms. 4-10; Deichmann, 1958: 319, lám. 6, figs. 18-21; Solís-Marín *et al.*, 2009: 118, lám. 34.

Material tipo: Holotipo; UNAM-ICML 5.1.0; paratipos (9 en total), UNAM-ICML 5.1.1.

Material examinado: 8 ejemplares: UNAM-ICML 5.1.1, 1 ejemplar, Punta de Mita, Nay. (20° 46' 02.69"N, 105° 30' 07.09"W); 5.1.29, 1 ejemplar, El Corralón, Caleta de Campos, Mich. (18° 04.003'N, 102° 43.958'W); 5.1.31, 1 ejemplar, Caletilla, Lázaro Cárdenas, Mich. (18° 03.143'N, 102° 39.034'W); UNAM-ICML 5.1.37, 1 ejemplar, Isla Cocinas, Chamela, Jal. (19° 32' 45.4"N, 105° 06' 37.1"W); UNAM-ICML 5.1.42, 2 ejemplares, Isla Cocinas, Chamela, Jal. (19° 32' 45.4"N, 105° 06' 37.1"W); UNAM-ICML 5.1.52, 2 ejemplares, Cerritos, Mazatlán, Sin. (23° 18.524'N, 106° 29.584'W).

Localidad tipo: Puerto Vallarta, Jalisco, México (Caso, 1954).

Distribución geográfica: Cabo San Lucas, B.C.S., Puerto Vallarta, Jal. y Tangolunda, Oax., México; Colombia, Perú, Ecuador e Islas Galápagos, Ecuador (Deichmann, 1958); además en Mazatlán, Sin., Isla Cocinas, Jal. y Lázaro Cárdenas, Mich., México.

Distribución batimétrica: Intermareal hasta 4 m de profundidad (Deichmann, 1958).

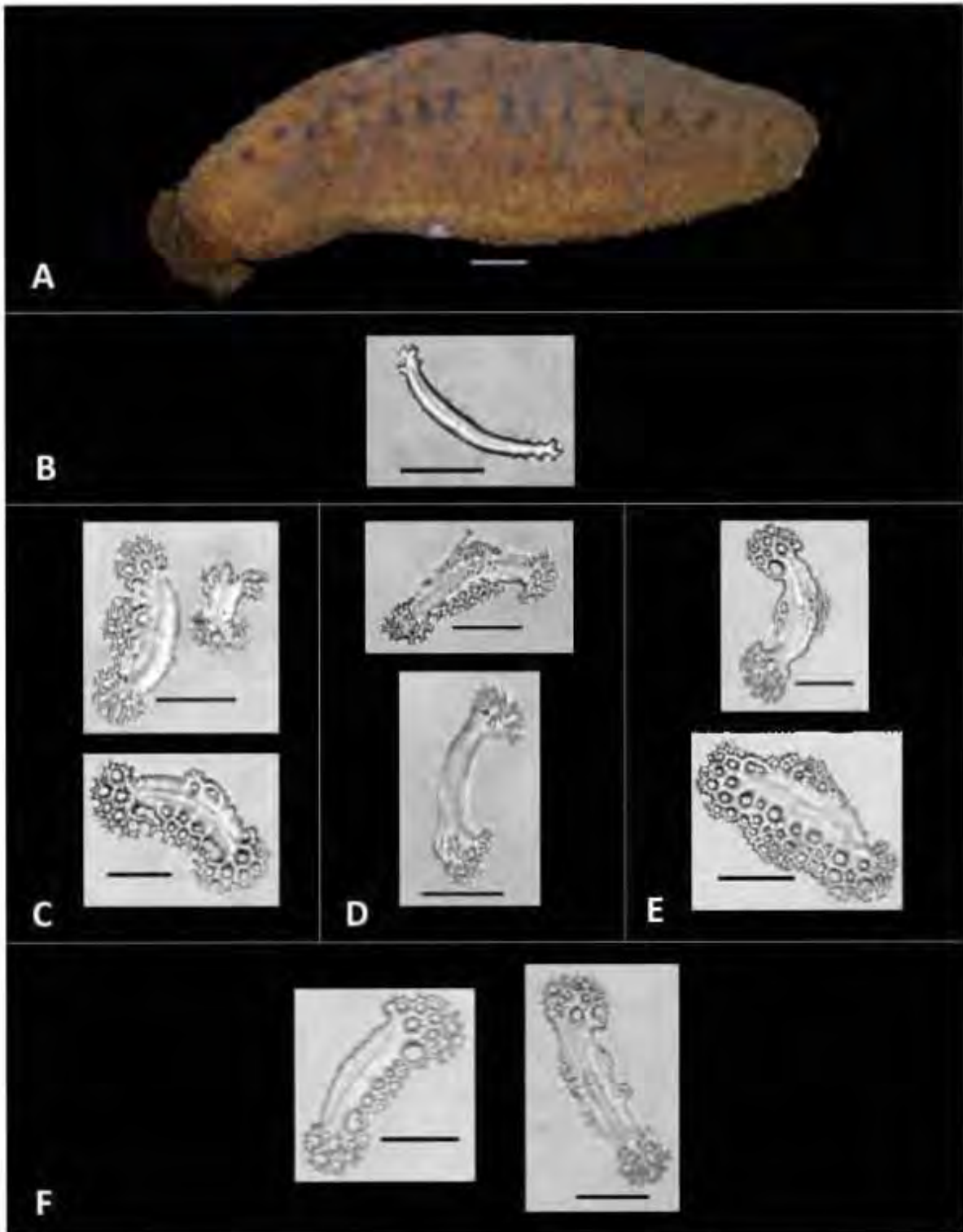


Lámina 9. *Holothuria (Selenkothuria) portovallartensis* Caso, 1954. A. Vista dorsal del ejemplar (escala = 1cm). B. Barrotes de los tentáculos (escala = 50 μ m). C. Barrotes de la pared del cuerpo dorsal (escala = 50 μ m). D. Barrotes de los podios dorsales (escala = 50 μ m). E. Barrotes de la pared del cuerpo ventral (escala = 50 μ m). F. Barrotes de los podios ventrales (escala = 50 μ m).

***Holothuria (Selenkothuria) sinica* Liao, 1980**
(Lámina 10)

Holothuria (Selenkothuria) sinica Liao, 1980: 115.

Holothuria lubrica Chang, 1934: 10.

Diagnosis (modificada de Liao, 1980): formas de tamaño medio, generalmente 20 cm de largo. Cuerpo en forma de huso, color rojizo-marrón opaco. Dorsalmente, 2 líneas longitudinales color café oscuro transformadas en líneas de puntos hacia la boca y el ano. Vientre color café claro con tonos de gris. Piel marmoleada en la zona dorsal cercana a la boca, y en las zonas dorsal y ventral cercanas al ano. Boca y ano terminales. 20 tentáculos tupidos color café claro a menudo de tamaños desiguales. Numerosos pies cilíndricos en el vientre, y ligeramente menos papilas y pies ambulacrales en el dorso. Papilas anales en 5 grupos de 5 ó 6 papilas. Un canal pétreo, con madreporita plana y punta redondeada; generalmente una vesícula de Poli y túbulos de Cuvier pequeños. Anillo calcáreo sólido, placas radiales 2 veces más largas que las interradales. Espículas predominantemente en forma de barrotes largos y planos, a menudo ligeramente curvados, con unos pocos hoyos terminales y numerosos laterales. Barrotes de la pared del dorso y podios dorsales, rectos, largos y delgados, con proyecciones laterales o espinas dobles; a menudo con perforaciones laterales y 1 ó 2 distales; puntas y bordes dentados. Barrotes de la pared del vientre y podios ventrales, con proyecciones laterales anchas, puntas redondeadas y pocos hoyos muy pequeños. Espículas de los músculos retractores de la cloaca en forma de barrotes rectos, lisos, con perforaciones distales; pocos con perforaciones laterales.

Referencias de identificación: Liao, 1980: 115, fig. 3.

Material tipo: Sintipos, IOCAS (Liao, 1980).

Material examinado: 1 ejemplar, IOCAS s/n, Hainan Island (20° 01' 46.91"N, 109° 33' 44.75"E).

Localidad tipo: Isla Hainan, China (Liao, 1980).

Distribución geográfica: Conocida únicamente para las costas de China (Liao, 1980).

Distribución batimétrica: Intermareal (Liao, 1980).

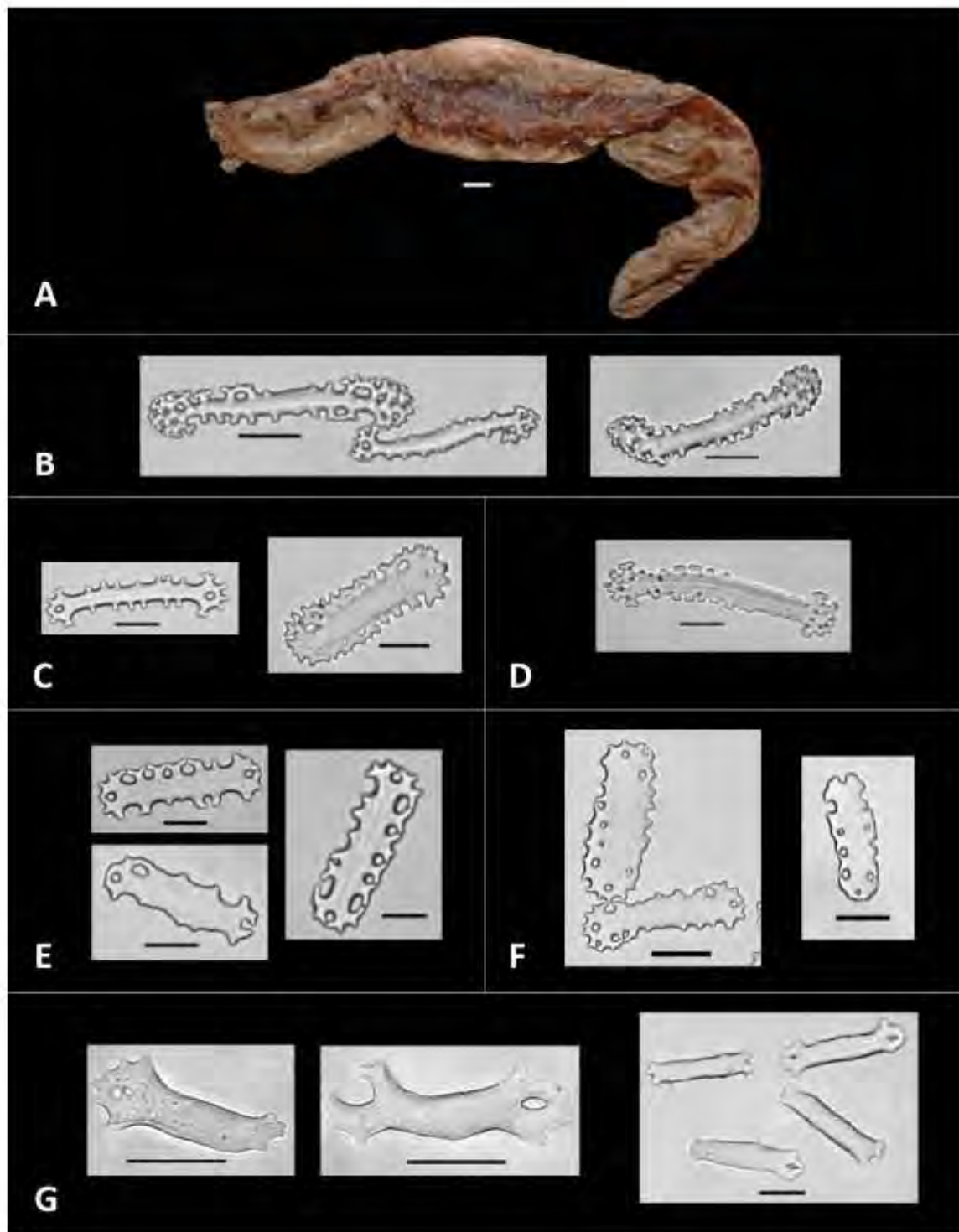


Lámina 10. *Holothuria (Selenkothuria) sinica* Liao, 1980. A. Vista dorsal del ejemplar (escala = 1cm). B. Barrotes de los tentáculos (escala = 40 μ m). C. Barrotes de la pared del cuerpo dorsal (escala = 20 μ m). D. Barrotes de los podios dorsales (escala = 10 μ m). E. Barrotes de la pared del cuerpo ventral (escala = 20 μ m). F. Barrotes de los podios ventrales (escala = 20 μ m). G. Barrotes de los músculos retractores de la cloaca (escala = 20 μ m).

***Holothuria (Selenkothuria) theeli* Deichmann, 1938**
(Lámina 11)

Holothuria marenzelleri var. *theeli* Deichmann, 1938 (*partim*): 369 .

Holothuria marenzelleri var. ? Théel, 1886: 7.

Holothuria marenzelleri Ludwig, 1887: 2.

Holothuria lubrica var. *marenzelleri* Mitsukuri, 1912 (*partim.*): 97.

Holothuria lubrica var. *marenzelleri* Panning, 1934 (*partim.*): 47.

Selenkothuria theeli Deichmann, 1958: 318.

Holothuria (Selenkothuria) theeli.- Rowe, 1969: 135.

Diagnosis (modificada de Deichmann, 1938): Forma larga y robusta, hasta 20 cm de largo. Color uniforme café oscuro o café rojizo. Vientre cubierto con numerosos pies ambulacrales, forman una suela; dorso, cubierto con pequeñas papilas y pies ambulacrales. Veinte tentáculos tupidos color café. Placa radial dos a tres veces más larga que la interr radial. Uno o más canales pétreos, y una o más vesículas de Poli. Túbulos de Cuvier presentes. Espículas de la pared del cuerpo con forma de barrotos cortos, bifurcados, que a menudo forman placas con cuatro perforaciones; placas irregulares con un mayor número de perforaciones; margen de las placas con dientes romos. Pies ambulacrales ventrales con placas terminales grandes y con placas de cuatro perforaciones; además, barrotos curvos, lisos con puntas dentadas y perforadas. En los pies del dorso, placa terminal reminiscente o ausente, y barrotos cortos y placas perforadas.

Referencias de identificación: Ludwig, 1887: 2, lám. 2, fig. 12; Deichmann, 1938: 369: text-fig. 5; Deichmann, 1958: 318, lám. 7, figs. 1-9; Hickman, 1998: 53 y 64.

Material tipo: Holotipo, MCZ (Deichmann, 1938, 1958).

Material examinado: 5 ejemplares: UF9665, 1 ejemplar, Isla Isabela, Galápagos, Ecuador (0° 34' 37.34"S, 91° 04' 07.1"W); E17309, 1 ejemplar, Galápagos, Ecuador (0° 45' 52.92"S, 90° 20' 29.0394"W); E22612, 1 ejemplar, Galápagos, Ecuador (0° 45' 52.92"S, 90° 20' 29.0394"W); E17316, 2 ejemplares, Galápagos, Ecuador (0° 14' 30.12"S, 91° 23' 12.8394"W).

Localidad tipo: Isla Santa María (ó Isla Charles), Islas Galápagos, Ecuador (Deichmann, 1958).

Distribución geográfica: Sonora, México; Isla Cocos, Costa Rica; Ecuador; Islas Galápagos, Ecuador y Perú (Deichmann, 1958).

Distribución batimétrica: Intermareal (Deichmann, 1958).

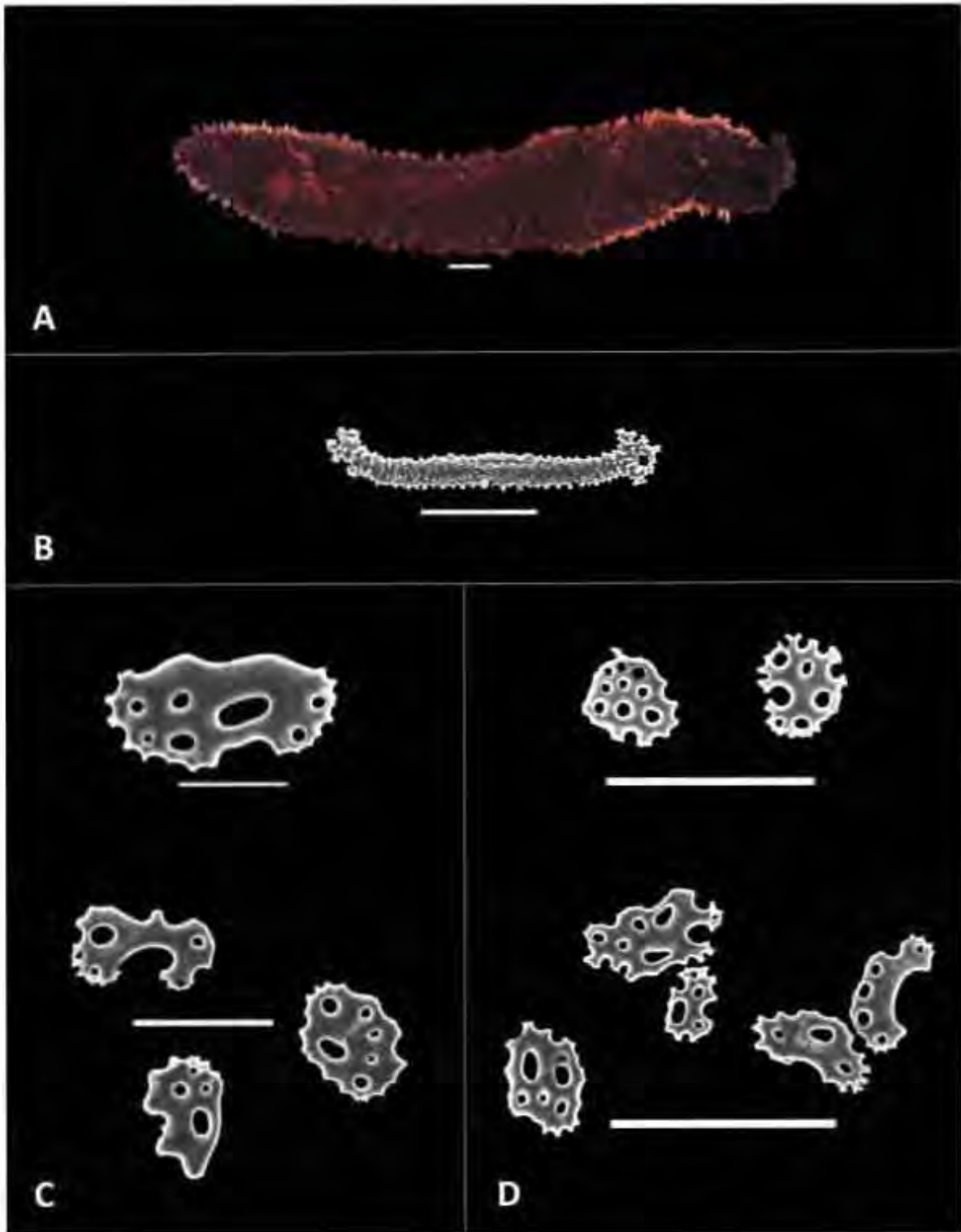


Lámina 11. *Holothuria (Selenkothuria) theeli* Deichmann, 1938. A. Vista dorsal del ejemplar (escala = 1cm; tomada de Hickman, 1998). B. Barrotes de los tentáculos (escala = 50 μm). C. Barrotes de la pared del cuerpo dorsal y podios dorsales (escala superior = 50 μm ; inferior = 100 μm). D. Barrotes de la pared del cuerpo ventral y podios ventrales (escala = 200 μm).

***Holothuria (Selenkothuria) vittalonga* Cherbonnier, 1988**
(Lámina 12)

Holothuria (Selenkothuria) vittalonga Cherbonnier, 1988: 58.

Diagnosis (modificada Cherbonnier, 1988): formas de tamaño medio, hasta 12 cm de largo. Dorso color marrón oscuro, con dos bandas angostas color negro. Vientre color marrón claro, con dos líneas interradales de pequeñas manchas marrones. Boca ventral y ano terminal. 18 tentáculos cortos, negros. Numerosos podios dorsales dispersos, cortos y cónicos. Pies ambulacrales ventrales en mayor número que los dorsales, uniformemente distribuidos en el radio e interradio, largos, gruesos y cilíndricos. Un canal pétreo muy largo (9/10 de la longitud del animal), a menudo con pequeñas manchas marrones. Una vesícula de Poli corta (< 1/12 la longitud del animal) y túbulos de Cuvier pequeños. Anillo calcáreo grueso, placas radiales dos veces más largas que las interradales. Espículas predominantemente barrotes largos y planos, a menudo ligeramente curvados, con unos pocos hoyos laterales y numerosos terminales. Barrotes de la pared del dorso ensanchados en los extremos, con numerosas perforaciones, generalmente una central de mayor tamaño; a menudo con proyecciones o agujeros laterales. Barrotes de la pared del vientre con los extremos ensanchados, con el borde dentado, orificios terminales pequeños en número variable, a menudo con proyecciones laterales o con un agujero central grande y muchos periféricos de menor tamaño.

Referencias de identificación: Cherbonnier, 1988: 58, fig. 21.

Material tipo: Holotipo, MNHN Ec. Hh. 3547.

Material examinado: 1 ejemplar, Holotipo, MNHN Ec. Hh. 3547, Tulear, Madagascar.

Localidad tipo: Tulear, Madagascar (Cherbonnier, 1988).

Distribución geográfica: Conocida únicamente para Madagascar (Cherbonnier, 1988).

Distribución batimétrica: No especificada.

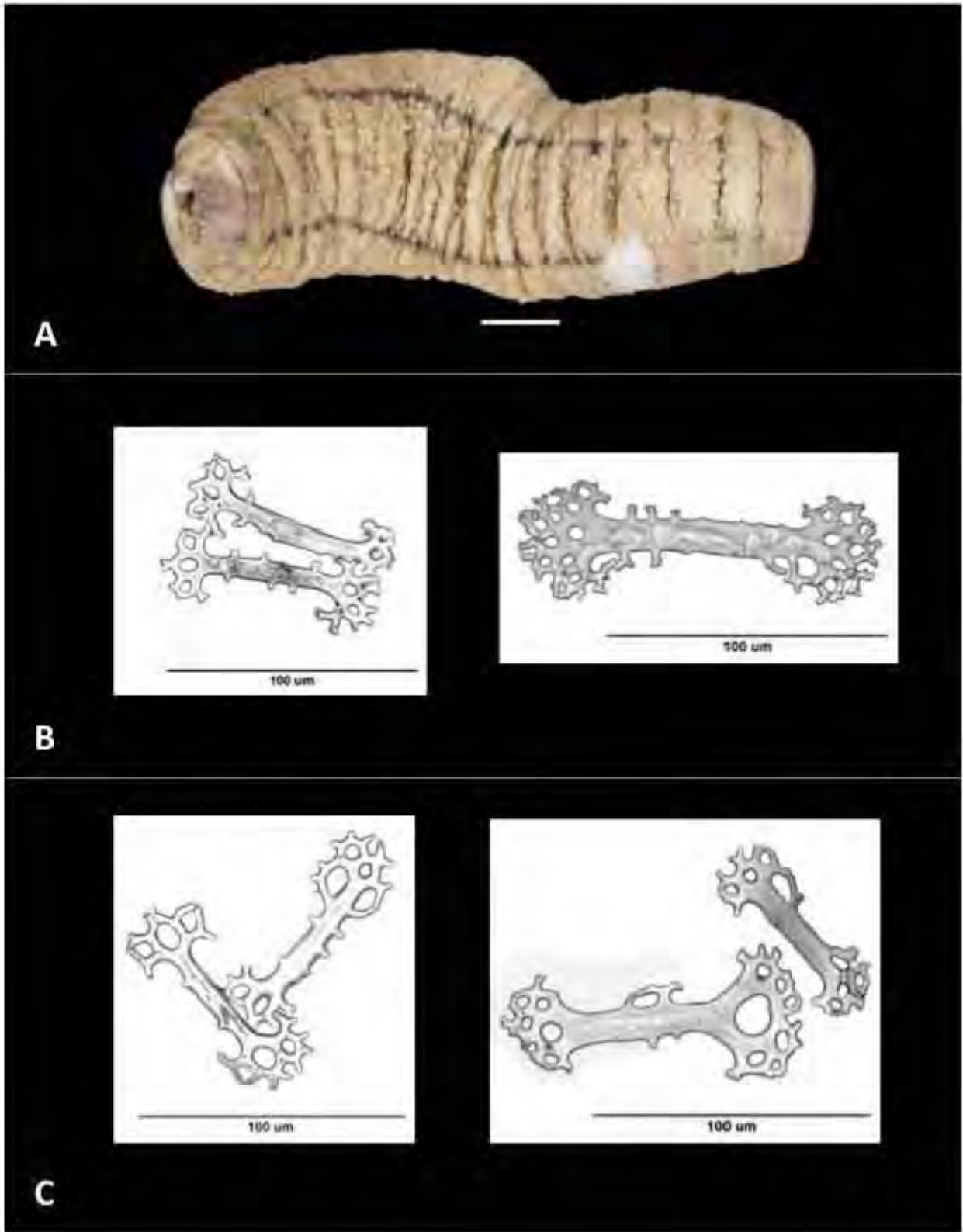


Lámina 12. *Holothuria (Selenkothuria) vittalonga* Cherbonnier, 1988. A. Vista dorsal del holotipo (escala = 1 cm). B. Barrotes de la pared dorsal del cuerpo. C. Barrotes de la pared ventral del cuerpo.

B. Relaciones filogenéticas

Se obtuvo un total de 55 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 687 pasos, índice de consistencia de 0.6739 y de retención de 0.7602. Se realizó un consenso estricto que se muestra en la Figura 3-6.

En el cladograma se observan dos clados principales, con bajo o nulo apoyo de bootstrap cada uno. El primer clado abarca los grupos externos pertenecientes a los subgéneros *Halodeima*, *Holothuria*, *Vaneyothuria*, *Thymiosycia* y *Mertensiothuria*. Aunque hay pares de especies agrupadas por subgénero (*Thymiosycia*, *Vaneyothuria* y *Stauropora*) con poco o ningún apoyo de bootstrap, no se observa otra estructura en el clado más que una estructura en escalera, y un mediano apoyo de bootstrap a un par de clados derivados (*Holothuria tubulosa* con *H. leucospilota*).

En el segundo clado principal, se encuentran las especies de los subgéneros *Selenkothuria* y *Semperothuria*. Este clado también cuenta con una estructura de escalera, aunque existen algunos clados con alto apoyo de bootstrap. El primero, con un 90% de apoyo, une en un solo clado tres especies del subgénero *Semperothuria*. El segundo, con un 100% de apoyo, a todas las especies del subgénero *Selenkothuria*. Dentro de este clado, tiene un bajo apoyo (53%) el clado que excluye a la especie *H. moebii*.

DISCUSIÓN

Dentro del segundo clado principal del cladograma de consenso, el subgénero *Selenkothuria* aparece como monofilético con un apoyo del bootstrap de 100%. Sin embargo, dentro del clado, no existe estructura alguna que corresponda con la morfología de las espículas o con un patrón evolutivo claro. Al mapear estos caracteres, no se observa una estructura en cuanto a la perforación o rugosidad de los barrotes (Figuras 3-7 y 3-8). También se encuentran mezcladas especies que presentan barrotes curvos y rectos (Figura 3-9), aunque hay el clado derivado de cinco especies (*H. parva*, *H. bacilla*, *H. sinica*, *H. erinaceus* y *H. theeli*) presenta barrotes rectos, lo que parece ser una tendencia del subgénero hacia este estado de carácter. Un patrón parecido se presenta en el carácter espículas en músculos retractores de la cloaca (Figura 3-10), ya que casi en estas mismas especies (en vez de *H. theeli* es *H. mactanensis*) están presentes los barrotes, aunque *H. mactanensis* no queda dentro del clado. Aún así, parece que la tendencia es hacia al surgimiento de espículas en este tipo de músculo. Finalmente, la distribución geográfica de las especies no se corresponde con la topología del clado. Se encuentran mezcladas especies del Indo-Pacífico con especies de costas americanas. A pesar de la carencia de una completa estructura interna al clado, la monofilia del

subgénero *Selenkothuria* se encuentra bien apoyada, lo que brinda sustento a la clasificación actual basada en subgéneros del género *Holothuria*.

En cuanto al subgénero *Semperothuria*, a pesar de aparecer en la base del clado, no surge como un grupo monofilético. Tampoco se observa estructura en la topología del clado que corresponda con la forma de las espículas ni con la distribución geográfica. *H. cinerascens* y *H. flavomaculata* presentan barrotes granulosos y se distribuyen en el Indo-Pacífico. Sin embargo, no se agrupan en un clado. Por el contrario, *H. imitans* y *H. surinamensis* que tienen mesas que carecen de base, presentan barrotes lisos y se distribuyen en costas americanas (la primera en el Pacífico y la segunda en el Caribe), sí se agrupan como especies hermanas. *H. flavomaculata* surge como la especie más cercana de ambas.

En el cladograma, los subgéneros *Selenkothuria* y *Semperothuria* aparecen en el mismo clado. Se sugiere una relación muy cercana, de grupos hermanos. Sin embargo, en el cladograma, no está definida la monofilia de *Semperothuria* y, por lo tanto, no es claro cuál de los clados es más cercano a *Selenkothuria*. De ser completamente cierta esta relación, se apoyaría lo encontrado por Appeltans (2002) y G. Paulay (com. pers.).

El cladograma de consenso obtenido muestra una división clara aunque pobremente apoyada entre los subgéneros *Selenkothuria* y *Semperothuria* y el resto. Si se mapean en el árbol caracteres distintivos como el disco de la mesa (Figura 3-11), corona de la mesa (Figura 3-12) y la presencia de otros tipos de espículas en la pared del cuerpo (Figura 3-13), se puede observar, en el clado de la derecha, que las especies que tienen mesa con base completa, tienen corona espinosa y también botones, mientras que las de base incompleta o reducida, tienen corona maltesa además de rosetas u otras estructuras. En el segundo clado, sólo las especies de *Semperothuria* tienen mesas con corona maltesa y sin disco, y ambos, *Semperothuria* y *Selenkothuria* carecen de botones y presentan barrotes. Estas diferencias en la morfología y combinación de las formas de espículas pueden explicar la separación entre estos dos grandes clados.

Según el cladograma, la evolución del grupo está dada por la aparición de estructuras nuevas en la pared del cuerpo. Así, el ancestro común poseía mesas en la pared del cuerpo. De ahí, surgieron dos linajes, uno con mesas con base y disco reducido, y el otro, con disco completo y barrotes. Dentro del primer linaje, surgieron las rosetas en las especies basales (*H. edulis*, *H. floridana*, *H. atra*), que posteriormente se perdieron y surgieron entonces los botones a partir del surgimiento de *H. tubulosa*. En el segundo linaje, el disco de la base se perdió cuando surgieron las especies *H. flavomaculata*, *H. imitans* y *H. surinamensis*, y con el surgimiento del subgénero *Selenkothuria*, las mesas se perdieron definitivamente, quedando

remanentes en ejemplares juveniles de ciertas especies. Los barrotos permanecieron y hubo una diversificación de especies con diferentes manifestaciones de este carácter.

Es importante hacer notar, que tanto la resolución del cladograma, como el apoyo a las ramas, se da en gran medida en los clados basales, por lo que existe cierta estructuración en el árbol a este nivel. En los clados derivados, por el contrario, aparentemente hay resolución, pero no hay estructuración acorde a los caracteres y el apoyo de bootstrap es bajo. Por lo tanto, como se ha mencionado, no existen agrupamientos a nivel de subgénero congruentes con la morfología de las espículas o con la distribución geográfica.

CONCLUSIONES

Se corroboró la identidad taxonómica del subgénero *Selenkothuria*, y se agregaron caracteres a su descripción, tales como presencia de barrotos en músculos retractores de la cloaca y árboles respiratorios en ciertas especies, así como presencia de barrotos rara vez únicamente en papilas.

La revisión morfológica resultó en doce especies válidas para el subgénero *Selenkothuria* de las diecinueve consideradas como pertenecientes al mismo. Se corroboró de forma convincente la identidad taxonómica de diez especies. La identidad taxonómica de lo que ciertos autores consideran como *H. erinaceus* aún no ha sido corroborada. Hace falta recolectar y revisar más ejemplares de *H. erinaceus* “verdadero” y “no verdadero”, y de *H. sinica*, para corroborar la identidad taxonómica de estas especies.

El cladograma morfológico mostró al subgénero *Selenkothuria* como monofilético, lo que brinda apoyo al esquema de clasificación por subgéneros del género *Holothuria*. El subgénero hermano del subgénero *Selenkothuria* es *Semperothuria*, de acuerdo con el árbol obtenido. Esto apoya el análisis preliminar hecho para el género *Holothuria* (Appeltans, 2002).

El cladograma morfológico mostró cierto grado de resolución en clados basales, que evidenció la separación de los subgéneros *Selenkothuria* y *Semperothuria* del resto. La resolución de los clados tuvo una estructura en escalera y el apoyo a las ramas fue poco o nulo, por lo que no hubo estructura dentro del subgénero *Selenkothuria* acorde con un patrón; únicamente ciertas tendencias.

LITERATURA CITADA

- Appeltans, W. 2002. Phylogeny of the Holothuriidae (Echinodermata: Holothuroidea) inferred from Morphology. Tesis de licenciatura, Universidad de Bruselas.
- Arriaga Ochoa, J. A. 2010. Análisis filogenético del género *Lissothuria* Verrill, 1867. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, 95 pp.
- Bell, F. J. 1886. On the holothurians of the Mergui Archipelago collected for the trustees of the Indian Museum by Dr. John Anderson. *Journal Linnean Society London* 21: 25-28.
- Bell, F. J. 1887. Studies in the Holothuroidea VI. Descriptions of new species. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1887: 531-534.
- Caso, M. 1954. Contribución al conocimiento de los holoturoideos de México. Algunas especies de holoturoideos litorales y descripción de una nueva especie, *Holothuria portovallartensis*. *Anales del Instituto de Biología* 25(1y2): 417-442.
- Cherbonnier, G. 1951. Holothuries de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 2° série 41: 1-65.
- Cherbonnier, G. 1952. Les holothuries de Quoy et Gaimard. *Mémoires de l'Institut Royal Sciences Naturelles Belgique*. 2° série 46: 1-43.
- Cherbonnier, G. 1988. Faune de Madagascar. Echinodermes: Holothuries. Institut Francais de Recherche Scientifique Pour le Developpement en Cooperation, Paris, France, 292 pp.
- Clark, A. M. y F. W. E. Rowe. 1971. Monograph of shallow water Indo-West Pacific echinoderms. Trustees of the British Museum (Natural History), London. 234 pp.
- Cutress, B. M. 1996. Changes in dermal ossicles during somatic growth in Caribbean sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea: Aspidochirotida). *Bulletin of Marine Science* 58(1): 44-116.
- Deichmann, E. 1938. Eastern Pacific Expedition of the New York Zoological Society. XVI. Holothurians from the western coasts of Lower California and Central America and from the Galapagos Islands. *Zoologica* 23: 361-387.
- Deichmann, E. 1958. The Holothuroidea collected by the Velero III and IV during the years 1932 to 1954. Part II Aspidochirotida. The University of Southern California Publications. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 11(2): 253-349.
- Gilliland, P. M. 1993. The skeletal morphology, systematics and evolutionary history of Holothurians. *Special Papers in Palaeontology* 47, The Palaeontological Association, Londres.
- Heding, S. G. 1940. The Holothurians of the Iranian Gulf. *Danish Scientific Investigations in Iran* 2: 113-137.
- Hendler, G., Miller, J. E., Pawson, D. L. y P. M. Kier. 1995. Sea stars, sea urchins and allies. Echinoderms of Florida and the Caribbean. Smithsonian Institution Press, Washington, U.S. A.
- Hickman, C. P. 1998. A field guide to sea stars and other echinoderms of Galápagos. Galapagos Marine Life Series. Sugar Spring Press. Lexington, Virginia. 83 pp.
- Honey-Escandón M., Solís-Marín F. A. y A. Laguarda-Figueras. 2011. *Holothuria (Selenkothuria) carere*, a new species of sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) from the Mexican Pacific. *Zootaxa* 2922: 27-33.

- Kerr, A. M. 2001. Phylogeny of the Apodan holothurians (Echinodermata) inferred from morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 133: 53-62.
- Kerr, A.M. y J. Kim. 1999. Bi-penta-bi-decaradial symmetry: A review of evolutionary and developmental trends in Holothuroidea (Echinodermata). *Journal of Experimental Zoology* 285: 93-103.
- Kerr, A.M. y J. Kim. 2001. Phylogeny of Holothuroidea (Echinodermata) inferred from Morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 133: 63-81.
- Lampert, K. 1885. Die Seewalzen-Holothurioidea: Eine systematische Monographie mit Bestimmungs- und Verbreitungs-Tabellen. Reisen mi Archipel der Philippinen von Dr.C. Semper.II. *Wissenschaftliche Resultate* 4:1- 310.
- Liao Y. 1980. The Aspidochirote holothurians of China with erection of a new genus. In: Jangoux M, ed. *Echinoderms – present and past. Proceedings of the European Colloquium on Echinoderms, Brussels, Sept. 1979*. Rotterdam: Balkema Press, 115-120.
- Ludwig, H. 1883. Verzeichnifs der Holothurien des Kieler Museums. 22. Bericht Oberhessischen Gessellschaft für Natur- und Heilkunde, Giefesen.
- Ludwig, H. 1887. Die von G. Chierchia auf der Fahrt del Kg. Ital. Corvette “Vettor Pisani” gesammelten Holothurien. *Zeitschrif für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere* 2: 1-34.
- Maddison, D.R. y W.P. Maddison. 2005. MacClade 4: Analysis of phylogeny and character evolution. Version 4.08a. <http://macclade.org>.
- Massin, C. 1994. Ossicle variation in Antartic dendrochirote holothurians (Echinodermata). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 64: 129-146.
- Massin, C. 1996. Results of the Rumphius Biohistorical expedition to Ambon (1990). Part. 4. The Holothuroidea (Echinodermata) collected at Ambon during the Rumphius Biohistorical Expedition. *Zoologische Verhandelingen* 307: 1-53.
- Massin, C., Samyn, Y. y A. S Thandar. 2004. The genus *Labidodemas* (Holothuroidea: Aspidochirotida) revisited, with description of three new species and with re-positioning of *Holothuria (Ireothuria) macullochi* Deichmann, 1958. *Journal of Natural History* 38: 1811-1847.
- Mitsukuri, K. 1912. Studies on actinopodous Holothurioidea. *Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo* 29: 1-284.
- Panning, A. 1934. Die Gattung *Holothuria* (2. Teil). *Mitteilungen aus dem zoologischen Staatsinstitut und Zoologischen Museum in Hamburg* 44: 24-50.
- Panning, A. 1935. Die Gattung *Holothuria*. (5 Teil, Schluss). *Mitteilungen Zoologischen Staatsinstitut Zoologischen Museum, Hamburg*. 46: 1–18.
- Quoy, J. R. C. y J. P. Gaimard. 1833. Holothuries. Pp. 108-133. In: Voyage de la corvette de l'astrolabe. Executé par ordre du Roi Pendant les années 1826-1829- Zoologie: Zoophytes. J. Tastu, Paris. 390 pp.
- Rowe, F. 1969. A review of the family Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotida). *Bulletin of The British Museum (Natural History) Zoology* 18(4): 119-170.

Samyn, Y. y C. Massin. 2003. The holothurian subgenus *Mertensiothuria* (Aspidochirotida: Holothuriidae) revisited. *Journal of Natural History* 37: 2487-2519.

Samyn, Y., Appeltans W., y A. M. Kerr. 2005. Phylogeny of *Labidodemas* and the Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotida) as inferred from morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144: 103-120.

Samyn, Y., VandenSpiegel, D. y C. Massin. 2006. Taxonomie des holothuries des Comores. Abc Taxa, Direction générale de la Coopération au Développement, Belgique.

Selenka, E. 1867. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 17: 291-374.

Semper, C. 1868. Reisen im Archipel der Philippinen. II. *Wissenschaftliche Resultate* 1: 1- 288..

Solís-Marín, F. A. y E. Mata-Pérez. 1997. Curso-Taller, Taxonomía de Equinodermos. Manual inédito, 88 pp.

Solís-Marín, F. A., Arriaga-Ochoa, J. A., Frontana-Uribe, S. C. y A. Durán-González. 2009. Holoturoideos (Echinodermata: Holothuroidea) del Golfo de California. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D. F. Jiménez Editores e Impresores, 117 pp.

Swofford, D.L. 1999, PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Tan Tiu, A. S. 1981. The intertidal holothurian fauna (Echinodermata: Holothuroidea) of Mactan and the neighboring islands, Central Philippines. *The Philippine Scientist* 18: 45-119.

Théel, H. 1886. Report on the Holothuroidea. 1. Reports on the Results of Dredging under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico (1877-1878), in the Caribbean Sea (1879-1880), and along the Eastern Coast of the United States during the summer of 1880. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 13(1): 1-20.

Wiley, E. 1981. Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons Inc. New York. 439p.

Tabla 3-1. Lista de especies utilizadas para este estudio. Se indica el museo de procedencia de los ejemplares utilizados (para el significado de las siglas, consultar el texto) y la distribución de la especie.

Museum	Especie	Distribución
FLMNH	<i>Holothuria (Halodeima) atra</i> Jaeger, 1833	Indo-Pacífico
FLMNH	<i>Holothuria (Halodeima) edulis</i> (Lesson, 1830)	Indo-Pacífico
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Halodeima) floridana</i> (Pourtales, 1851)	Caribe y Golfo de México
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Halodeima) inornata</i> Semper, 1868	Pacífico Este
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Halodeima) kefersteini</i> Selenka, 1867	Pacífico Este
FLMNH	<i>Holothuria (Holothuria) tubulosa</i> Gmelin, 1791	Mediterráneo y Atlántico Este
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Mertensiothuria) hilla</i> Lesson, 1830	Indo-Pacífico
FLMNH	<i>Holothuria (Mertensiothuria) leucospilota</i> Brandt, 1835	Indo-Pacífico
FLMNH	<i>Holothuria (Roweothuria) poli</i> Thandar, 1988	Mediterráneo
FLMNH, MRAC	<i>Holothuria (Selenkothuria) bacilla</i> Cherbonnier, 1988	Madagascar, Comoros
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Selenkothuria) carere</i> Honey-Escandón & Solís-Marín, 2011	México (Pacífico)
FLMNH, IOCAS	<i>Holothuria (Selenkothuria) erinaceus</i> Semper, 1868	Índo-Pacífico
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Selenkothuria) glaberrima</i> Selenka, 1867	Caribe y Golfo de México
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Selenkothuria) lubrica</i> Selenka, 1867	Pacífico Este
FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) mactanensis</i> Tan Tiu, 1981	Pacífico Oeste
MRAC	<i>Holothuria (Selenkothuria) moebii</i> Ludwig, 1883	Indo-Pacífico
FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) parva</i> Krauss in Lampert, 1885	Índico
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Selenkothuria) portovallartensis</i> Caso, 1954	Pacífico Este
IOCAS	<i>Holothuria (Selenkothuria) sinica</i> Liao, 1980	China
FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) theeli</i> Deichmann, 1938	Pacífico Este
FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) cinerascens</i> (Brandt, 1835)	Indo-Pacífico
FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) flavomaculata</i> Semper, 1868	Indo-Pacífico
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Semperothuria) imitans</i> Ludwig, 1875	Pacífico Este
FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) languens</i> Selenka, 1867	Pacífico Este
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Semperothuria) surinamensis</i> Ludwig, 1875	Caribe y Golfo de México
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Stauropora) pluricuriosa</i> Deichmann, 1937	Pacífico Este
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Thymiosycia) arenicola</i> Semper, 1868	Pantropical
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Thymiosycia) impatiens</i> (Forskaal, 1775)	Pantropical
FLMNH	<i>Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa</i> Marenzeller von, 1892	Atlántico Oeste
UNAM-ICML	<i>Holothuria (Vaneyothuria) zacae</i> Deichmann, 1937	Golfo de California
UNAM-ICML	<i>Isostichopus badionotus</i> (Selenka, 1867)	Caribe y Golfo de México

Tabla 3-2. Validez taxonómica de especies descritas consideradas pertenecientes al subgénero *Selenkothuria*. El significado de las iniciales en la tercera columna es el siguiente: DO = descripción original; RT = revisión del tipo.

Especie	Validez	Validación
<i>Holothuria (Selenkothuria) bacilla</i> Cherbonnier, 1988	Válida	DO, RT
<i>Holothuria (Selenkothuria) carere</i> Honey-Escandon & Solis-Marin, 2011	Válida	DO, RT
<i>Holothuria (Selenkothuria) erinaceus</i> Semper, 1868	Válida	DO, RT
<i>Holothuria (Selenkothuria) glaberrima</i> Selenka, 1867	Válida	DO, RT
<i>Holothuria (Selenkothuria) lubrica</i> Selenka, 1867	Válida	DO, RT
<i>Holothuria (Selenkothuria) mactanensis</i> Tan Tiu, 1981	Válida	DO
<i>Holothuria (Selenkothuria) moebii</i> Ludwig, 1883	Válida	DO
<i>Holothuria (Selenkothuria) parva</i> Krauss in Lampert, 1885	Válida	DO
<i>Holothuria (Selenkothuria) portovallartensis</i> Caso, 1954	Válida	DO, RT
<i>Holothuria (Selenkothuria) sinica</i> Liao, 1980	Válida. Posible sinónimo de <i>Holothuria erinaceus</i> .	DO, RT
<i>Holothuria (Selenkothuria) theeli</i> Deichmann, 1938	Válida.	DO
<i>Holothuria (Selenkothuria) vittalonga</i> Cherbonnier, 1988	Válida. Posible sinónimo y variación de <i>Holothuria erinaceus</i> .	DO, RT
<i>Holothuria (Selenkothuria) lucifuga</i> Quoy & Gaimard, 1833	No válida. Sinónimo primario de <i>Holothuria moebii</i> , suprimido por A. M. Clark, 1963.	DO
<i>Holothuria (Selenkothuria) marenzelleri</i> Ludwig, 1883	No válida. Sinónimo de <i>Holothuria erinaceus</i> propuesto por Deichmann, 1958.	DO
<i>Holothuria (Selenkothuria) erinaceus</i> var. <i>pygmaea</i> Semper, 1868	No válida. Sinónimo de <i>Holothuria erinaceus</i> propuesto por Deichmann, 1958	DO
<i>Holothuria (Selenkothuria) perrieri</i> Thandar, 1977	No válida. Sinónimo de <i>Holothuria parva</i> propuesto por Thandar (com. pers.)	DO
<i>Holothuria (Selenkothuria) andersoni</i> Bell, 1886	No válida. Sinónimo de <i>Holothuria marenzelleri</i> propuesto por Mitsukuri, 1912.	DO
<i>Holothuria (Selenkothuria) kapiolanae</i> Bell, 1887	No válida. Sinónimo de <i>Holothuria lubrica</i> propuesto por Mitsukuri, 1912..	DO, RT
<i>Holothuria (Selenkothuria) spinea</i> Cherbonnier, 1988	No válida. Sinónimo de <i>Holothuria bacilla</i> propuesto por Samyn, VandenSpiegel y Massin (com. pers.)	DO, RT

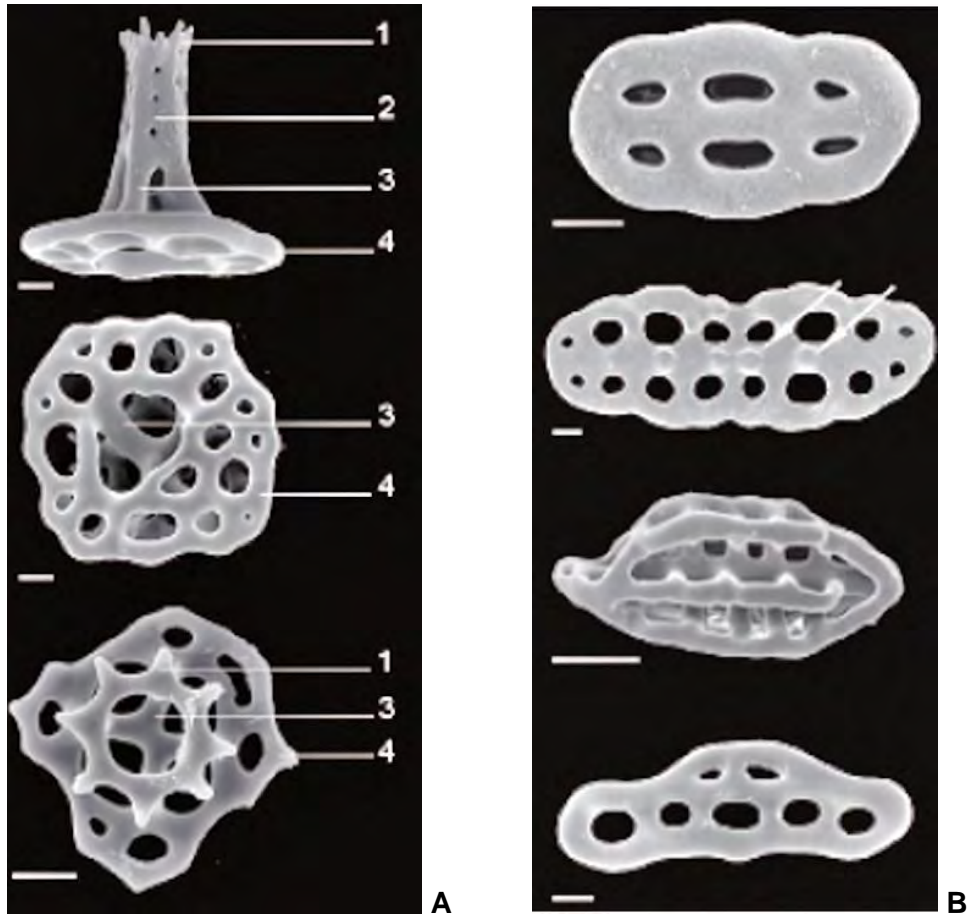


Figura 3-1. A. Espículas con forma de mesas. 1= corona; 2= barras transversales; 3=pilares; 4= disco de la mesa. B. Diferentes formas de botones: simétricos, abollonados, estéricos y pseudobotones. Escala= 10 μm (Tomado de Samyn *et al.*, 2006).

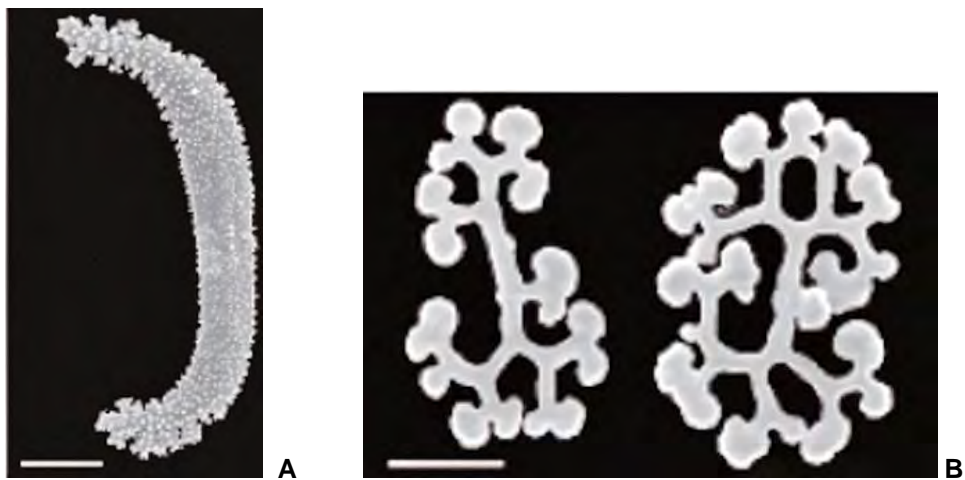


Figura 3-2. A. Espícula en forma de barrotos. B. Espículas en forma de rosetas. Escala= 10 μm (Tomado de Samyn *et al.*, 2006).

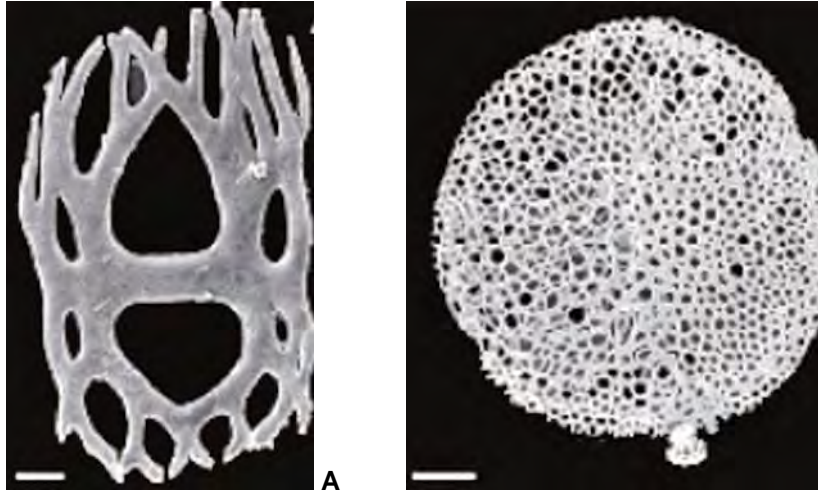


Figura 3-3. A. Placa perforada de pies ambulacrales ventrales. B. Placa terminal de pies ambulacrales ventrales. Escala A= 10 μ m; B= 100 μ m (Tomado de Samyn *et al.*, 2006).



Figura 3-4. Cladograma morfológico de consenso de mayoría del 50% de un total de 4634 árboles realizado por Appeltans (2002) para la familia Holothuriidae.

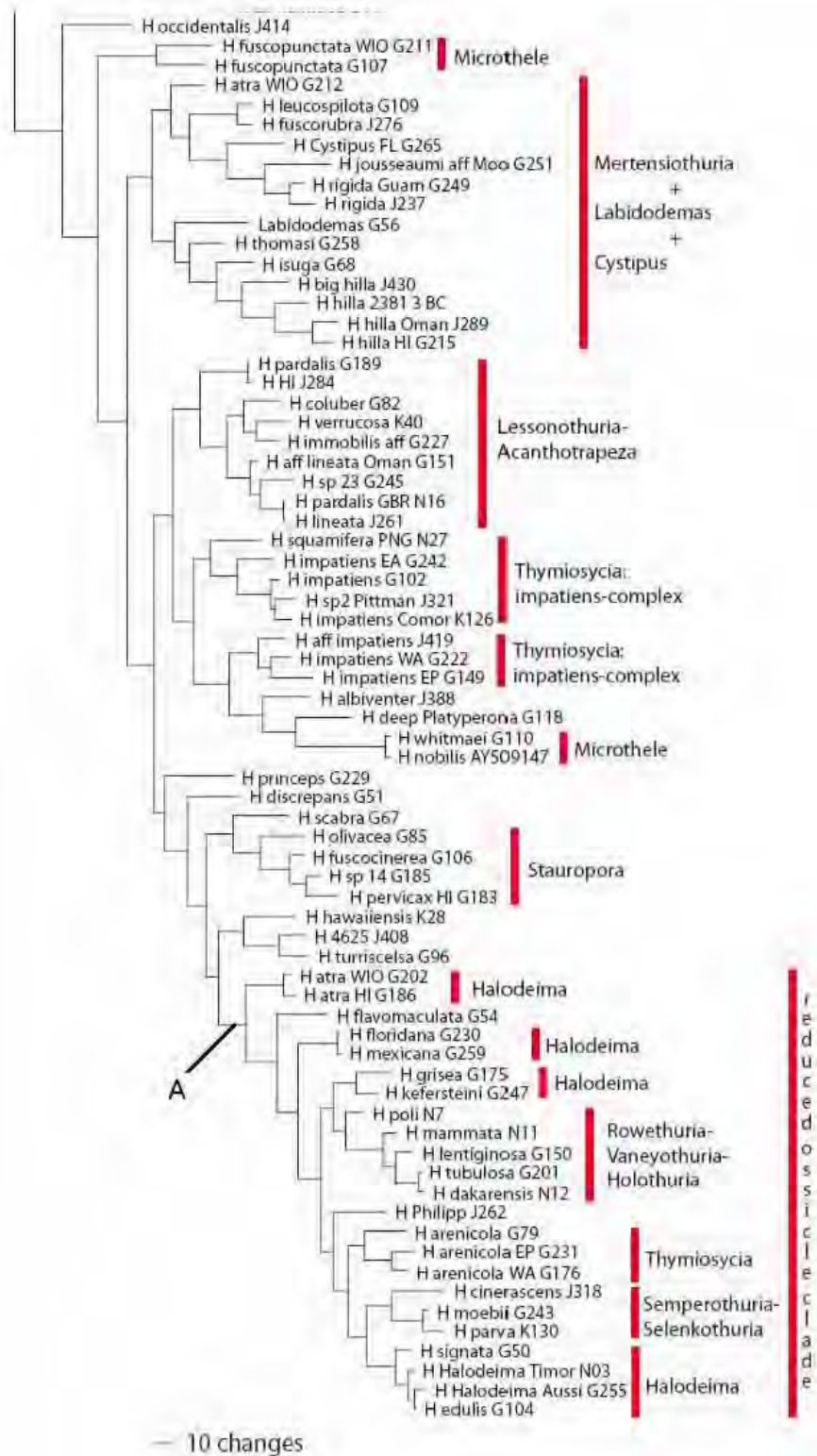


Figura 3-5. Porción del cladograma de la familia Holothuriidae construido con caracteres moleculares. Se muestra parcialmente las especies pertenecientes al género *Holothuria*. La letra A señala el clado de las especies con espículas reducidas, en el cual se basará este estudio (Modificado de Paulay, com. pers., construido con los genes mitocondriales 16s y COI).

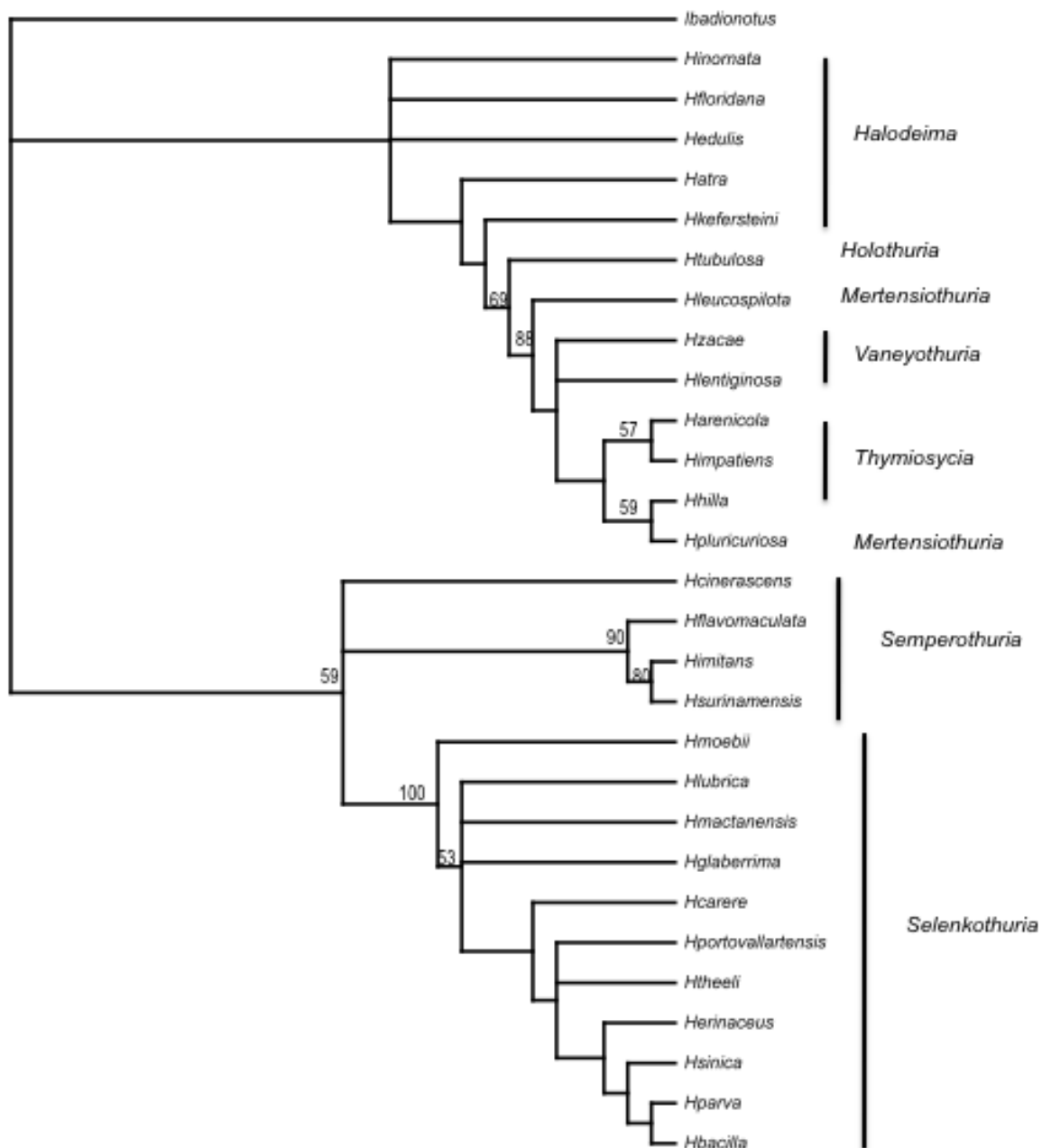


Figura 3-6. Cladograma de consenso estricto de un total de 55 árboles igualmente parsimoniosos de las especies utilizadas para este estudio. El número en los nodos indica valores de bootstrap mayores al 50%.

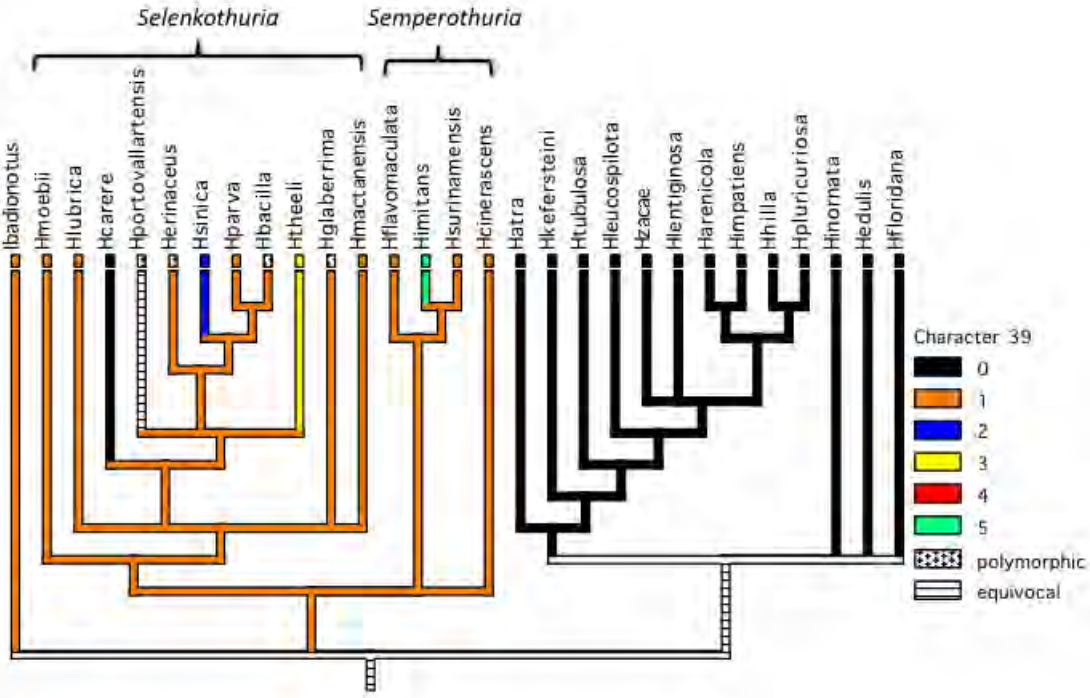


Figura 3-7. Optimización del carácter “perforación de los barrotos” de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) barrotos ausentes; (1) no perforados; (2) perforados distalmente; (3) totalmente perforados; (4) totalmente perforados, excepto por el eje central; (5) dos filas de perforaciones, puntas no perforadas.

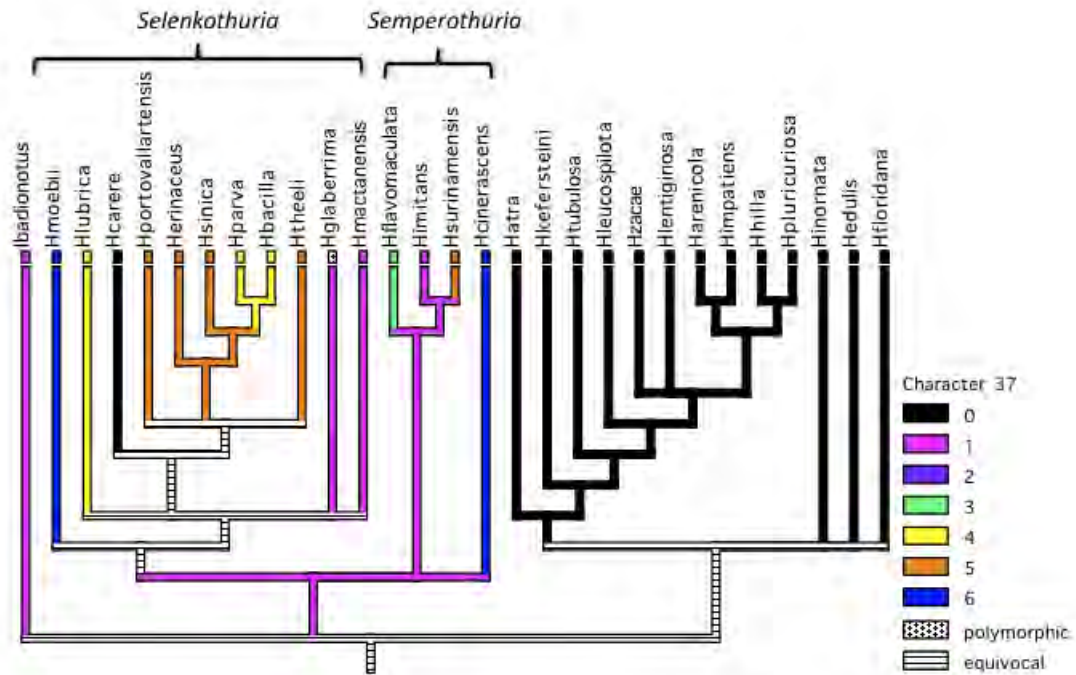


Figura 3-8. Optimización del carácter “rugosidad de barrotos simples” de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) barrotos ausentes; (1) lisos; (2) ligeramente rugosos; (3) muy rugosos; (4) con espinas afiladas; (5) con espinas romas; (6) granulados.

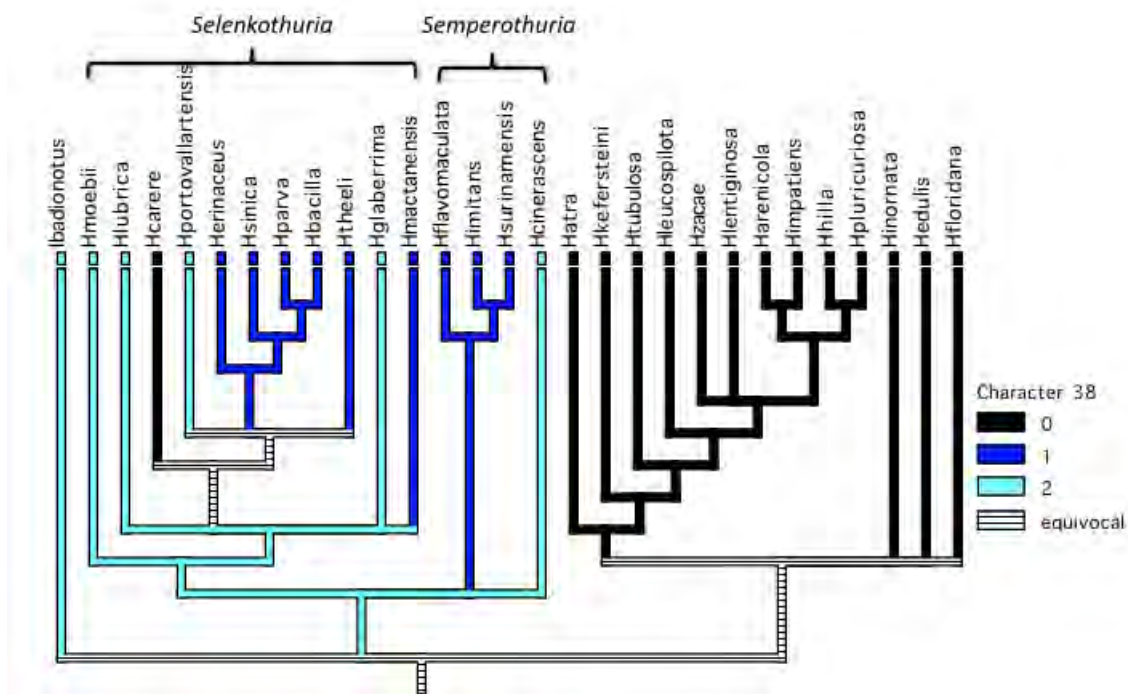


Figura 3-9. Optimización del carácter “curvatura de barros simples” de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) barros ausentes; (1) derechos; (2) curvos.

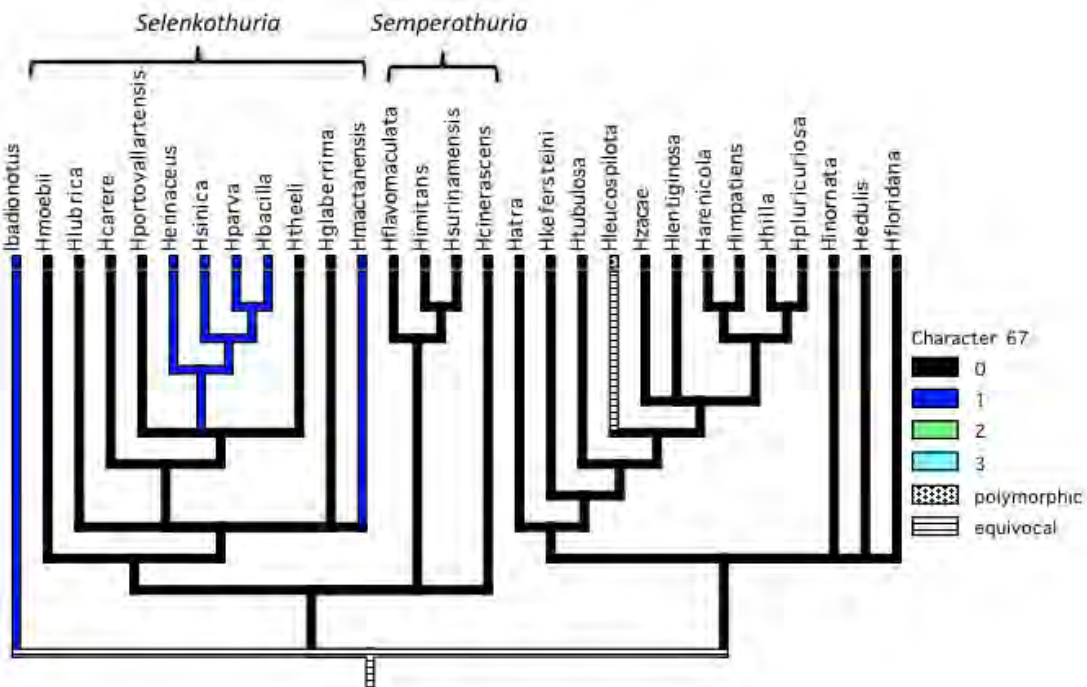


Figura 3-10. Optimización del carácter “espículas” del ensamble de los músculos retractores de la cloaca. La codificación es la siguiente: (0) ausentes; (1) barros lisos; (2) anillos oblongos o espículas semejantes a botones; (3) barros espinosos de formas variadas.

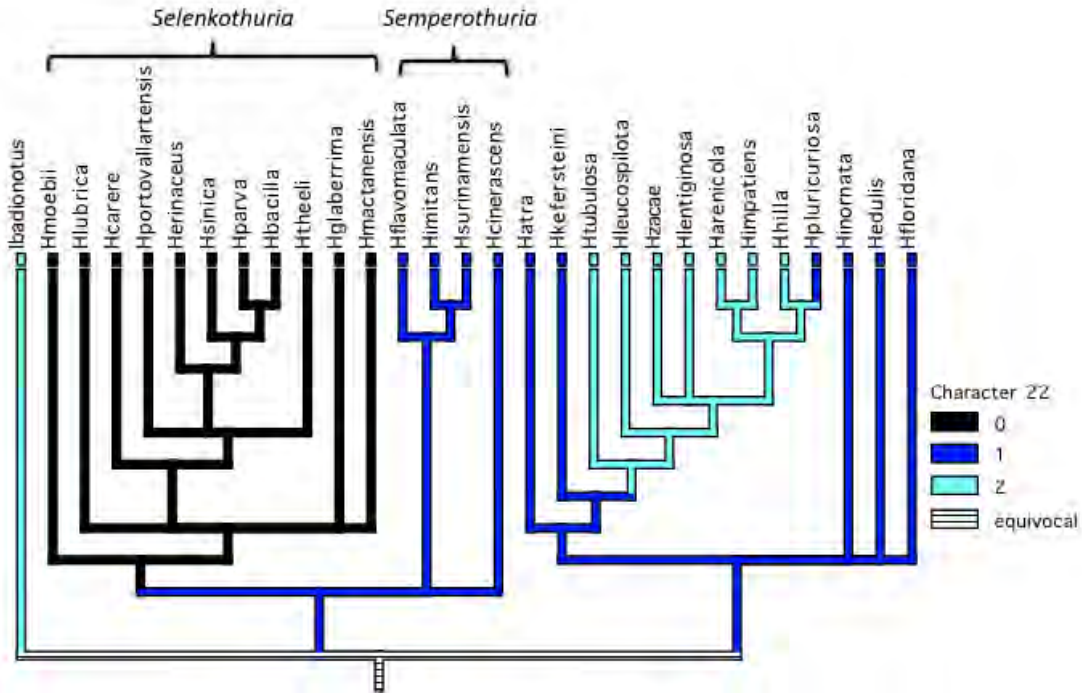


Figura 3-11. Optimización del carácter “disco de la mesa” de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) mesa ausente; (1) no desarrollado/reducido; (2) completo.

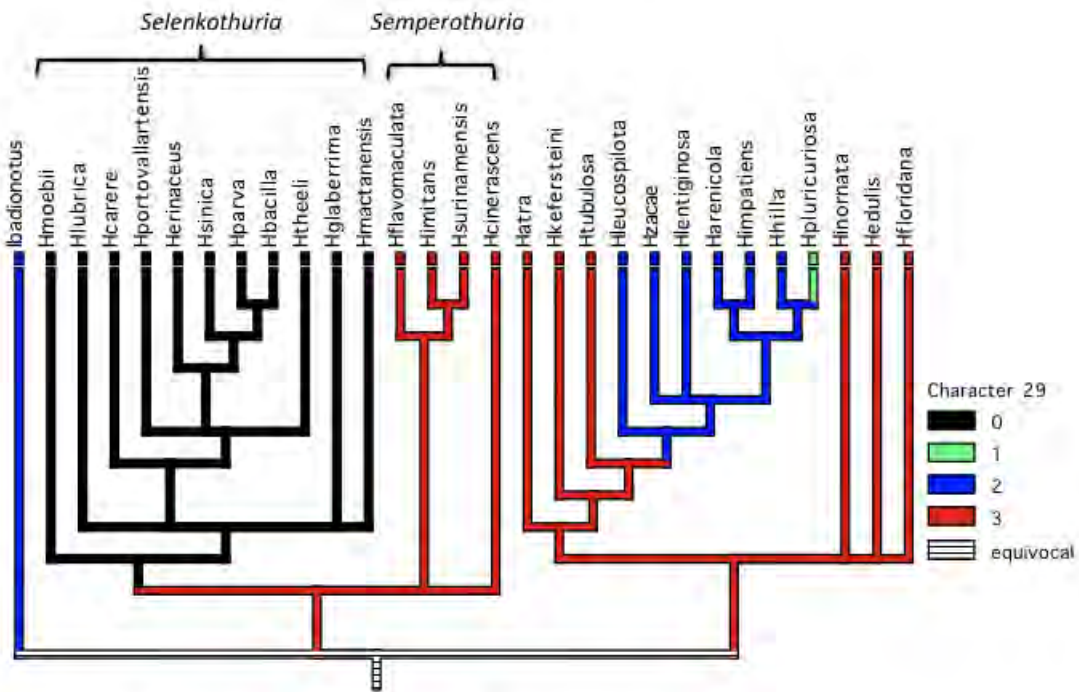


Figura 3-12. Optimización del carácter “corona de la espina” de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) mesa ausente; (1) espina ausente; (2) borde espinoso regular con abertura central; (3) cruz maltesa.

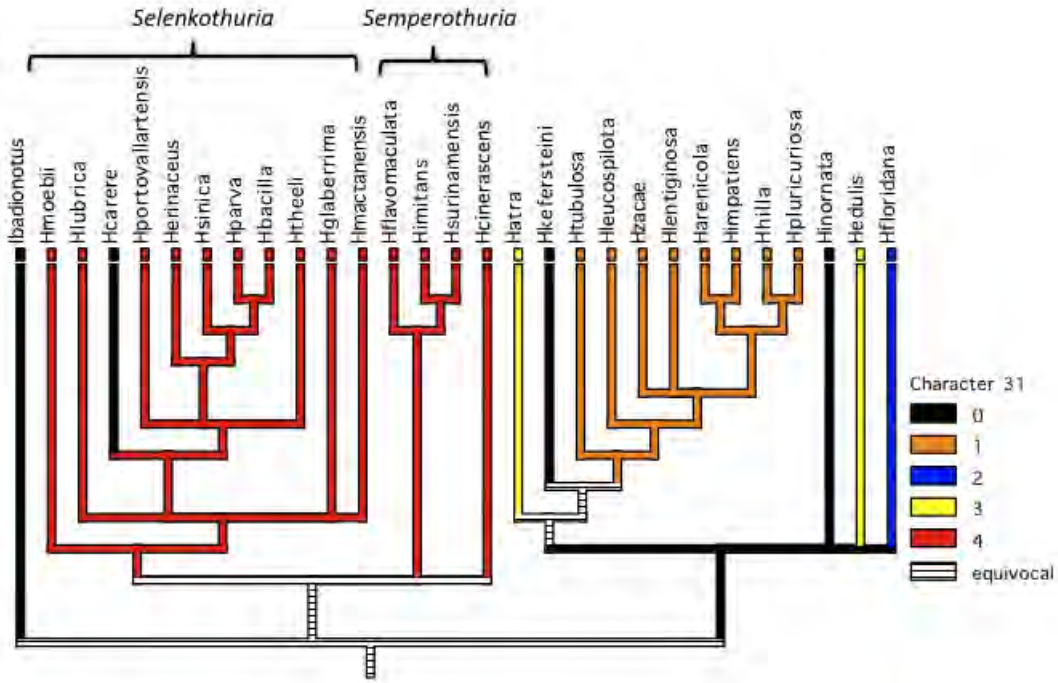


Figura 3-13. Optimización del carácter “otras espículas” de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) ausentes; (1) botones; (2) rosetas semejantes a moras; (3) barrotes ramificados semejantes a rosetas; (4) barrotes simples, barrotes ramificados.

CAPÍTULO 4.

FILOGENIA MOLECULAR.

Molecular phylogeny of the subgenus *Holothuria* (*Selenkothuria*) Deichmann, 1958 (Holothuroidea: Aspidochirotida)

MAGALI HONEY-ESCANDÓN¹, ALFREDO LAGUARDA-FIGUERAS² AND FRANCISCO
A. SOLÍS-MARÍN²

¹Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología and ²Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apdo. Post. 70-305, México, D.F. 04510, México

ABSTRACT

The subgenus *Selenkothuria* comprises twelve species of tropical shallow water sea cucumbers that share morphological features, such as rods in the body wall and tube feet, modified tentacles for suspension feeding and cryptic colours. The taxonomic status of this taxon has been controversial, but currently it is accepted as a subgenus of the genus *Holothuria*. Phylogenetic analyses of mitochondrial genes (COI, 16S rDNA) of ten species of *Selenkothuria* and related subgenera showed the polyphyly of this subgenus; monophyly was rejected by the likelihood ratio test. A geographical split divides the species of this subgenus in three different groups: one Indo-West-Pacific (IWP) group and two American groups. The IWP group is more closely related to *H. (Semperothuria) cinerascens* and to other subgenera such as *Roweothuria*, *Holothuria* and *Vaneyothuria*, while the two American groups are more closely related to each other and to some species of the subgenus *Halodeima*. These results suggest multiple parallel originations and diversification of ossicle morphology within the subgenus *Selenkothuria*. The current scheme of subgenera for the genus *Holothuria* is not supported suggesting the need of a new classification.

ADDITIONAL KEYWORDS: mitochondrial genes – likelihood ratio test - polyphyly – shallow water – taxonomy

INTRODUCTION

The family Holothuriidae is the most diverse in the order Aspidochirotida. It contains about 200 valid species of tropical, subtropical and temperate water sea cucumbers classified in five nominal genera: *Actinopyga* Bronn, 1860, *Bohadschia* Jaeger, 1833, *Labidodemas* Selenka, 1867, *Pearsonothuria* Levin in Levin *et al.*, 1984 and *Holothuria* Linnaeus, 1767. Of these, the genus *Holothuria* is rich, with 160 species. This great number led to a subdivision of the genus into 18 currently recognized subgenera. One of these, the subgenus *Selenkothuria* Deichmann, 1958, is characterized by an inner layer of small rods or plates within the body wall and tube feet, and usually completely lacking an external layer of tables, although vestiges of tables are sometimes found in young individuals of certain species. The external morphology is very similar in all the species: the tentacles are terminal and are modified for suspension feeding, and the colours cryptic (grey, brown, olive green). Species occur in tropical waters worldwide, and live under or between rocks from the tidemark to at least 10-m depth. These similarities suggest they share a common origin.

There has been considerable controversy surrounding the taxonomic status of the subgenus *Selenkothuria*. Mitsukuri (1912) and Panning (1934) included what would become *Selenkothuria* as five allopatric varieties (three from the Indo-West-Pacific, one from the East Pacific and one from the Western Atlantic) of a single species, *Holothuria lubrica* Selenka, 1867. In 1958 Deichmann subdivided *Holothuria* into several new genera, among them, the genus *Selenkothuria* to which she assigned seven species (the five from previous authors and two new East Pacific endemics), and designated *H. lubrica* as the type species. Later, Rowe (1969) reconstituted the genus *Holothuria* in part and recognized some of Deichmann's genera as subgenera. Among them, *Selenkothuria* was considered valid as constituted by Deichmann (1958). Rowe's classification, including the subgenus *Selenkothuria* remains in widespread use today and a few other species (from Madagascar, China, Philippines and Mexico) have been added.

Currently, twelve species are recognized as valid in *Selenkothuria*: *H. (S.) bacilla* Cherbonnier, 1988; *H. (S.) erinaceus* Semper, 1868; *H. (S.) glaberrima* Selenka, 1867; *H. (S.) lubrica* Selenka, 1867; *H. (S.) mactanensis* Tan Tiu, 1981; *H. (S.) moebii* Ludwig, 1883; *H. (S.) parva* Krauss in Lampert, 1885; *H. (S.) portovallartensis* Caso, 1954; *H. (S.) sinica* Liao, 1980; *H. (S.) theeli* Deichmann, 1938, *H. (S.) vittalonga* Cherbonnier, 1988 and *H. (S.) carere* Honey-

Escandón & Solís-Marín in Honey-Escandón, Solís-Marín & Laguarda-Figueras, 2011. Although the morphological traits and common habitat suggest that these species are closely related and should be grouped together, there have been no morphological or molecular studies on this subgenus to verify the validity of this group. The main purpose of this paper is to analyse the relationships of these species with molecular markers to test the monophyly of the subgenus *Selenkothuria*.

MATERIALS AND METHODS

I. Samples and DNA Isolation

The tissue samples used in the present study were provided by museums and collections in Mexico, the USA and Belgium (Table 1). Some tissues were taken from specimens stored in 70% ethanol, while some were from live specimens and subsequently preserved in 100% ethanol. We were able to obtain ten of the twelve currently recognized species of the subgenus *Selenkothuria* (Table 1). We also chose seventeen more closely related species from other subgenera to serve as outgroups and identify potential polyphyly within the subgenus. The species were chosen based on preliminary analyses of the genus *Holothuria* (Appeltans, 2002; G. Paulay, personal communication, data not shown) and they represent the subgenera most closely related to *Selenkothuria*: *Semperothuria*, *Halodeima*, *Holothuria*, *Roweothuria*, *Vaneyothuria* and *Stauropora*. Among these taxa, the subgenus *Semperothuria* appeared as the sister taxon in these preliminary analyses. We also selected a few more distantly related species in the subgenera *Thymiosycia*, *Theelothuria* and *Mertensiothuria*. A species of *Actinopyga* and a member of the closely related Stichopodidae from *Isostichopus* served as outgroups.

Genomic DNA was isolated with DNAzol (Chomczynski *et al.*, 1997) following standard procedures. Tissue was chopped, dried, and then gently homogenized in 750 µl of DNAzol and 5 µl of proteinase K. After 10 minutes, the tissue was macerated and incubated for 24 h in a shaker. The genomic DNA was precipitated with 100% ethanol, and rinsed twice with 95% ethanol. The DNA of most samples was cleaned with Qiaquick, the Qiagen PCR clean-up kit following manufacturer's directions, then resuspended in Tris-EDTA buffer.

II. PCR Amplification and Sequencing

The primers used were the universal primers for the 5' fragment of the mitochondrial large ribosomal subunit (16S), 16SAR (5'-CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT-3') and 16SBR (5' GCC GGT CTG AAC TCA GAT CAC GT- 3'; Palumbi *et al.*, 1991). The primers for the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit 1 fragment (COI) were COIeF (5'-ATA ATG ATA GGA GGR TTT GG-3') and COIeR (5'-GCT CGT GTR TCT ACR TCC AT-3') created by Arndt *et al.* (1996). Amplifications were performed in a 25 µl reaction mixture of approximately 50 ng of DNA, 2.5 µl 10X PCR buffer, 2.5 µl dNTP mix, 4 µl BSA (bovine serum albumin), 2.5 µl MgCl₂ for COI and 4.0 µl for 16S, 1µl each primer, 0.1µl Taq polymerase (Sigma) and distilled-purified water to 25 µl. PCR in a Perkin Elmer thermal cycler involved initial denaturation for 30 s at 95°C, 40 cycles at 95°C for 30 s, 52°C (16S) or 42°C (COI) for 30 s and 72°C for 1 min, and a final extension of 4 min at 72°C. PCR products were verified with agarose-gel electrophoresis and sequenced at the Interdisciplinary Center for Biotechnology Research (ICBR) of the University of Florida.

III. Phylogenetic analysis

Sequences were edited in Sequencher 3.1.1 (Gene Codes, Ann Arbor, MI) and the COI aligned with ClustalX 1.81 (Thompson *et al.*, 1997) and the 16S via the L-INS-I method implemented in MAFFT (Kato & Toh, 2008). Sequences are deposited in GenBank. Basic statistics (nucleotide, transition and transversion frequencies) were performed in MEGA 4 (Tamura *et al.*, 2007) and substitution models assessed using jModelTest (Posada, 2008). Phylogenetic relationships were inferred using maximum parsimony (MP), maximum likelihood (ML) and Bayesian inference (BI). MP and ML analyses were done in PAUP* ver. 4 (Swofford, 1999). For MP we chose heuristic search with random sequence addition with 100 replicates and tree bisection-reconnection branch swapping. For ML the heuristic search consisted of a further sequence addition. Bootstrap support was based on 1000 replications in MP and 1000 fast-replications in ML. The ML analysis used a single model with an estimated proportion of invariable sites and a gamma-corrected rate heterogeneity (GTR+I+G). BI analysis used the MrBayes 3.1.2 program (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) using unlinked GTR+I+G evolutionary models for each gene partition. The BI analysis was run twice using four chains for 5 million

generations and sampling each 250th generation. Once stationarity was reached, the first 5000 trees were discarded as burn-in before a consensus tree was obtained.

The monophyly of the subgenus *Selenkothuria* was tested with a likelihood ratio test (LRT; Huelsenbeck, Hillis & Nielsen, 1996; Swofford *et al.*, 1996; Goldman, Anderson & Rodrigo, 2000). A fully resolved ML tree, calculated under the null hypothesis (*Selenkothuria* being monophyletic), was used for estimating branch lengths under maximum likelihood in PAUP* ver. 4 (Swofford, 1999). Seq-Gen version 1.3.2 (Rambaut & Grassly, 1997) was used to simulate 100 data sets using the topology and branch lengths from the constrained tree. Each of the data sets was analyzed with ML in PAUP* with and without constraint. The difference in tree length between the constrained and unconstrained trees for each simulated data set was calculated and used to form a null probability distribution. The difference in tree length, calculated from the original data set, between trees with *Selenkothuria* as polyphyletic or as a monophyletic group, was compared against the null probability distribution.

RESULTS

We obtained 69 mitochondrial DNA sequences of ca. 1214 bp in total, ca. 558 bp from the 16S gene and ca. 656 bp from the COI gene. The nucleotide frequencies were A = 28.8, T = 26.2, C = 25.0 and G = 19.9, similar for other sequenced sea cucumbers (Arndt *et al.*, 1996; Kerr *et al.*, 2005). The proportion of transitions and transversions was 1.5, also similar for other aspidochirotid sea cucumbers (Kerr *et al.*, 2005).

MP analysis produced four shortest trees of 3123 steps (CI = 0.2811, RI = 0.6824), so we generated a strict consensus tree. ML and BI analyses produced trees with likelihood values of -14024.94 and -14200.262, respectively. The topologies of the trees obtained from the three reconstruction methods were very similar (Figures 1-3). MP and ML analyses similarly showed less than 50% bootstrap support for most basal clades and higher values in more derived clades (Figures 2 and 3); BI showed higher values of posterior probability in almost all the clades (Figure 1). We chose the tree obtained by the BI analysis (Figure 1), annotated to show support and differences among the three reconstruction methods, to explain the results. Clades appearing in bold were recovered in different positions in the MP, ML and BI trees. Nodes with posterior probabilities under 0.9 with no other kind of support were collapsed. The clades, including all in the subgenera of interest, were identical in all trees.

The *Selenkothuria* species appeared as three separate monophyletic groups. Node C subtended a polytomy containing two groups of American species, together with three species of the subgenus *Halodeima*. No reconstruction method recovered the American *Selenkothuria* species clustered in a single clade. All recovered (*H. (S.) carere*, *H. (S.) theeli*, *H. (S.) lubrica*) as a clade and (*H. (S.) portovallartensis*, *H. (S.) glaberrima*) as another clade.

A second large clade containing the rest of the species of *Selenkothuria* was subtended by Node D. Within this clade, four *Selenkothuria* species from the Indo-West-Pacific Ocean (IWP) were grouped with *H. (Semperothuria) cinerascens* (Node E). *H. (Selenkothuria) moebii*, at the base of Node D, did not group with the rest of the IWP species. In BI and ML trees (Figures 1 and 2) it appeared at the base of Node E with low support, and MP analysis (Figure 3) grouped it with the largest clade of the American species, also with low support. Therefore, the IWP species of *Selenkothuria* didn't show as a monophyletic clade either.

The monophyly of *Selenkothuria* was tested with the LRT. The difference in likelihood between constrained and unconstrained trees calculated from the original data matrix was $-\ln L = 55.083$, which falls outside the probability distribution calculated from the simulated data sets (largest difference $-\ln L = 7.5749$). Thus, the null hypothesis of a phylogeny with *Selenkothuria* as a monophyletic group must be rejected at greater than the 95% level.

DISCUSSION

The results show that the subgenus *Selenkothuria* is not monophyletic. An evolutionary separation occurs between species from American shores and those inhabiting the IWP. The American species (Node C) appear more closely related to certain species from the subgenus *Halodeima*, while the IWP group (Nodes D and E) apparently is more related to *H. (Semperothuria) cinerascens*, as well as to species of the subgenera *Roweothuria*, *Holothuria* and *Vaneyothuria*. This suggests that the similarities in morphology, types of ossicles and type of habitats of *Selenkothuria* are convergences that appeared more than once during the evolution of the genus *Holothuria*.

The IWP clade, excluding *H. (Selenkothuria) moebii*, is clearly monophyletic, and *H. (Sem.) cinerascens* could be the sister taxon. Nevertheless, this species inhabits tide pools, has rods in the body wall and suspension feeding habits like the species of the IWP. Thus, it could be plausible to consider it as part of the IWP clade, as a different subgenus instead of as part of

Semperothuria; also taking into account that the rest of the *Semperothuria* species appeared as monophyletic in a more distant clade (Node B), suggesting that *H. (Sem.) cinerascens* may not belong to this subgenus.

Within the IWP clade, *H. (Selenkothuria) bacilla* and *H. (S.) mactanensis* didn't show reciprocal monophyly under BI and ML (Figures 1 and 2), and only with low support in MP (Figure 3). This suggests that they could be the same genetic species, despite differences in ossicle shape and geographic distribution. Nevertheless, we consider these differences enough to maintain their status as separate species, pending further study.

The speciation processes for some of the IWP species could be the result of isolation patterns after the Indo-Australian Archipelago was formed, since the basal species (*H. (S.) moebii*, *H. (Sem.) cinerascens* and *H. (S.) erinaceus*) are distributed in both the Indian and the West Pacific Ocean, and the derived ones are limited to one ocean (*H. (S.) parva* and *H. (S.) bacilla* to the former, and *H. (S.) mactanensis* to the latter; figure 4). The formation of this archipelago during the Miocene (about 23 mya; Hall, 2002) could have started the restriction to gene flow for these species between the Indian and Pacific Ocean. But the major restriction peaks could have happened during the Pliocene and Pleistocene glaciations (about 5 - 2 mya; Crandall *et al.*, 2008) when the low sea levels might have isolated them in a more definitive way. The formation of these barriers could have favoured the emergence of *H. (S.) parva*, *H. (S.) bacilla* and *H. (S.) mactanensis*, although could have not affected species that currently distribute in both oceans, like *H. (S.) moebii*, *H. (Sem.) cinerascens* and *H. (S.) erinaceus*. Still, the specific pattern of speciation of the species of the IWP needs to be assessed considering particularities of their local distribution and habitats and their historical biogeography.

The distribution of the subgenera more closely related to the IWP *Selenkothuria* (Node D) species is quite different. *Roweothuria* and *Holothuria* are restricted to the Atlantic, the Mediterranean Sea and the Red Sea, while *Vaneyothuria* has a more wide distribution (Borrero-Pérez *et al.*, 2010). Thus, a complete study of a more complex historical biogeography is needed to understand and explain the speciation patterns for the IWP *Selenkothuria* species and related subgenera altogether.

The monophyly of the American *Selenkothuria* (Node D) remains uncertain. However, we found two well supported clades that show different patterns of distribution and possibly speciation along American shores. The first group shows classic vicariant allopatric speciation

due to the formation of the Isthmus of Panama (Figure 5). The closure of the Central American Seaway began during the middle Miocene (about 12 Mya) and it could mark the beginning of the gene flow restriction within this group. About 2.8 mya (Lessios, 2008) the isthmus was totally formed, and, together with the Pliocene and Pleistocene glaciations, could have constituted the barriers that allowed the emergence of *H. (S.) portovallartensis* and *H. (S.) glaberrima* on both sides of the American continent. The second group of American *Selenkothuria* species still needs evaluation for the most suitable mode of speciation in the East Pacific Ocean, since they are sympatric in their distribution. *H. (S.) lubrica* is more abundant in the North part of the continent, while *H. (S.) theeli* is more frequent in the South; *H. (S.) carere* appears to be a relict since it is found only in two different localities in Mexico.

Interestingly, the species of the subgenus *Halodeima* more closely related to the American *Selenkothuria* species (Node C) also have an American distribution. *H. (H.) kefersteini* and *H. (H.) inornata* occur in the Pacific and *H. (H.) floridana* in the Atlantic. Studying deeply the historical biogeography of these species could help explain the speciation patterns of the American species of *Selenkothuria* because they could have been affected by the same factors during the speciation process.

These results indicate that the subgenus *Selenkothuria* as currently delimited should be partitioned because it is not monophyletic. By the law of priority, the clade that would bear the name should be (*H. (S.) carere*, *H. (S.) theeli*, *H. (S.) lubrica*), because the last species holds the name of the subgenus *Selenkothuria* (Deichmann 1958). However, this means we should create two new subgenera (if the scheme of the subgenera is to be maintained): *New subgenus 1* for the IWP clade (with a decision to consider *H. (Semperothuria) cinerascens* as part of it), and *New subgenus 2* for the second American clade. Further, a formal decision is precluded until morphological data is included, the position of *H. (S.) moebii* is settled and the polytomy with *Halodeima* resolved.

The preliminary analysis done by Appeltans (2002) and G. Paulay (personal communication) showed *Semperothuria* as the sister taxon of *Selenkothuria*. The results obtained in the present study did not support this relationship because the monophyly of these subgenera could not be confirmed. The acceptance of *H. (Sem.) cinerascens* as a *Semperothuria* has already been discussed. The rest of the species (Node B) of this subgenus form a monophyletic clade

where an IWP species (*H. (Sem.) flavomaculata*) appears as the sister taxon of the American species, giving an interesting pattern of speciation to be evaluated in the future.

Despite this resolution at the species level, the study does not solve certain relationships between species that remain as polytomies in the tree, and the deeper branches of the tree have low or no support values in the three reconstruction methods. While deep resolution within *Holothuria* is not the aim of this study, indicates that a more conservative gene is needed to solve these relationships in the future. It is important to mention that the tree recovers (with high support in MP and BI) the genus *Holothuria* as monophyletic (Node A). However this may be an artifact due to a lack of sampling of other subgenera and holothuriid genera. Results from other morphological and molecular phylogenies have shown the paraphyly of this genus (Kerr *et al.*, 2005; Samyn, Appeltans & Kerr, 2005; Borrero-Pérez *et al.*, 2010).

This study clearly shows that despite possession of nearly identical ossicles and common habitat, the species belonging to the subgenus *Selenkothuria* do not form a monophyletic group according to molecular data. Instead, geographical differences appear more important, suggesting multiple parallel originations and diversification of ossicle morphology. The phylogeny obtained also indicates that other subgenera closely related to this subgenus are not monophyletic either, such as *Semperothuria* and *Halodeima*. These preliminary results do not support the taxonomy of the genus *Holothuria*, questioning current classifications based only on morphological characters. Furthermore, this paper gives new insights into the evolutionary relationships of some species of this genus.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank Dr. Gustav Paulay for his continued support all along this project. We also thank Dr. Alex Kerr for his valuable comments on the first draft of this manuscript. We thank all the people that directly or indirectly collected or loaned specimens or tissues for the accomplishment of this work. Gustav Paulay, François Michonneau, Arthur Anker, Sun Kim, Tim Werner, John Starmer and Sea McKeon for collecting material from the IWP. Mauricio Valdés, Regina Vega, Mauricio Montaña, Emmanuel Teyssier and Quetzalli Hernández for collecting material from Mexico. John Slapcinsky, Mandy Bemis and Sarah McPherson for cataloguing and locating the collected specimens and tissues in the Malacology Collection of the FLMNH, and Alicia Duran for her great job cataloguing the Mexican specimens. Drs. Claude Massin, Yves Samyn and Didier Vandenspiegel for the loan of specimens from the MRAC. François Michonneau, Sarah McPherson and Nat Evans also made suggestions of the laboratory techniques and alignment of sequences. Funding from the NSF PEET project (#0529724), the Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM and the PAPIIT IN226308 project are gratefully acknowledged.

REFERENCES

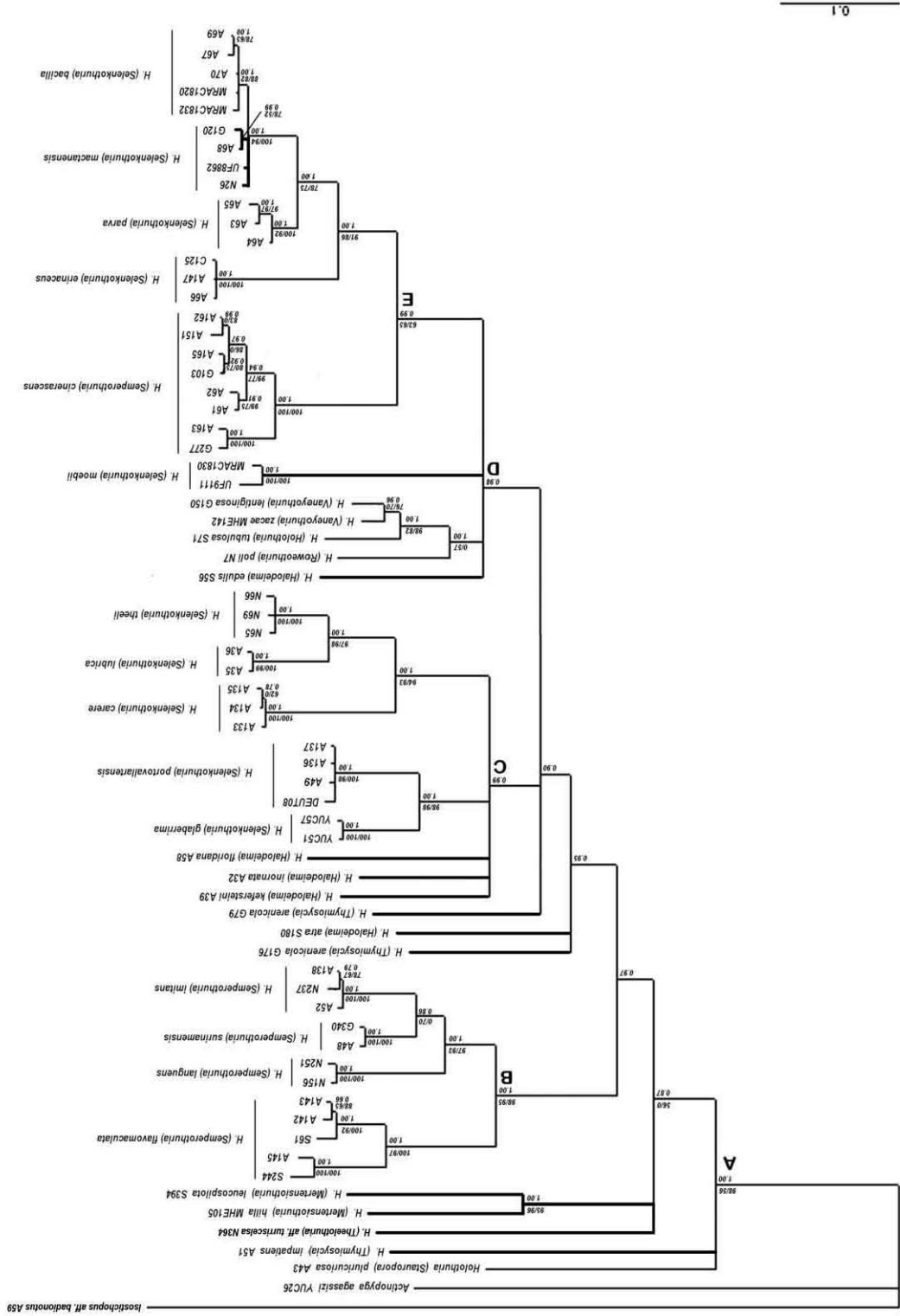
- Appeltans W. 2002. Phylogeny of the Holothuriidae (Echinodermata: Holothuroidea) inferred from Morphology. Unpublished Undergraduated Thesis, University of Brussels.
- Arndt A, Marquez C, Lambert P, Smith MJ. 1996. Molecular Phylogeny of Eastern Pacific Sea Cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea) Based on Mitochondrial DNA Sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6: 425-437.
- Borrero-Pérez GH, Gómez-Zurita J, González-Wangüemert M, Marcos C, Pérez-Ruzafa, A. 2010. Molecular systematics of the genus *Holothuria* in the Mediterranean and Northeastern Atlantic and a molecular clock for the diversification of the Holothuriidae (Echinodermata: Holothuroidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 899-906.
- Bronn HG. 1860. Die klassen und ordnungen der strahlenthiere (Actinozoa). *Klassen und Ordnungen des Thier-reiches* 2: 1-434.
- Caso ME. 1954. Contribución al conocimiento de los holoturoideos de México. Algunas especies de Holoturoideos litorales y descripción de una nueva especie *Holothuria portovallartensis*. *Anales Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 25: 417-422.
- Cherbonnier G. 1988. *Echinodermes: Holothurides. Faune de Madagascar*. Paris: Editions de l'ORSTOM.
- Chomczynski P, Mackey K, Drews R, Wilfinger W. 1997. DNAzol: a reagent for the rapid isolation of genomic DNA. *BioTechniques* 22: 550-553.
- Crandall ED, Frey MA, Grosberg RK, Barber PH. 2008. Contrasting demographic history and phylogeographical patterns in two Indo-Pacific gastropods. *Molecular Ecology* 17: 611-626.
- Deichmann E. 1938. 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: 361-387.
- Deichmann E. 1958. The Holothuroidea collected by the Velero III and IV during the years 1932 to 1954. Part. II Aspidochirota. *Allan Hancock Pacific Expedition* 11: 253-348.
- Goldman N, Anderson JP, Rodrigo AG. 2000. Likelihood-based tests of topologies in phylogenetics. *Systematic Biology* 49: 652-670.
- Hall R. 2002. Cenozoic geological and plate tectonic evolution of SE Asia and SW Pacific: computer-based reconstructions, models and animations. *Journal of Asian Earth Sciences* 20: 353-431.

- Honey-Escandón M, Solís-Marín FA, Laguarda-Figueras A. 2011. *Holothuria (Selenkothuria) carere*, a new species of sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) from the Mexican Pacific. *Zootaxa* 2922:27-33.
- Huelsenbeck JP, Hillis DM, Nielsen R. 1996. A likelihood-ratio test of monophyly. *Systematic Biology* 45: 92-98.
- Jaeger GF. 1833. *De Holothuriis*. Dissertatio Inauguralis. Turici: Alma Universitate Litteraria Turicensi.
- Katoh K, Toh H. 2008. Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Briefings in Bioinformatics* 9: 286-298.
- Kerr AM, Janies DA, Clouse RM, Samyn Y, Kuszak J, Kim J. 2005. Molecular phylogeny of coral-reef sea cucumbers (Holothuriidae: Aspidochirotida) based on 16s mitochondrial ribosomal DNA sequence. *Marine Biotechnology* 7: 53-60.
- Lampert K. 1885. Die Seewalzen-Holothuroidea: Eine systematische Monographie mit Bestimmungs- und Verbreitungs-Tabellen. Reisen mi Archipel der Philippinen von Dr.C. Semper.II. *Wissenschaftliche Resultate* 4:1- 310.
- Lessios HA. 2008. The Great American Schism: Divergence of Marine organisms After the Rise of the Central American Isthmus. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39: 63-91.
- Levin VS, Kalinin VI, Stonik VA. 1984. Chemical characters and taxonomic revision of holothurian *Bohaduschia graeffei* (Semper) with reference to the erection of a new genus. *Biologia Morya* 3: 33-38.
- Liao Y. 1980. The Aspidochirote holothurians of China with erection of a new genus. In: Jangoux M, ed. *Echinoderms – present and past. Proceedings of the European Colloquium on Echinoderms, Brussels, Sept. 1979*. Rotterdam: Balkema Press, 115-120.
- Linnaeus CV. 1767. *Systema Naturae*. Ed. 12. Vol. 1: 1327-1336.
- Ludwig HL. 1883. Verzeichnißs der Holothurien des Kieler Museums. Zweiundzwanzigster Bericht der Oberhessischen Gesellschaft zugleich Festschrift zur Feier des fünfzigjährigen Bestehens der Gesellschaft. *Gießsen* 6: 155-176.
- Mitsukuri K . 1912. Studies on actinopodous Holothuroidea. *Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo* 29: 1-284.

- Palumbi S, Martin A, Romano S, McMillan WO, Stice L, Grabowski G. 1991. *“The Simple Fool’s Guide to PCR”, Version 2.0*. Hawaii: Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, University of Hawaii.
- Panning A. 1934. Die Gattung *Holothuria*. *Mitteilungen aus dem zoologischen Staatsinstitut und Zoologischen Museum in Hamburg* 44: 91-138.
- Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253-1256.
- Rambaut A, Grassly NC. 1997. Seq-Gen: an application for the Monte Carlo simulation of DNA sequence evolution along phylogenetic trees. *Computational Applied Biosciences* 13: 235-238.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- Rowe FWE. 1969. A review of the family Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotida). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*, 18(4): 119-170.
- Samyn Y, Appeltans W, Kerr AM. 2005. Phylogeny of *Labidodemas* and the Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotida) as inferred from morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144: 103-120.
- Selenka E. 1867. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 17: 291-374.
- Semper C. 1868. Reisen im Archipel der Philippinen. II. Wissenschaftliche Resultate 1: 1- 288.
- Swofford DL. 1999. PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4. Massachusetts: Sinauer Associates.
- Swofford DL, Olsen GJ, Waddell PJ, Hillis DM. 1996. Phylogenetic inference. In: Hillis DM, Moritz C, Mable BK, eds. *Molecular Systematics*. Massachusetts: Sinauer Associates, 407-514.
- Tamura K, Dudley J, Nei M, Kumar S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1596-1599.
- Tan Tiu AS. 1981. The intertidal holothurian fauna (Echinodermata: Holothuroidea) of Mactan and the neighboring islands, Central Philippines. *The Philippine Scientist* 18: 45-119.

Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmouguin F, Higgins DG. 1997. The Clustal_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 24: 4876-4882.

Figure 1. Bayesian tree obtained for the phylogeny of the subgenus *Selenkothuria*. Numbers at the nodes: at top left, the bootstrap support for parsimony; at top right, maximum likelihood; at bottom, posterior probability. The clades in bold represent taxa with different positions in the three reconstruction methods. For the meaning of the letters at some of the nodes, see the text.



0.1

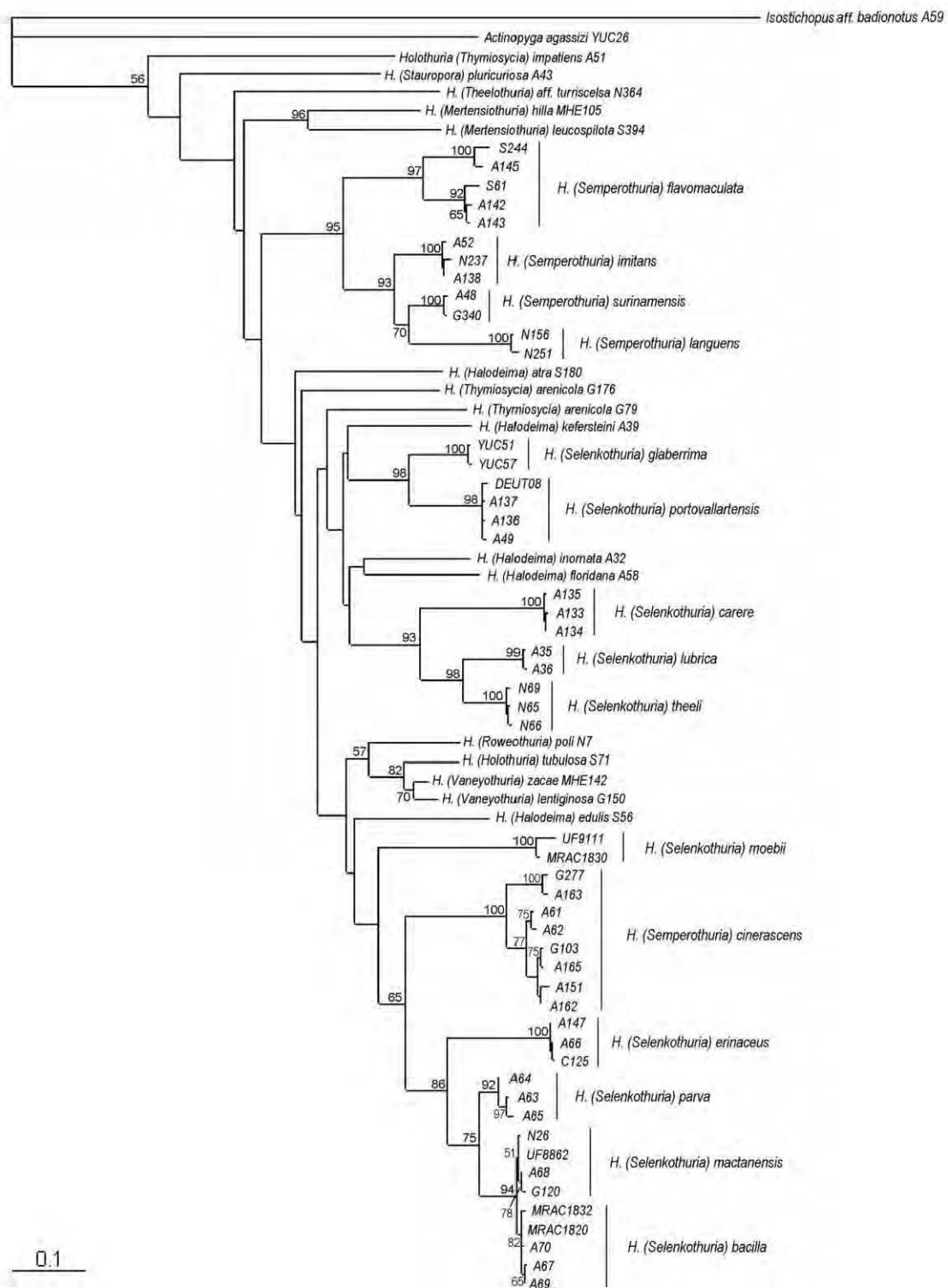


Figure 2. Maximum likelihood tree obtained for the phylogeny of the subgenus *Selenkothuria*. Numbers at the nodes represent the bootstrap support. Values below 50 are not shown.

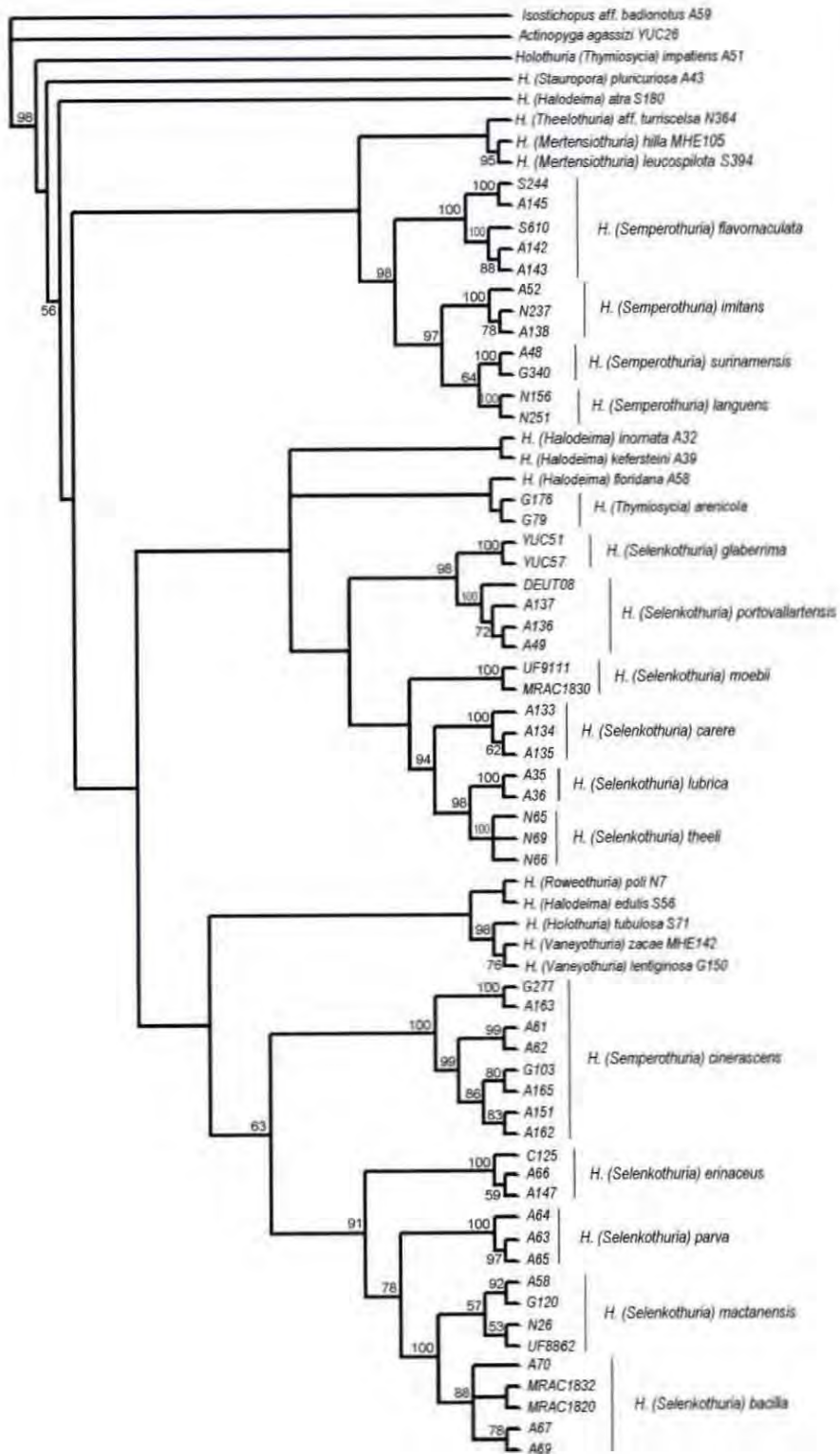


Figure 3. Strict consensus cladogram obtained from four equally parsimony trees for the phylogeny of the subgenus *Selenkothuria*. Numbers at the nodes represent the bootstrap support. Values below 50 are not shown.

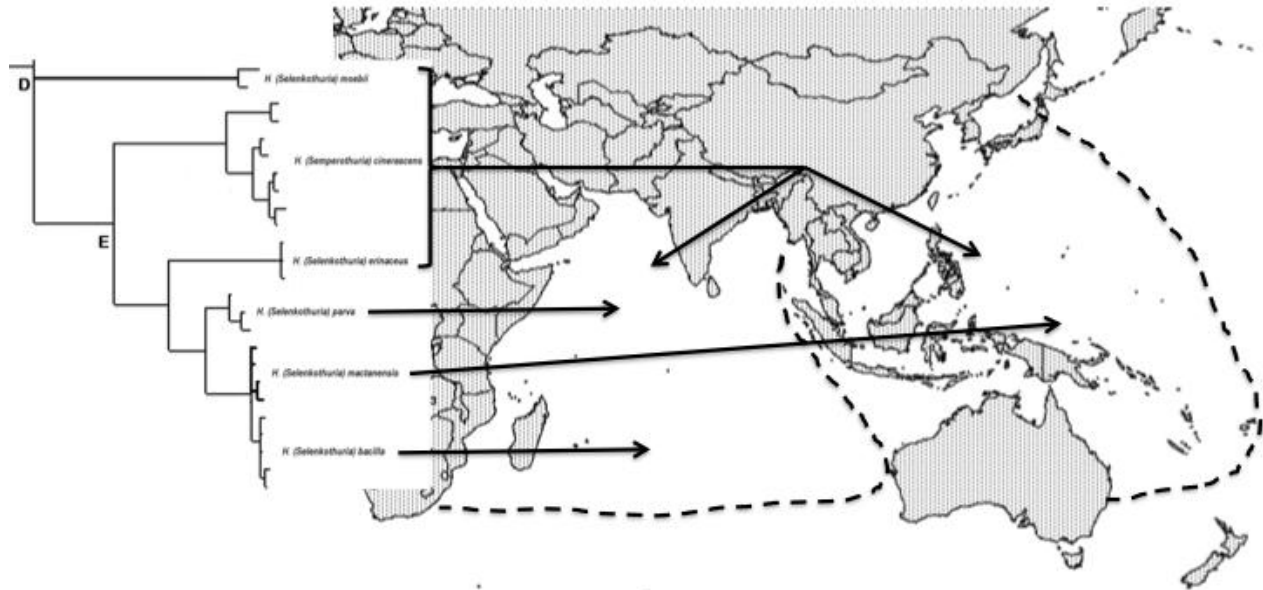


Figure 4. Portion of the Bayesian inference tree and the corresponding general distribution of the IWP species of the subgenus *Selenkothuria*. The dashed line shows the distribution limits. The arrows indicate the general distribution area to which each species belong (Indian or Pacific Ocean). The Indo-Pacific split and the distribution area boundaries are approximations from real data and meant only for general biogeographic purposes.

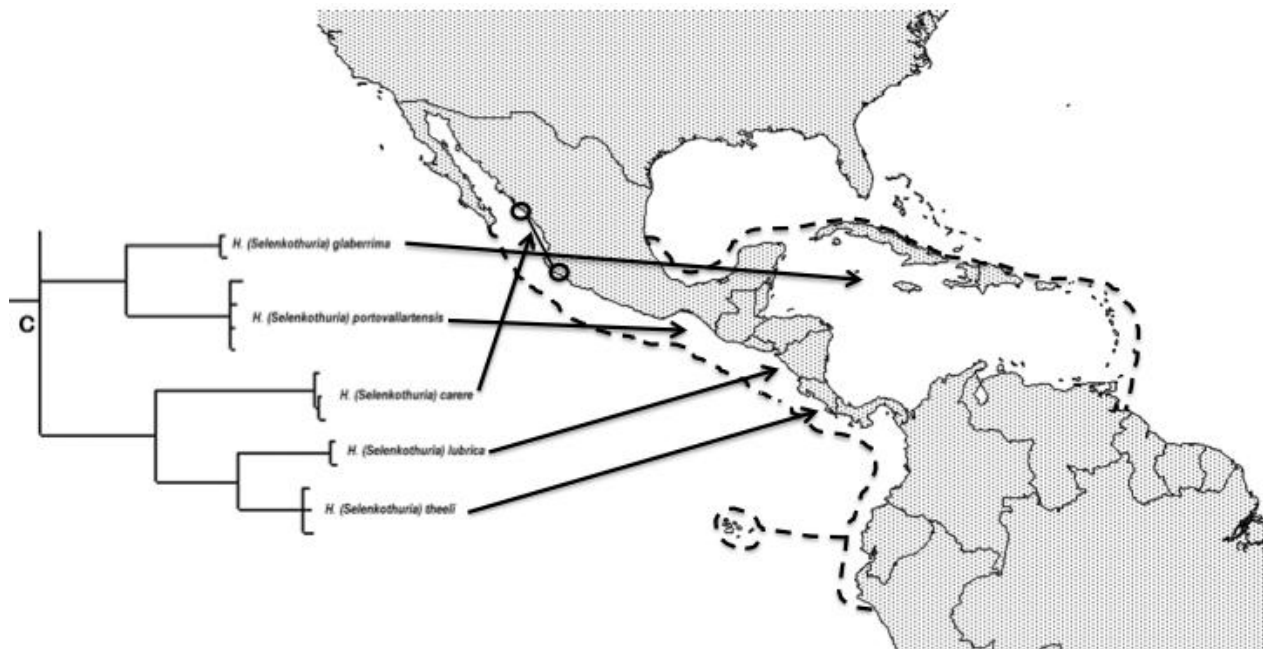


Figure 5. Portion of the Bayesian inference tree and the corresponding general distribution of the American species of the subgenus *Selenkothuria*. The dashed line shows the distribution limits. The arrows indicate the general distribution area to which each species belong (Pacific or Atlantic Ocean). The circles show two known spots where *H. (S.) carere* has been found. The distribution area boundaries are approximations from real data and meant only for general biogeographic purposes.

Table 1. ID number and GenBank accession numbers of sequences used for this study; field or catalogue number, country of origin and museum from which tissues of the species were obtained, Museum codes are as following: ICML-UNAM, Colección Nacional de Equinodermos (Mexico); FLMNH, Florida Museum of Natural History (USA); MRAC, Musée royal de l'Afrique centrale (Belgium).

ID Number	Field or Catalog Number	Museum	Species	Country	COI GenBank Number	16s GenBank Number
YUC26	ICML-UNAM 5.21.9	ICML-UNAM	<i>Actinopyga agassizi</i> (Cherbonnier & Feral, 1984)	Mexico (Caribbean)	JN207565	JN207496
S180	UF6567	FLMNH	<i>Holothuria (Halodeima) atra</i> Jaeger, 1833	France (Reunion)	JN207609	JN207540
S056	UF5570	FLMNH	<i>Holothuria (Halodeima) edulis</i> (Lesson, 1830)	Vanuatu	JN207614	JN207539
A058	ICML-UNAM 5.7.48	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Halodeima) floridana</i> (Pourtales, 1851)	Mexico (Caribbean)	JN207615	JN207502
A032	ICML-UNAM 5.77.133	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Halodeima) inornata</i> Semper, 1868	Mexico (Pacific)	JN207577	JN207498
A039	ICML-UNAM 5.77.134	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Halodeima) kefersteini</i> Selenka, 1867	Mexico (Pacific)	JN207578	JN207500
S071	UF5974	FLMNH	<i>Holothuria (Holothuria) tubulosa</i> Gmelin, 1791	Portugal (Azores)	JN207602	JN207555
MHE105	ICML-UNAM 5.26.59	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Mertensiothuria) hilla</i> Lesson, 1830	Mexico (Pacific)	JN207616	JN207515
S394	UF6772	FLMNH	<i>Holothuria (Mertensiothuria) leucospilota</i> Brandt, 1835	Marshall Islands (Majuro)	JN207617	JN207541
N007	MOLAF113	FLMNH	<i>Holothuria (Roweothuria) poli</i> Thandar, 1988	Australia	JN207607	JN207534
A067	UF 6879	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) bacilla</i> Cherbonnier, 1988	Madagascar	JN207590	JN207509
A069	UF 6878A	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) bacilla</i> Cherbonnier, 1988	Madagascar	JN207593	JN207511
A070	UF 6878B	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) bacilla</i> Cherbonnier, 1988	Madagascar	JN207594	JN207512
MRAC1820	MRAC1820	MRAC	<i>Holothuria (Selenkothuria) bacilla</i> Cherbonnier, 1988	France (Comoros)	JN207597	JN207517
MRAC1832	MRAC1832	MRAC	<i>Holothuria (Selenkothuria) bacilla</i> Cherbonnier, 1988	France (Comoros)	JN207595	JN207518
A133	ICML-UNAM 5.179.2	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Selenkothuria) carere</i> Honey-Escandon & Solis-Marin in Honey-Escandón, Solís-Marín & Laguarda-Figueras, 2011	Mexico (Pacific)	JN207611	JN207548
A134	ICML-UNAM 5.179.0	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Selenkothuria) carere</i> Honey-Escandon & Solis-Marin in Honey-Escandón, Solís-Marín & Laguarda-Figueras, 2011	Mexico (Pacific)	JN207612	JN207549
A135	ICML-UNAM 5.179.1	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Selenkothuria) carere</i> Honey-Escandon & Solis-Marin in Honey-Escandón, Solís-Marín & Laguarda-Figueras, 2011	Mexico (Pacific)	JN207613	JN207550
C125	MRAC1908	MRAC	<i>Holothuria (Selenkohturia) erinaceus</i> Semper, 1868	France (Reunion)	JN207605	JN207527
A066	UF 6880	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) erinaceus</i> Semper, 1868	Madagascar	JN207604	JN207508
A147	MRAC1812	MRAC	<i>Holothuria (Selenkothuria) erinaceus</i> Semper, 1868	France (Comoros)	JN207606	JN207563
YUC51	ICML-UNAM 5.6.4	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Selenkothuria) glaberrima</i> Selenka, 1867	Mexico (Caribbean)	JN207575	JN207524
YUC57	ICML-UNAM 5.6.5	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Selenkothuria) glaberrima</i> Selenka, 1867	Mexico (Caribbean)	JN207576	JN207525
A035	ICML-UNAM 5.2.169	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Selenkothuria) lubrica</i> Selenka, 1867	Mexico (Pacific)	JN207566	JN207497
A036	ICML-UNAM 5.2.169	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Selenkothuria) lubrica</i> Selenka, 1867	Mexico (Pacific)	JN207567	JN207499
A068	UF 454	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) mactanensis</i> Tan Tiu, 1981	Fiji	JN207591	JN207510
G120	UF6877	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) mactanensis</i> Tan Tiu, 1981	Philippines	JN207592	JN207536
N026	MOLAF133	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) mactanensis</i> Tan Tiu, 1981	Australia	JN207596	JN207551

UF8862	UF8862	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) mactanensis</i> Tan Tiu, 1981	New Caledonia	JN207598	JN207523
MRAC1830	MRAC1830	MRAC	<i>Holothuria (Selenkothuria) moebii</i> Ludwig, 1833	France (Comoros)	JN207603	JN207519
UF9111	UF9111	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) moebii</i> Ludwig, 1833	Japan	JN207599	JN207514
A063	UF 4263A	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) parva</i> Krauss in Lampert, 1885	Oman	JN207587	JN207505
A064	UF 4263B	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) parva</i> Krauss in Lampert, 1885	Oman	JN207589	JN207506
A065	UF 4263C	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) parva</i> Krauss in Lampert, 1885	Oman	JN207588	JN207507
A049	ICML-UNAM 5.1.35	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Selenkothuria) portovallartensis</i> Caso, 1954	Mexico (Pacific)	JN207574	JN207558
A136	GCAL81	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Selenkothuria) portovallartensis</i> Caso, 1954	Mexico (Pacific)	JN207573	JN207544
A137	GCAL82	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Selenkothuria) portovallartensis</i> Caso, 1954	Mexico (Pacific)	JN207572	JN207543
DEUT08-03	ICML-UNAM 5.1.37	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Selenkothuria) portovallartensis</i> Caso, 1954	Mexico (Pacific)	JN207571	JN207513
N065	Hickman 1	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) theeli</i> Deichmann, 1938	Ecuador (Galapagos)	JN207568	JN207520
N066	Hickman 2	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) theeli</i> Deichmann, 1938	Ecuador (Galapagos)	JN207569	JN207521
N069	Hickman 3	FLMNH	<i>Holothuria (Selenkothuria) theeli</i> Deichmann, 1938	Ecuador (Galapagos)	JN207570	JN207522
A061	UF 6875A	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) cinerascens</i> (Brandt, 1835)	US (Hawaii)	JN207579	JN207503
A062	UF 6875B	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) cinerascens</i> (Brandt, 1835)	US (Hawaii)	JN207580	JN207504
A151	MRAC1867	MRAC	<i>Holothuria (Semperothuria) cinerascens</i> (Brandt, 1835)	France (Reunion)	JN207582	JN207545
A162	UF4093	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) cinerascens</i> (Brandt, 1835)	Taiwan	JN207583	JN207552
A163	UF4196	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) cinerascens</i> (Brandt, 1835)	Oman	JN207586	JN207553
A165	UF9489	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) cinerascens</i> (Brandt, 1835)	Australia	JN207584	JN207554
G103	UF4683A	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) cinerascens</i> (Brandt, 1835)	US (Guam)	JN207581	JN207538
G277	GZGMB.0003b	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) cinerascens</i> (Brandt, 1835)	Red Sea	JN207585	JN207537
A142	UF5872	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) flavomaculata</i> Semper, 1868	Micronesia (Yap State)	JN207627	JN207542
A143	UF1341	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) flavomaculata</i> Semper, 1868	Palau	JN207628	JN207546
A145	UF1353	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) flavomaculata</i> Semper, 1868	US (Hawaii)	JN207630	JN207547
S061	UF5850	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) flavomaculata</i> Semper, 1868	Micronesia (Yap State)	JN207626	JN207532
S244	UF6331	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) flavomaculata</i> Semper, 1868	France (Reunion)	JN207629	JN207533
A052	ICML-UNAM 5.28.79	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Semperothuria) imitans</i> Ludwig, 1875	Mexico (Pacific)	JN207622	JN207561
A138	MHE 162	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Semperothuria) imitans</i> Ludwig, 1875	Mexico (Pacific)	JN207623	JN207562
N237	FRM174	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) imitans</i> Ludwig, 1875	Panama	JN207621	JN207530
N156	FRM159	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) languens</i> Selenka, 1867	Panama	JN207624	JN207529
N251	FRM160	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) languens</i> Selenka, 1867	Panama	JN207625	JN207531
A048	ICML-UNAM 5.99.7	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Semperothuria) surinamensis</i> Ludwig, 1875	Mexico (Gulf of Mexico)	JN207619	JN207501
G340	LACM200347	FLMNH	<i>Holothuria (Semperothuria) surinamensis</i> Ludwig, 1875		JN207620	JN207528
A043	ICML-UNAM 5.141.4	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Stauropora) pluricuriosa</i> Deichmann, 1937	Mexico (Pacific)	JN207631	JN207559
N364	UF5621	FLMNH	<i>Holothuria (Theelothuria) aff. turriscelsa</i> Cherbonnier, 1980	Philippines	JN207618	JN207560
G079	UF1614	FLMNH	<i>Holothuria (Thymiosycia) arenicola</i> Semper, 1868	Palau	JN207610	JN207535
G176	UF4461	FLMNH	<i>Holothuria (Thymiosycia) arenicola</i> Semper, 1868	US (Florida)	JN207608	JN207556
A051	ICML-UNAM 5.10.168	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Thymiosycia) impatiens</i> (Forskaal, 1775)	Mexico (Pacific)	JN207632	JN207526

G150	UF3520	FLMNH	<i>Holothuria (Vaneyothuria) lentiginosa</i> Marenzeller von, 1892	US (Florida)	JN207601	JN207557
MHE142	ICML-UNAM 5.71.19	ICML-UNAM	<i>Holothuria (Vaneyothuria) zaca</i> Deichmann, 1937	Mexico (Gulf of California)	JN207600	JN207516
A059	MHE 133	ICML-UNAM	<i>Isostichopus aff. badionotus</i> (Selenka, 1867)	Mexico (Caribbean)	JN207564	JN207495

CAPÍTULO 5.

EVIDENCIA TOTAL Y EVOLUCIÓN DEL SUBGÉNERO *Selenkothuria*

INTRODUCCIÓN

Dentro de los análisis filogenéticos moleculares se utilizan diferentes métodos para construir árboles y conocer las relaciones entre las poblaciones de las especies. Entre ellos están, por un lado, los métodos cladísticos que utilizan el principio de parsimonia, y se enfocan en encontrar soluciones que minimicen la cantidad de cambios evolutivos para interpretar los datos que se tienen. Por otro lado, los métodos probabilísticos buscan estimar dichos cambios mediante cálculos de probabilidad y con base en un modelo evolutivo (Hillis *et al.*, 1996).

La escuela cladista o sistemática filogenética propuesta por Willi Hennig (1966) sostiene que los grupos naturales se pueden reconocer mediante caracteres derivados compartidos (sinapomorfías), que los relaciona más cercanamente que con taxones que no los poseen. Además, las sinapomorfías sugieren una ancestría común que refleja una historia evolutiva definida por cambios en estas características (Lipscomb, 1998). Las relaciones filogenéticas se expresan en un cladograma que se construye procurando que el cambio entre un estado de carácter y otro sean mínimos. Así, se escoge la hipótesis con menor número de cambios o pasos (principio de parsimonia; Wiley, 1981). Este método puede aplicarse de igual forma a caracteres morfológicos y moleculares (secuencias de ADN y proteínas). En las secuencias de ADN, los caracteres se representan con posiciones correspondientes a las pares de bases, y los estados de carácter son los diferentes nucleótidos observados en esas posiciones. Los árboles son enraizados con un grupo externo y además de utilizar moléculas homólogas, es necesaria una homología de posición la que se obtiene con el alineamiento de las secuencias (Hillis *et al.*, 1996). Este método ha sido muy utilizado para reconstruir filogenias de cualquier ser vivo en prácticamente cualquier nivel taxonómico; sin embargo, algunos programas (PAUP* 4.0, Swofford, 1999) requieren de muchos recursos computacionales para realizar el análisis, lo que ha hecho, entre otras razones, que actualmente se le dé preferencia a métodos que utilizan la probabilidad para construir relaciones filogenéticas.

En los últimos años, los métodos probabilísticos como la máxima verosimilitud (Felsenstein, 1981) tuvieron mucho auge debido a que buscan la cantidad de cambio en las secuencias con base en un modelo evolutivo de sustitución de nucleótidos (Waters *et al.*, 2004; Matsubara *et al.*, 2005). Este método de inferencia filogenética evalúa una hipótesis de historia evolutiva en términos de la probabilidad que tiene un modelo propuesto de proceso evolutivo (que explique la transformación de una secuencia a otra) y la historia hipotética para dar origen

a los datos observados. Así, este enfoque evalúa la probabilidad de que el modelo evolutivo escogido haya generado las secuencias observadas (la probabilidad de los datos dado un modelo) y las filogenias se infieren al hallar los árboles que tengan la mayor verosimilitud. Dado un árbol enraizado, se calcula la verosimilitud con base en la probabilidad de que los nucleótidos de las terminales del árbol hayan evolucionado de otros ubicados en los nodos de los árboles; se contemplan todos los escenarios posibles y se calcula la verosimilitud de todo el árbol con base en las verosimilitudes de cada sitio de las secuencias de nucleótidos (considerados como independientes evolutivamente). Se acepta el árbol que contenga el valor logarítmico mayor de verosimilitud (Huelsenbeck y Crandall, 1997).

Un método probabilístico más reciente y de gran aceptación es el análisis de inferencia bayesiana aplicado a la reconstrucción de árboles (Mau *et al.*, 1999). En este método, las inferencias filogenéticas se basan en las probabilidades posteriores de los árboles. El objetivo es buscar el mejor árbol al cual se ajusten los datos (secuencias) que se tienen (Huelsenbeck, 2000). Para ello, se obtiene la probabilidad posterior de que, dados los datos, determinado nucleótido se localice en cierta posición en un árbol con cierta longitud de ramas y con determinados nucleótidos como ancestros. Esta probabilidad se calcula con la verosimilitud de la filogenia (donde se utilizan modelos de sustitución de nucleótidos) y la probabilidad *a priori* del número de árboles posibles. Dado que la probabilidad *a posteriori* no puede evaluarse analíticamente, se aproxima al realizar muestras de los árboles resultantes a través de las Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC; Yang y Rannala, 1997). El método de inferencia bayesiana ha probado ser muy útil y exacto en la reconstrucción de filogenias (Hall, 2005), además de facilitar los resultados y poseer ventajas computacionales sobre otros métodos (Huelsenbeck y Ronquist, 2001).

Recientemente, se ha asumido que la filogenias moleculares son superiores a las filogenias morfológicas en biología comparada y sistemática (Assis, 2009). Esto se debe a que los caracteres morfológicos pueden llegar a ser muy ambiguos en su interpretación para ser incluidos en matrices de datos, proporcionar poca precisión filogenética y tener un nivel bajo de resolución filogenética a cualquier nivel (Scotland *et al.*, 2003), debido a que se considera que son sujetos de convergencia adaptativa (Hedges y Madson, 1996). Además, están las dificultades relacionadas con la disponibilidad y codificación de los caracteres morfológicos, así como la determinación de las homologías y el desconocimiento de modelos de evolución (Gaubert *et al.*, 2005). En cambio, las secuencias de ADN pueden ofrecer un gran número de caracteres no ambiguos, que son más objetivos en su selección y definición (Hillis y Wiens, 2000), mayor facilidad y rapidez en su obtención y ser adecuados para su análisis con modelos

de transformación (Scotland *et al.*, 2003). Además, pueden poseer un amplio rango de tasas de sustitución, lo que permite el análisis filogenético de taxones distantemente relacionados; la base genética a menudo se conoce y en general, es hereditaria, lo que aumenta su potencial como caracteres independientes (Hillis y Wiens, 2000). Estas ventajas, aunadas al desarrollo de técnicas eficientes de secuenciación, ha contribuido a la preferencia de las filogenias moleculares sobre las filogenias morfológicas.

Sin embargo y a pesar de los problemas que puede presentar, la morfología continúa siendo muy importante en la reconstrucción filogenética y puede ofrecer ciertas ventajas. Las filogenias morfológicas son necesarias para realizar una correcta incorporación de las especies fósiles y las nuevas especies a categorías taxonómicas superiores (Wiens, 2004); esto permite tener una correcta identificación de los fósiles que a su vez servirán para obtener una correcta calibración del reloj molecular en filogenias moleculares (Hillis y Wiens, 2000). Así, las filogenias morfológicas son el único medio para entender la historia evolutiva de los taxones fósiles y para resolver las relaciones entre éstos y sus parientes recientes (Smith y Turner, 2005). Además, este tipo de filogenias permite una mayor incorporación de taxones en el análisis, importante para las revisiones sistemáticas, el estudio de la evolución de caracteres y estimación filogenética; así mismo, contribuye a resolver el problema de atracción de ramas largas (Hillis y Wiens, 2000). La existencia de taxones difíciles de incluir en estudios moleculares (por su escasez, categoría de riesgo o estado de preservación) hace necesario su análisis desde el punto de vista morfológico (Wiens, 2004). Finalmente, los caracteres morfológicos probablemente están codificados por varios genes o conjuntos de genes, por lo que es altamente improbable reconstruir la filogenia del gen en vez de la de las especies, como podría suceder con los caracteres moleculares (Hillis y Wiens, 2000).

Como los caracteres morfológicos, las secuencias también pueden presentar graves problemas de homología. Un problema importante es asegurarse que los genes que se utilizan son ortólogos, es decir, que se hayan originado a partir de la divergencia de las especies (Fitch, 1970). Es difícil reconocer las secuencias de este tipo cuando no todas las copias del gen están disponibles para un organismo ó cuando las secuencias han divergido enormemente; entonces su inclusión en los datos puede conducir a un árbol filogenético erróneo (Brocchieri, 2001). Una forma de cerciorarse que se utilizan secuencias homólogas, es realizar un alineamiento de las posiciones de las pares de bases. Esto es relativamente fácil para secuencias con divergencia reciente, sin embargo, el alineamiento puede volverse incierto para taxones distantemente relacionados, sobre todo con secuencias de nucleótidos. Para reducir la incertidumbre del alineamiento, se ha desarrollado software especializado tanto para alinear secuencias

obtenidas en el laboratorio (Brocchieri, 2001) como para verificar en internet si el gen amplificado es homólogo con otros publicados anteriormente (She *et al.*, 2009). Sin embargo, este software todavía es propenso a errores por lo que se tiene que realizar un ajuste manual, que también puede presentar errores de subjetividad por parte del especialista que lo realiza (Brocchieri, 2001).

Así, ambos tipos de caracteres, morfológicos y moleculares, pueden presentar problemas de homología y otros directamente relacionados con el tipo de carácter que representan. Sin embargo, no son caracteres que se excluyan mutuamente para realizar análisis filogenéticos, a pesar de las incongruencias que pudieran presentar. Las filogenias morfológicas son necesarias como punto de comparación con las filogenias moleculares (Wiens, 2004), como se ha demostrado en reconstrucciones con linajes muy antiguos (Smith y Turner 2005); así como las filogenias moleculares son necesarias para sustentar filogenias morfológicas con caracteres limitados y con homología incierta (Chapus *et al.*, 2005). La comparación de ambos tipos de filogenias permiten incrementar la certeza de que se han utilizado genes o caracteres morfológicos homólogos.

La gran cantidad de información morfológica y molecular que se puede obtener actualmente, insta a la utilización de ambos tipos de datos en la reconstrucción filogenética. La forma en que se analiza esta información también ha sido objeto de debate. La evidencia total (Kluge, 1989) implica la combinación de toda la información obtenida en una sola matriz de datos para construir cladogramas. Utiliza la congruencia de caracteres para encontrar la hipótesis filogenética que mejor se ajuste a un conjunto de sinapomorfías que representan todos los datos disponibles (Kluge y Wolf, 1993). En cambio, la congruencia taxonómica acepta la utilización de este tipo de datos, pero analizados de forma separada (Miyamoto y Fitch, 1995). Involucra la partición de la evidencia en conjuntos de datos separados para buscar la mejor hipótesis que se ajuste a cada conjunto y derivar un consenso de esas topologías (Kluge y Wolf, 1993). Existe también el enfoque condicional de combinación que determina la utilización de uno u otro método de análisis según los resultados de pruebas estadísticas de heterogeneidad aplicadas a los datos obtenidos (de Queiroz, 1993).

La evidencia total intenta hallar la hipótesis mejor descrita y explicada de toda la evidencia disponible (Kluge y Wolf, 1993), por lo que fácilmente puede llevar al descubrimiento de grupos naturales. Así, maximiza el potencial de información y el poder de explicación de los datos usados en el análisis (Kluge, 1989), ya que puede utilizar datos que evolucionan a diferentes tasas y que pueden resolver las relaciones en diferentes niveles del árbol (Hillis, 1987). No utiliza decisiones arbitrarias respecto al método de consenso o el esquema de

partición de datos (Kluge, 1989), como en la congruencia taxonómica. Es mejor aplicarla cuando el método filogenético usado es consistente, es decir, que converge al árbol filogenético correcto mientras más datos se incluyen en el análisis filogenético (Huelsenbeck *et al.*, 1996). Estos requerimientos se aplican a los datos obtenidos para el subgénero *Selenkothuria*. Los genes utilizados evolucionan a tasas diferentes, así como los caracteres morfológicos. Ambos tipos de caracteres resultaron en diferentes hipótesis de relación, que tuvieron resolución a diferentes niveles. La filogenia morfológica mostró poca resolución en el clado del subgénero *Selenkothuria*, es decir, en clados derivados, y el apoyo de bootstrap fue bajo; mientras que la filogenia molecular tuvo mayor resolución en clados derivados, aunque el apoyo de bootstrap fue bajo para los clados basales. La información obtenida de la filogenia morfológica no arroja un patrón evolutivo claro, aunque sugiere la monofilia del subgénero. La filogenia molecular establece un patrón más claro, aunque descarta a *Selenkothuria* como un grupo monofilético. A pesar de la aparente incongruencia de los datos, proporcionan diferente tipo de información, por lo que la combinación de ambos tipos de datos puede maximizar el poder de explicación. Dadas las fortalezas de la evidencia total en el análisis cladístico de caracteres moleculares y morfológicos, se ha escogido como método para analizar la filogenia y la historia evolutiva del subgénero *Selenkothuria*.

OBJETIVOS

- Proponer una hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies que forman el subgénero *Selenkothuria*.
 - Comprobar la monofilia del subgénero *Selenkothuria* utilizando caracteres morfológicos y moleculares.
 - Encontrar entre los subgéneros del género *Holothuria* el grupo hermano del subgénero *Selenkothuria*.

MÉTODOS

Se tomó la matriz morfológica condensada del Anexo III y a cada especie se le agregaron las secuencias correspondientes de los genes 16s y COI de la matriz de datos moleculares del Anexo II. Si no se contaba con información molecular o con información morfológica de alguna de las especies, las especies fueron eliminadas del análisis. Así, se obtuvo una matriz de datos de 28 especies por 1321 caracteres.

Con esta matriz, se construyó un cladograma con el programa PAUP* versión 4 (Swofford, 1999). Se realizó una búsqueda heurística con la opción de adición de secuencias al azar con 1000 réplicas, algoritmo de intercambio de ramas TBR, optimización ACCTRAN y caracteres multiestado considerados como polimorfismos. Para analizar el apoyo a los clados, se realizaron 1000 réplicas de la prueba bootstrap con la opción de adición de secuencias al azar con 10 réplicas.

Para evaluar la congruencia de los dos genes, y entre los genes y los datos morfológicos con el fin de ser analizados de forma combinada en una sola matriz, se realizó una prueba de diferencia de longitud de incongruencia (ILD; Farris *et al.*, 1995) con el programa PAUP* versión 4 (Swofford, 1999) con un total de 1000 réplicas (Cunningham, 1997).

Las hipótesis de evolución de ciertos caracteres dentro y fuera del subgénero *Selenkothria*, fueron inferidas mediante su mapeo en los árboles resultantes con el programa MacClade version 4 (Maddison y Maddison, 2005).

Con el fin de obtener fechas aproximadas de eventos de especiación que pudieran ser de utilidad en la evolución de los caracteres, se calcularon fechas de divergencia y tasas mutacionales del árbol obtenido. Primero, se probó si las secuencias acumulan sustituciones siguiendo un reloj molecular mediante una prueba de tasa de verosimilitud (likelihood ratio test, LRT). Ésta se realizó al comparar la topología óptima con la topología obtenida forzando un reloj molecular con el programa PAUP* versión 4 (Swofford, 1999). Debido a que el reloj molecular no se pudo aplicar a los datos ($p < 0.001$), se utilizó un reloj relajado con el programa r8s 1.71 (Sanderson, 2002). Para construir un árbol ultramétrico, se transformó el árbol obtenido por evidencia total al implementar el método de verosimilitud penalizada (PL) con una función de penalización aditiva y un algoritmo de optimización truncado de Newton (TN). Este método de reloj relajado permite la variación de tasas entre los linajes, pero tiende a minimizar estos cambios a lo largo del árbol. Se condujo un análisis de validación cruzada con un rango de valores (desde 0.002 hasta 1000) para determinar el parámetro óptimo de tasa de suavizamiento ("smoothing"; $S^*=10$). Para producir un cronograma calibrado con tiempo y estimar fechas absolutas de divergencia, se incorporaron tres puntos de calibración. Una fecha

fija, de 245 mda, del fósil más antiguo conocido de la familia Holothuriidae (Reich, 2004) y dos periodos de fechas, dados por taxones hermanos distribuidos en ambas costas del continente americano, entre 5 y 2.8 mda (Lessios, 2008), periodo que corresponde al surgimiento de Centroamérica.

RESULTADOS

De los 1321 caracteres, 711 fueron constantes y 505 parsimoniosamente informativos. Se obtuvo un solo árbol de 3435 pasos de longitud, un índice de consistencia de 0.4082 y uno de retención de 0.4323 (Figura 5-1). El apoyo a las ramas fue mayor en clados derivados, mientras que en los clados basales fue menor al 50%.

En el cladograma obtenido se observan dos clados principales, uno que contiene especies de los subgéneros *Mertensiothuria*, *Thymiosycia*, *Stauropora*, *Holothuria* y *Vaneyothuria*, y otro que contiene a los subgéneros *Halodeima*, *Semperothuria* y *Selenkothuria*.

En éste segundo clado, aparece el subgénero *Selenkothuria* como monofilético con 64% de apoyo. Dentro del clado, se observan dos clados menores. El primero, fuertemente apoyado, contiene cuatro de las cinco especies que se distribuyen en el Indo-Pacífico (IWP). En el segundo clado, con menos del 50% de apoyo, se agrupan las especies localizadas en América junto con la quinta especie que se distribuye en el Indo-Pacífico (*H. moebii*). Dentro de éste, el clado que une a las especies de América tampoco tiene apoyo mayor al 50%.

Los subgéneros *Semperothuria* y *Halodeima* no surgen como monofiléticos. *H. cinerascens* no se agrupa con el resto de las especies de *Semperothuria* (*H. flavomaculata*, *H. imitans* y *H. surinamensis*), cuyo clado tiene muy buen apoyo. Las especies del subgénero *Halodeima* aparecen en tres clados distintos (*H. atra*-*H. inornata*, *H. floridana*-*H. kefersteini* y *H. edulis* sola) sin presentar apoyo alguno. El nodo que une a estos dos subgéneros con *Selenkothuria* tiene apenas el 51% de apoyo.

En cuanto al primer clado principal, donde se encuentran el resto de los subgéneros, se observa que prácticamente todos sus nodos tienen valores aceptables de apoyo a las ramas. Sin embargo, las agrupaciones formadas no corresponden con los subgéneros, excepto las formadas por *H. leucospilota*-*H. hilla* y *H. zacae*-*H. lentiginosa*, pertenecientes a los subgéneros *Mertensiothuria* y *Vaneyothuria*, respectivamente.

Las especies estudiadas del subgénero *Selenkothuria* resultaron ser unidades que se pueden definir por sus características morfológicas y sus caracteres moleculares. Cada unidad morfológica hallada durante la revisión de la morfología externa e interna, tuvo su correspondencia como unidad genética. El único caso discutible es *H. mactanensis*, que

genéticamente es casi idéntica a *H. bacilla* y sólo en el árbol de máxima parsimonia tuvo reciprocidad monofilética sustentada con respecto a esta especie. *H. bacilla* sí se agrupa en un solo clado, pero *H. mactanensis* permanece en politomía en la base del clado, sin agruparse. La diferencia genética es mínima, pero la diferencia morfológica entre estas especies es notoria y la distribución también difiere (*H. bacilla* en el Índico, *H. mactanensis* en el Pacífico oeste), por lo que se consideraron suficientes elementos para pensar en *H. mactanensis* como una especie aparte. Quedan pendientes estudios de genética de poblaciones y una revisión de límites de especies para confirmar esta separación.

La prueba de ILD entre los datos moleculares de los genes 16s y COI no fue significativa ($P_{ILD}=0.085$). Por lo tanto, se rechazó la incongruencia entre los dos genes y se analizaron en conjunto. La prueba realizada entre genes y datos morfológicos sí fue significativa ($P_{ILD}=0.001$), por lo que no se rechazó la incongruencia. Esto implicó que ambos tipos de datos no deben de combinarse en un solo análisis, sin embargo, debido a los resultados obtenidos, que mejoraron la resolución y el apoyo de los clados, se aceptó el análisis usando congruencia de caracteres.

La prueba LRT para analizar si las secuencias acumulan sustituciones según un reloj molecular, no fue significativa. ($-ln L$ sin reloj = 13995.625; $-ln L$ con reloj = 14066.00562; 68 g.l.; $p<0.0001$). Los tiempos de divergencia obtenidos para diferentes clados del cladograma obtenido por evidencia total, se muestran en la Tabla 5-1. Las fechas para algunas especies son similares a las obtenidas por Borrero-Pérez *et al.* (2010).

DISCUSIÓN

La obtención de un solo árbol en el análisis cladístico, aumenta la confianza en los resultados obtenidos y muestra que los datos presentan el mejor ajuste posible a la topología obtenida. En este cladograma, el subgénero *Selenkothuria* es monofilético, y a pesar de un aparentemente bajo apoyo de bootstrap del clado (64%), resulta en un valor muy aceptable dados el número de caracteres, y dado el número de árboles igualmente parsimoniosos, que es de sólo uno. Además, la monofilia de este subgénero también se sustenta en el cladograma morfológico, por lo que constituyen suficientes bases para aceptarla totalmente.

Dentro del clado de *Selenkothuria*, las especies del IWP tienen como especie basal a *H. erinaceus*, que se distribuye tanto en el Océano Índico, como en el Pacífico oeste. *H. parva* y *H. bacilla* se encuentran únicamente en el Océano Índico, mientras que *H. mactanensis* se ubica en el Pacífico oeste. Según las distribuciones de estas especies, y los tiempos de divergencia obtenidos, pudo haber ocurrido un evento de especiación con el surgimiento del Archipiélago Indo-Australiano. El inicio de la formación de este archipiélago durante el Mioceno (hace 23

mda; Hall, 2002) pudo comenzar la restricción al flujo génico de estas especies entre los océanos Índico y Pacífico. Los mayores picos de restricción del flujo génico pudieron ocurrir durante las glaciaciones del Plioceno y Pleistoceno (hace 5.5 – 1.5 mda; Crandall *et al.*, 2008), cuando los bajos niveles del mar pudieron aislar a las especies de forma más definitiva. La formación de estas barreras pudieron favorecer el surgimiento de *H. parva* hace 7.23 mda (Tabla 5-1), y de *H. mactanensis* y *H. bacilla* hace 1.87 mda. Haría falta un análisis más detallado considerando la distribución local, hábitats y biogeografía histórica para evaluar el patrón específico de especiación de estos taxones.

En cuanto a las especies de América, cuatro (*H. portovallartensis*, *H. carere*, *H. lubrica* y *H. theeli*) se encuentran en el Pacífico, mientras que *H. glaberrima* es la única presente en el Golfo de México y Caribe. *H. portovallartensis* y *H. glaberrima* son especies hermanas, separadas por Centroamérica, con lo que muestran un ejemplo clásico de especiación por vicarianza debido a la formación del Istmo de Panamá. El cierre del Paso Marino Centroamericano comenzó durante el Mioceno medio (hace 12 mda; Lessios, 2008) y pudo marcar el inicio de la restricción del flujo génico para estas dos especies, culminando hace 5 mda (Tabla 5-1), que es la fecha de divergencia obtenida para el par de especies. Esta relación puede apreciarse en la ontogenia, ya que los barrotos de juveniles de *H. portovallartensis* no son perforados y son muy similares a los barrotos de adultos de *H. glaberrima*. *H. portovallartensis* ocupa la zona submareal, y su distribución es más restringida en el Golfo de California (sólo en Mazatlán) y el Pacífico Mexicano (únicamente en Jalisco, Michoacán y Oaxaca), aunque también se encuentra en las Islas Galápagos. Por lo tanto, es posible que compita con las otras especies de *Selenkothuria* del Pacífico este.

Las especies *H. lubrica* y *H. theeli* son taxones hermanos que pudieron haber especiado por simpatria en diferentes zonas de América durante el Mioceno medio (12.33 mda; Tabla 5-1). La primera es más abundante en el Golfo de California, y aunque su distribución llega hasta el norte de Perú, su abundancia disminuye considerablemente; además ocupa ampliamente la zona intermareal, resistiendo la desecación, así como la zona submareal. La segunda se encuentra abundantemente en las Islas Galápagos, y es muy escasa hacia el norte del continente, y su hábitat es submareal, principalmente. Es probable que la expansión de la distribución de ambas especies se deba a la formación del Istmo de Panamá, lo que les permitió alcanzar la costa sur del Pacífico de América o viceversa. La especie basal a ellas, *H. carere* (surgida durante el Mioceno medio), es más antigua (16.72 mda; Tabla 5-1) y también es submareal; se encuentra restringida a los estados mexicanos de Sinaloa y Michoacán, pudiendo haberse extinguido del resto de la costa pacífica por competencia con las otras

especies o por el efecto que la glaciaciones del Plioceno y Pleistoceno tuvieron sobre las costas.

Como grupo hermano del clado de América, se presenta *H. moebii*, que se distribuye en el Indo-Pacífico. El clado hermano a éste, es el clado de las especies de *Selenkothuria* del IWP. La especie hermana, basal a estos dos clados, es *H. cinerascens*, que también tiene distribución indo-pacífica. El hecho de que los clados basales se distribuyan en esta región, y que las especies americanas de *Selenkothuria* estén presentes en clados derivados, sugiere que éstas tuvieron un ancestro proveniente del Indo-Pacífico. Este patrón se ha encontrado en otros invertebrados marinos (Meyer, 2003; Frey y Vermeij, 2008; Turner y Wilson, 2008) por lo que es muy probable que el subgénero *Selenkothuria* se encontrara influenciado por los mismos factores geológicos que otros organismos con una distribución y filogenia similar. Por esto, realizar un estudio de biogeografía histórica para este subgénero contribuirá al entendimiento de estos patrones.

En el cladograma obtenido por evidencia total, el subgénero *Semperothuria* surge como grupo hermano de *Selenkothuria*, aunque no es monofilético. *Holothuria cinerascens* queda como el grupo hermano más cercano, y las tres especies restantes del subgénero *Semperothuria*, quedan agrupadas en un clado monofilético hermano. En este clado, dos especies hermanas separadas por Centroamérica, *H. imitans* y *H. surinamensis*, pudieron tener el mismo patrón de especiación alopátrida que *H. portovallartensis* y *H. glaberrima*. *H. flavomaculata*, de distribución indo-pacífica, es la especie basal de las especies americanas, patrón que también se presentó en las especies americanas de *Selenkothuria*. Finalmente, la especie hermana del subgénero *Semperothuria* es *H. (Halodeima) edulis*, que también tiene una distribución indo-pacífica. El hecho de que los clados basales de cada grupo de *Selenkothuria*, del grupo hermano del subgénero *Selenkothuria* (*H. cinerascens*), del clado basal del subgénero *Semperothuria* y su grupo hermano (*H. edulis*) tengan distribución en el Indo-Pacífico, sugiere un ancestro proveniente de esta área que se diferenció en cuatro linajes en diferentes tiempos (surgimiento de *H. edulis*, hace 58.84 mda; *Semperothuria* hace 52.13 mda; *H. cinerascens* hace 42.5 mda; *Selenkothuria* del IWP hace 35.65 mda; y *H. moebii* hace 24.66 mda; Tabla 5-1). Si se encontraran otros taxones con patrones de especiación y de distribución similares, sería muy importante evaluar la biogeografía histórica de estos organismos para encontrar una explicación global.

Al revisar el árbol obtenido por evidencia total, y los obtenidos por análisis morfológicos y moleculares por separado, la monofilia del subgénero *Selenkothuria* no se obtuvo en todos los métodos. En el cladograma morfológico de consenso de mayoría (Capítulo 3, Figura 3-3),

apareció como grupo monofilético con alto apoyo de bootstrap, con poca estructuración dentro del clado y con *Semperothuria* como grupo hermano. En los árboles obtenidos con caracteres moleculares (Capítulo 4, Figura 4-1), ninguno lo mostró como un grupo monofilético. Las especies del IWP estuvieron más cercanas a *H. cinerascens* y a los subgéneros *Roweothuria*, *Holothuria* y *Vaneyothuria*, mientras que las especies americanas estuvieron más relacionadas con el subgénero *Halodeima* y el subgénero *Semperothuria* nunca surgió como el grupo hermano. Es posible que esto se deba a que la variación de las secuencias entre las especies de *Selenkothuria* es muy baja, especialmente en las del IWP, como se puede apreciar en el largo de las ramas de los árboles obtenidos por BI y ML. Esto también se aprecia en los porcentajes de divergencia de las especies, que también son bajos (0.48% entre *H. mactanensis* y *H. bacilla*; 1.87% para *H. parva*; 5.31% para *H. erinaceus*), lo que dificulta hallar con más precisión los taxones cercanamente relacionados. En este sentido, la incorporación de la información de los caracteres morfológicos en el análisis de evidencia total, permitió descubrir las relaciones de las especies de *Selenkothuria* y sustentar su monofilia.

La mayoría de la especies del subgénero *Selenkothuria* se agruparon en los mismos clados en los árboles moleculares y en el de evidencia total, excepto *H. moebii*. La posición de esta especie en los árboles de caracteres moleculares fue incierta. Con muy poco apoyo de bootstrap y de probabilidad posterior, se ubicó como grupo hermano de una porción del clado americano (*H. carere*-*H. theeli*-*H. lubrica*) o como grupo hermano del clado IWP-*H. cinerascens*. Estos resultados son interesantes, ya que *H. moebii* es la especie con más diferencias morfológicas de todas las que conforman el subgénero *Selenkothuria*. Presenta placas perforadas con forma de H en los podios ventrales, no presenta espículas en los músculos retractores de la cloaca, si no en los árboles respiratorios y posee numerosas madreporitas ubicadas en dos conjuntos, uno a cada lado del mesenterio dorsal. Por estas características podría no pertenecer al subgénero *Selenkothuria*, sin embargo, presenta otras (barrotes en la pared del cuerpo, mesas en ejemplares juveniles) que sí la relacionan y su posición en los árboles siempre fue cercana a alguna otra especie de este subgénero. Molecularmente, es la especie más divergente de las del subgénero, como puede apreciarse en la longitud de sus ramas en los árboles de BI y ML, y en el porcentaje de divergencia (6.38%). Según las fechas obtenidas con la aplicación del reloj molecular relajado, esta especie es la más antigua (24.66 mda; Tabla 5-1), por lo que es posible que presente esta variación morfológica y molecular debido a cambios acumulados desde su tiempo de surgimiento, lo cual puede oscurecer las relaciones de esta especie con el resto.

A diferencia de *Selenkothuria*, el subgénero *Semperothuria* se mantuvo constante en todos los árboles obtenidos. Las especies *H. flavomaculata*, *H. imitans*, *H. surinamensis* y *H. languens* (presente en el análisis molecular) formaron siempre un clado monofilético. *H. cinerascens* se mantuvo siempre aparte como especie hermana de todas o algunas de las especies de *Selenkothuria*. Esto es muy interesante ya que esta especie comparte varias características morfológicas (barrotos en la pared del cuerpo, mesas con disco –en juveniles de *Selenkothuria*–, ausencia de placas perforadas, longitud y número de canales pétreos), forma de alimentación y hábitat, con este subgénero. Molecularmente, *H. cinerascens* es diferente del resto de las especies de *Semperothuria* y morfológicamente comparte pocos caracteres, entre ellos la presencia de barrotos y mesas con cruz maltesa en la pared del cuerpo; sin embargo, las mesas en *H. cinerascens* no tienen disco reducido, característica diagnóstica de este subgénero. Así, los resultados obtenidos y las características morfológicas de esta especie, sugieren una relación muy cercana al subgénero *Selenkothuria*, e incluso la posibilidad de que pertenezca al mismo. Sin embargo, siguiendo una definición estricta de este subgénero, *H. cinerascens* no podría pertenecer a *Selenkothuria* por la sola presencia de mesas en la pared del cuerpo en ejemplares adultos. Considerando que, estrictamente, tampoco puede ser una *Semperothuria* por la presencia de mesas con disco desarrollado y por el poco apoyo a los clados que justifican su pertenencia a *Selenkothuria*, se sugiere que podría tratarse de un subgénero diferente, intermedio morfológicamente entre estos dos subgéneros. Esta posición entre *Semperothuria* y *Selenkothuria*, se puede apreciar en el árbol de evidencia total (Figura 5-1). Habría que realizar análisis de evidencia total de un mayor número de ejemplares de *H. cinerascens*, para confirmar lo hallado en este estudio y proponer y describir, si es el caso, un nuevo subgénero.

En cuanto al subgénero *Halodeima*, éste nunca se mostró como un grupo monofilético en los árboles obtenidos, pero siempre estuvo cercano a *Selenkothuria* o a *Semperothuria*. Los subgéneros *Roweothuria*, *Holothuria* y *Vaneyothuria* se presentaron juntos en todos los análisis (lo que apoya lo encontrado por Borrero-Pérez *et al.*, 2010), y su relación con *Selenkothuria* se presentó más lejana en los cladogramas morfológicos y de evidencia total, que en los árboles construidos con caracteres moleculares, donde aparecieron más cercanos a las especies del IWP.

Al combinar los dos tipos de información (morfológica y molecular) para realizar análisis de máxima parsimonia, se obtuvo un sólo cladograma más parsimonioso que se caracterizó por tener una mejor resolución y más apoyo en clados basales y derivados, que con cada conjunto de datos por separado. Esto confirma lo encontrado por otros autores que han utilizado

evidencia total (Arévalo *et al.*, 2004; Forgie *et al.*, 2006; Egge y Simons, 2009; Lin y Hastings, 2011). Las ventajas del análisis de evidencia total consisten en una estimación más confiable de las relaciones del grupo estudiado en comparación con los diferentes datos analizados independientemente (Miller *et al.*, 1997; Brammer, 2005). Se obtienen menor número de árboles igualmente parsimoniosos (Mattern y McLennan, 2004) y se obtiene apoyo en clados basales no apoyados en los análisis por separado (Pérez-Losada *et al.*, 2004; Bond y Hedin, 2006); y en los previamente apoyados, los valores suelen aumentar (Miller *et al.*, 1997). Otra ventaja, es la obtención de mayor resolución en diferentes niveles del árbol. Ningún tipo de dato puede ser informativo a todos los niveles filogenéticos simultáneamente; algunos resuelven relaciones filogenéticas a cierto nivel (Schuh *et al.*, 2009), por lo que son útiles para resolver la filogenia entre especies cercanamente relacionadas, mientras otros lo son para periodos de tiempo más antiguos. Por ello, se requieren diferentes tipos de datos para maximizar la resolución filogenética dentro del grupo estudiado (Hillis, 1987) y ambos tipos de datos, morfológicos y moleculares, proporcionan caracteres útiles para identificar clados (Miller *et al.*, 1997; Mattern y McLennan, 2004; Arévalo *et al.*, 2004). Además, combinar informaciones diferentes puede proveer de nuevas relaciones no previstas en los análisis por separado (Miller *et al.*, 1997), sobre todo cuando las filogenias reconstruidas por separado, no son congruentes (Marek y Bond, 2006); así, se minimiza la incongruencia entre las diferentes fuentes de datos (Giribet *et al.*, 2000). Debido a los resultados obtenidos, y a las ventajas de las filogenias obtenidas por evidencia total, se considera el cladograma obtenido como la base para la explicación de la evolución del grupo.

Se hizo una revisión de los caracteres morfológicos, y se optimizaron aquéllos que apoyaron los clados correspondientes a los subgéneros o a algunos otros clados mayores o menores que fueran de importancia. Los caracteres optimizados de la pared del cuerpo fueron los siguientes: otras espículas (Figura 5-2), disco de la mesa (Figura 5-3), corona de la espira (Figura 5-4) y rugosidad, curvatura y perforaciones de barrotes simples (Figuras 5-7, 5-8 y 5-9, respectivamente). Los caracteres de anatomía interna optimizados fueron el número y longitud de canales pétreos (Figuras 5-5 y 5-6) y espículas en los músculos retractores de la cloaca (Figura 5-10). De los podios ventrales, se optimizó la presencia de placas perforadas (Figura 5-11).

EVOLUCIÓN DEL GRUPO

Según el cladograma obtenido, las especies provienen de un ancestro común que existió durante el Jurásico medio probablemente (173 mda) en el incipiente Océano Atlántico. Presentó mesas con bases en la pared externa de la pared del cuerpo (Figura 5-3), una sola madreporita corta (Figuras 5-5 y 5-6) y placas perforadas en los pies ambulacrales ventrales. De este ancestro, surgieron dos grupos. El primero lo hizo durante el Cretácico temprano (100 mda; clado de la izquierda); desarrolló mesas con bases completas y coronas espinosas, y surgieron los botones (Figura 5-2) en la capa interna de la pared del cuerpo como una novedad evolutiva. De ahí, hubo una diversificación en cuanto a forma, tamaño y adornos de las mesas y los botones, que resultó en el surgimiento de cinco subgéneros.

El segundo grupo conservó las mesas, pero hubo una reducción en el disco de la mesa y surgió la cruz maltesa como corona en las especies del subgénero *Halodeima* (Figuras 5-3 y 5-4) durante el Cretácico tardío y hasta el Paleoceno tardío (Tabla 5-1); algunas especies desarrollaron rosetas en la capa interna de la pared del cuerpo como novedad evolutiva (Figura 5-2) y surgieron dos madreporitas en vez de una (Figura 5-5). De este grupo, surgieron dos linajes que ampliaron su distribución hacia el Pacífico a través del mar de Tetis, *H. edulis* y *Semperothuria*. Con el surgimiento de este subgénero durante el Eoceno temprano (52.13 mda; Tabla 5-1), aparecieron los barrotes en la capa interna de la pared del cuerpo como una novedad (Figura 5-2) y la base de las mesas se perdió (Figura 5-3). Con la evolución de *H. cinerascens* durante el Eoceno medio (42.5 mda), el número de canales pétreos revirtió a uno (Figura 5-5), su longitud se hizo mucho mayor (Figura 5-6) y desaparecieron las placas perforadas de los podios ventrales (Figura 5-11).

Finalmente, al surgir el subgénero *Selenkothuria* durante el Eoceno medio (35.65 mda; Tabla 5-1) y en las costas del Pacífico occidental, las mesas desaparecieron de los adultos, permaneciendo sólo en juveniles en las especies del IWP. Así, *Selenkothuria* quedó con barrotes como únicas espículas en la pared del cuerpo (Figura 5-2). Cuando surgió el linaje del Indo-Pacífico (exceptuando *H. moebii*) durante el Mioceno temprano (13.28 mda), posterior al cierre del Mar de Tetis y en formación el Archipiélago Indo-Australiano, los barrotes cambiaron de curvos a rectos (Figura 5-8) y se presentaron barrotes en los músculos retractores de la cloaca (Figura 5-10). El surgimiento del Archipiélago Indo-Australiano, las glaciaciones del Pleistoceno y Plioceno, así como las variaciones en la rugosidad y perforaciones de los barrotes (Figuras 5-7 y 5-9) favorecieron el surgimiento de *H. erinaceus*, *H. parva*, *H. mactanensis* y *H. bacilla*. El otro linaje, surgido durante el Oligoceno tardío (24.66 mda), que dio origen a *H.*

moebii y a las especies americanas, permaneció sin barrotos en los músculos retractores de la cloaca. *H. moebii* surgió alrededor de la época en que se cerró el mar de Tetis (24.66 mda; Tabla 5-1) y debido a su antigüedad, acumuló cambios morfológicos y moleculares, como el desarrollo de espículas en los árboles respiratorios, presencia de dos o más madreporitas cortas (Figuras 5-5 y 5-6) y placas perforadas en los podios ventrales (Figura 5-11). El ancestro del linaje americano se dispersó hacia las costas de América durante el Mioceno temprano (20 mda), las mesas se perdieron por completo en los juveniles y las variaciones en la rugosidad y perforaciones de los barrotos (Figuras 5-7 y 5-9) permitieron la diversificación de las especies en sus diferentes distribuciones. *H. carere*, la especie más antigua de América, surgió hace 16.72 mda (Tabla 5-1), y perdió los barrotos en la pared del cuerpo (Figura 5-2), presentándolos únicamente en las papilas de diferentes partes del cuerpo. El Paso Marino Centroamericano permitió al linaje de las especies *H. glaberrima* y *H. portovallartensis* desplazarse hacia el Atlántico. Durante el comienzo del cierre de este paso (12.33 mda, Mioceno tardío), surgieron *H. lubrica* y *H. theeli* a partir del mismo ancestro. Con el cierre definitivo del Paso Marino Centroamericano, al formarse el Istmo de Panamá, surgieron *H. glaberrima* y *H. portovallartensis* durante el Plioceno temprano (5 mda; Tabla 5-1).

La evolución de espículas derivada del cladograma resultante, claramente indica que existe una reducción en la complejidad y forma de espículas en las especies del subgénero *Selenkothuria*, hasta su mínima expresión en las especies americanas, que carecen de espículas en los músculos retractores de la cloaca y cuyos individuos juveniles carecen de mesas. Esta teoría concuerda con la propuesta hecha por Gilliland (1993) con fósiles de pepinos de mar. Gilliland afirmó que los primeros aspidoquirotos ya existían en el Terciario Medio y presentaron espículas en forma de mesa; y la familia Holothuriidae pudo haber surgido durante esta era y diversificado en el Jurásico Tardío, donde se han encontrado fósiles con espículas en forma de botón. Según este autor, en el registro fósil de aspidoquirotos, existe una tendencia a la reducción en la cantidad de espículas y al desarrollo de una pared del cuerpo hecha predominantemente de colágeno. Debido a esto, es más difícil hallar fósiles de especies más modernas pertenecientes a la familia Holothuriidae.

La teoría propuesta por Deichmann (1958) apoya también lo que se encontró en este estudio. Ella mencionó que los miembros del género *Holothuria* están esencialmente adaptados a vivir libres en el fondo del mar, enterrados en arena o lodo, o aferrados a rocas expuestas a las olas. Dentro de estos dos tipos de hábitat, hay grupos en diferentes estados de desarrollo y pueden reconocerse por las formas de sus espículas. El grupo primitivo indudablemente incluye a las especies que tienen numerosas mesas y botones lisos regulares. En cambio, un estado

más avanzado lo indica la modificación de las mesas, la presencia de botones irregulares o el desarrollo de rosetas, así como la reducción de la capa interna de espículas. Estas últimas características son las que se modifican en el clado *Halodeima-Semperothuria-Selenkothuria* explicado anteriormente.

Por el contrario, Rowe (1969) propuso una teoría totalmente opuesta. Según este autor, debido a que los hábitos enterradores están correlacionado con formas múltiples de espículas y el hábito de zonas expuestas se liga con formas de espículas simples, éste último es el estado primitivo del que generaron las especies que tienen mayor complejidad de espículas. Así, el taxon *Selenkothuria* sería el grupo más antiguo debido a que únicamente presenta espículas con forma de barrotes y de platos, y posee tentáculos con forma arborescente, cercanos a los dendroquirótidos de hábitos no enterradores que se alimentan de partículas suspendidas. En el árbol construido por Rowe, se observa que, de una forma ancestral, surgió el subgénero *Selenkothuria*, que es el más sencillo, y luego surgieron los subgéneros más *Halodeima*, *Semperothuria* (que sólo presentan mesas y barrotes) y *Acanthotrapeza* (que además tiene rosetas). Después, surgen todos los demás subgéneros.

Lo hallado en el cladograma de evidencia total, apoya la teoría de la reducción de espículas. Esto es, que las especies con pocos tipos de espículas y con formas simples, son las más derivadas y las de más reciente formación. No apoya la teoría de Rowe, pero éste acierta en la relación cercana con los subgéneros *Semperothura* y *Halodeima*.

CONCLUSIONES

La identidad taxonómica y molecular de las doce especies del subgénero *Selenkothuria* fue corroborada mediante la revisión y secuenciación de ejemplares.

El subgénero *Selenkothuria* es un grupo monofilético de acuerdo a la evidencia total. Esto apoya la actual clasificación del género *Holothuria* propuesta por Rowe (1969).

El subgénero *Semperothuria* es el subgénero hermano del *Selenkothuria* de acuerdo a la evidencia total. Esto apoya lo encontrado por Appeltans (2002) y G. Paulay (com. pers.). Sin embargo, no es monofilético, y *H. cinerascens* posiblemente pertenezca a otro subgénero.

El subgénero *Halodeima* es un grupo muy cercanamente relacionado con los subgéneros *Semperothuria* y *Selenkothuria*. Esto apoya lo propuesto por Rowe (1969).

La evolución del subgénero *Selenkothuria* es parte de un proceso de reducción de espículas presente en varias especies del género *Holothuria*. Esto apoya lo propuesto por Deichmann (1958) y Gilliland (1993).

El subgénero *Selenkothuria* posiblemente surgió de un ancestro distribuido en el Océano Pacífico durante el Oligoceo temprano y se distribuyó hacia las costas de América. Este patrón se ha encontrado para otros invertebrados marinos (Meyer, 2003; Frey y Vermeij, 2008; Turner y Wilson, 2008). Las fechas de divergencia obtenidas son muy similares a otras previamente obtenidas para pepinos de mar (Borrero-Pérez *et al.*, 2010).

A pesar de obtener resultados diferentes al analizar genes y caracteres morfológicos por separado, y a que la prueba de ILD resultó negativa para la congruencia entre estos dos tipos de datos, la evidencia total probó ser un mejor método de análisis que los datos moleculares y morfológicos por separado, como ha sido probado por varios estudios.

El presente estudio proporciona información nueva acerca de las relaciones entre las especies del subgénero *Selenkothuria*, y otras especies cercanamente relacionadas. Es una contribución importante al conocimiento sobre el género *Holothuria*.

LITERATURA CITADA

- Arévalo, E., Zhu, Y., Carpenter, J. M. y J. E. Strassmann. 2004. The phylogeny of the social wasp subfamily Polistinae: evidence from microsatellite flanking sequences, mitochondrial COI sequence, and morphological characters. *BMC Evolutionary Biology* 4: 8.
- Assis, L. C. S. 2009. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. *Cladistics* 25: 528-544.
- Bond, J. E. y M. Hedin. 2006. A total evidence assessment of the phylogeny of North America euctenizine trapdoor spiders (Araneae, Mygalomorphae, Cyrtacheniidae) using Bayesian inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 70-85.
- Borrero-Pérez, G. H., Gómez-Zurita, J., González-Wangüemert, M., Marcos, C. y A. Pérez-Ruzafa. 2010. Molecular systematics of the genus *Holothuria* in the Mediterranean and Northeastern Atlantic and a molecular clock for the diversification of the Holothuriidae (Echinodermata: Holothuroidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 899-905.
- Bramer, C. A. 2005. Evolutionary history of the Clitellarinae and Stratiomyidae (Insecta: Diptera) using molecular, morphological, and total evidence approaches. Dissertation, Doctor of Philosophy, Utah State University, pp. 166.
- Brocchieri, L. 2001. Phylogenetic inference from molecular sequences: review and critique. *Theoretical Population Biology* 59: 27-40.
- Chapus, C., Dufraigne, C., Edwards, S., Giron, A., Fertil, B. y P. Deschavanne. 2005. Exploration of phylogenetic data using a global sequence analysis method. *BMC Evolutionary Biology* 55: 63-80.
- Crandall, E.D., Frey, M. A., Grosberg, R. K. y P. H. Barber, 2008. Contrasting demographic history and phylogeographical patterns in two Indo-Pacific gastropods. *Molecular Ecology* 17: 611-626.
- Cunningham, C. W. 1997. Can three incongruence tests predict when data should be combined? *Molecular Biology and Evolution* 14: 733-740.
- De Queiroz, A. 1993. For consensus (sometimes). *Systematic Biology* 42(3): 368-372.
- Deichmann, E. 1958. The Holothuroidea collected by the Velero III and IV during the years 1932 to 1954. Part II Aspidochirotida. The University of Southern California Publications. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 11(2): 253-349.
- Egge, J. J. D. y A. M. Simons. 2009. Molecules, morphology, missing data and the phylogenetic position of a recently extinct madtom catfish (Actinopterygii: Ictaluridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 60-75.
- Farris, J. S., Källersjö, M., Kluge, A. G. y C. Bult. 1995. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* 17: 368-376.
- Fitch, W. M. 1970. Distinguishing homologous from analogous proteins. *Systematic Zoology* 19: 99-113.
- Forgie, S. A., Kryger, U., Bloomer, P. & C. H. Scholtz. 2006. Evolutionary relationships among the Scarabaeini (Coleoptera: Scarabaeidae) based on combined molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 662-678.

- Frey, M. A. y G. J. Vermeij. 2008. Molecular phylogenies and historical biogeography of a circumtropical group of gastropods (Genus: *Nerita*): Implications for regional diversity patterns in the marine tropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48(3): 1067-1086.
- Gaubert, P., Wozencraft, W. C., Cordeiro-Estrela, P. y G. Veron. 2005. Mosaics of convergences and noise in morphological phylogenies: what's in a viverrid-like carnivoran? *Systematic Biology* 54(6): 865-894.
- Gilliland, P. M. 1993. The skeletal morphology, systematics and evolutionary history of Holothurians. *Special Papers in Palaeontology* 47, The Palaeontological Association, Londres.
- Giribet, G., Distel, D. L., Polz, M., Sterrer, W. y W. C. Wheeler. 2000. Triploblastic relationships with emphasis on the Acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cycliophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: a combined approach of 18S rDNA Sequences and Morphology. *Systematic Biology* 49(3): 539-562.
- Hall, R. 2002. Cenozoic geological and plate tectonic evolution of SE Asia and SW Pacific: computer-based reconstructions, models and animations. *Journal of Asian Earth Sciences* 20: 353-431.
- Hall, B. G. 2005. Comparison of the Accuracies of Several Phylogenetic Methods Using Protein and DNA Sequences. *Molecular Biology and Evolution* 22(3): 792-802.
- Hedges, S. B. y L. R. Madson. 1996. Molecules and morphology in amniote phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6: 312-314.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois, Urbana, Illinois, E. U. 253 pp.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 23-42.
- Hillis, D. M. y J. J. Wiens. 2000. Molecules versus morphology in systematics. In: Wiens, J. J. (ed.). Phylogenetic analysis of morphological data. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., p. 1-19.
- Hillis, D. M., Moritz, C. y 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. y K. A. Crandall. 1997. Phylogeny estimation and hypothesis testing using maximum likelihood. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 437-466.
- Huelsenbeck, J. P. y F. R. Ronquist. 2001. Mr Bayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Huelsenbeck, J. P., J. J. Bull y C. W. Cunningham. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 11(4): 152-158.
- Kluge, A. G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38(1): 7-25.
- Kluge, A. G. y A. J. Wolf. 1993. Cladistics: what's in a word? *Cladistics* 9: 183-199.
- Lessios, H. A. 2008. The Great American Schism: Divergence of Marine organisms After the Rise of the Central American Isthmus. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39: 63-91.

- Lin, H.-C. y P. A. Hastings. 2011. Evolution of a Neotropical marine fish lineage (Subfamily Chaenopsinae, Suborder Blennioidei) based on phylogenetic analysis of combined molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60: 236-248.
- Lipscomb, D. 1998. Basics of Cladistic Analysis. George Washington University, Washington, D. C.
- Maddison, D. R. y W. P. Maddison. 2005. MacClade 4: Analysis of phylogeny and character evolution. Version 4.08a. <http://macclade.org>.
- Marek, P. E. y J. E. Bond. 2006. Phylogenetic systematics of the colorful cyanide-producing millipedes of Appalachia (Polydesmida, Xystodesmidae, Apheloriini) using a total evidence Bayesian approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 704-729.
- Matsubara, M., Komatsu, M., Araki, T., Asakawa, S., Yokobori, S., Watanabe, K. y H. Wada. 2005. The phylogenetic status of Paxillosida (Asteroidea) based on complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 598-605.
- Mattern, M. Y. y D. A. McLennan. 2004. Total evidence of Gasterosteidae: combining molecular, morphological and behavioral data. *Cladistics* 20: 14-22.
- Mau, B., M. Newton y B. Larget. 1999. Bayesian phylogenetic inference via Markov chain Monte Carlo methods. *Biometrics* 55:1-12.
- Meyer, C. P. 2003. Molecular systematics of cowries (Gastropoda: Cypraeidae) and diversification patterns in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 401-459.
- Miller, J. S., Brower, A. V. Z. y R. Desalle. 1997. Phylogeny of the neotropical moth tribe Jisiini (Notodontidae: Dioprinae): comparing and combining evidence from DNA sequences and morphology. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 297-316.
- Miyamoto, M. M. y W. M. Fitch. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* 44: 64-76.
- Pérez-Losada, M, Hoeg, J. T. y K. A. Crandall. 2004. Unraveling the evolutionary radiation of the thoracican barnacles using molecular and morphological evidence: a comparison of several divergence time estimation approaches. *Systematic Biology* 53(2): 244-264.
- Reich, M. 2004. Aspidochirote holothurians (Echinodermata) from the Middle Triassic of southern Germany. In: Heinzeller, T., Nebelsick, J. (eds.). *Proceedings of the 11th International Echinoderm Conference*. Balema, Netherlands, pp. 485-486.
- Rowe, F. 1969. A review of the family Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotida). *Bulletin of The British Museum (Natural History) Zoology* 18(4): 119-170.
- Sanderson, M. J. 2002. r8s. 1.71. Davis, California.
- Schuh, R. T., Weirauch, C. y W. C. Wheeler. 2009. Phylogenetic relationships within the Cimicomorpha (Hemiptera: Heteroptera): a total-evidence analysis. *Systematic Entomology* 34: 15-48.
- Scotland, R. W., Olmstead, R G. y J. R. Bennett. 2003. Phylogeny reconstruction: the role of morphology. *Systematic Biology* 52: 539-548.
- She, R., Chu, J. S.-C., Wang, K., Pei, J. y N. Chen. 2009. genBlastA: Enabling BLAST to identify homologous gene sequences. *Genome Research* 19: 143-149.

Smith, N. D. y A. H. Turner. 2005. Morphology's role in phylogeny reconstruction: perspectives from paleontology. *Systematic Biology* 54(1): 166-173.

Swofford, D.L. 1999, PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Turner, L. M. y N. G. Wilson. 2008. Polyphyly across oceans: a molecular phylogeny of the Chromodorididae (Mollusca, Nudibranchia). *Zoologica Scripta* 37(1): 23-42.

Waters, J. M., O'Loughlin P. M. y M. S. Roy. 2004. Molecular systematics of some Indo-Pacific asterinids (Echinodermata: Asteroidea): does taxonomy reflect phylogeny? *Molecular Phylogenetics and Evolution* **30**: 872-878.

Wiens, J. J. 2004. The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 53(4): 653-661.

Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of systematics. A Wiley Interscience Publication, Nueva York, E. U., 439pp.

Yang, Z. y B. Rannala. 1997. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov chain Monte Carlo method. *Molecular Biology and Evolution* **14**: 717-724.

Tabla 5-1. Edades y porcentajes de divergencia para ciertos clados a través de la aplicación de un reloj molecular relajado a la topología obtenida por evidencia total. La edad está en millones de años; la divergencia se calculó con una tasa de 0.00259 sustituciones por sitio por millón de años.

Clado	Edad (mda)	Divergencia (%)
<i>H. portovallartensis</i> + <i>H. glaberrima</i>	5.0	1.30
<i>H. lubrica</i> + <i>H. theeli</i>	12.33	3.19
<i>H. carere</i>	16.72	4.33
<i>H. moebii</i>	24.66	6.38
<i>H. mactanensis</i> + <i>H. bacilla</i>	1.87	0.48
<i>H. parva</i>	7.23	1.87
<i>H. erinaceus</i>	20.51	5.31
<i>Selenkothuria</i>	35.65	9.23
<i>H. cinerascens</i>	42.5	11.0
<i>H. imitans</i> + <i>H. surinamensis</i>	5.0	1.30
<i>H. flavomaculata</i>	24.53	6.35
<i>Semperothuria</i>	52.13	13.50
<i>H. edulis</i>	58.84	15.23
<i>Halodeima</i>	96.42	24.97

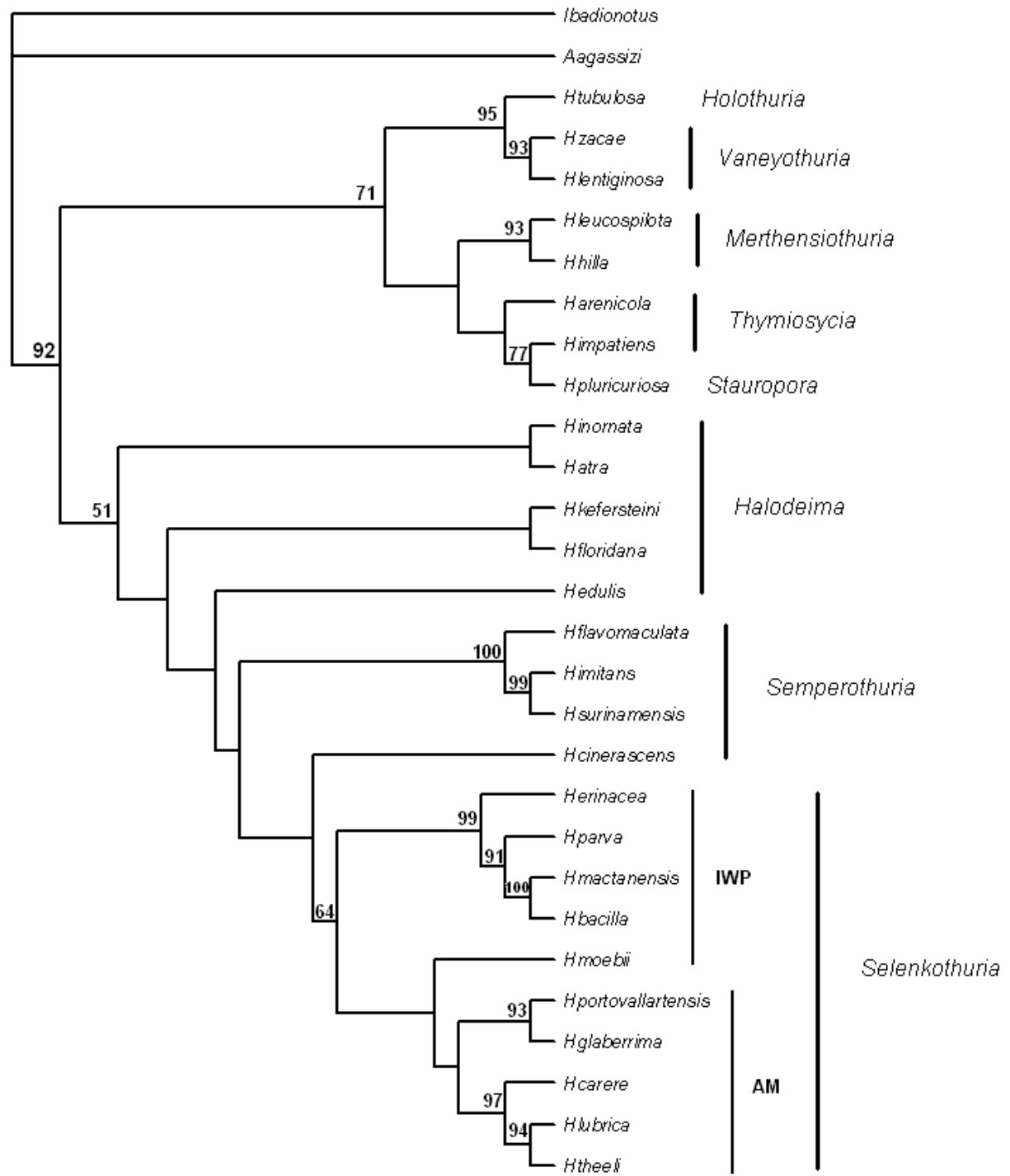


Figura 5-1. Cladograma único obtenido por máxima parsimonia a partir de la matriz de evidencia total para el subgénero *Selenkothuria* y otros subgéneros. El número en los nodos indica el apoyo bootstrap.

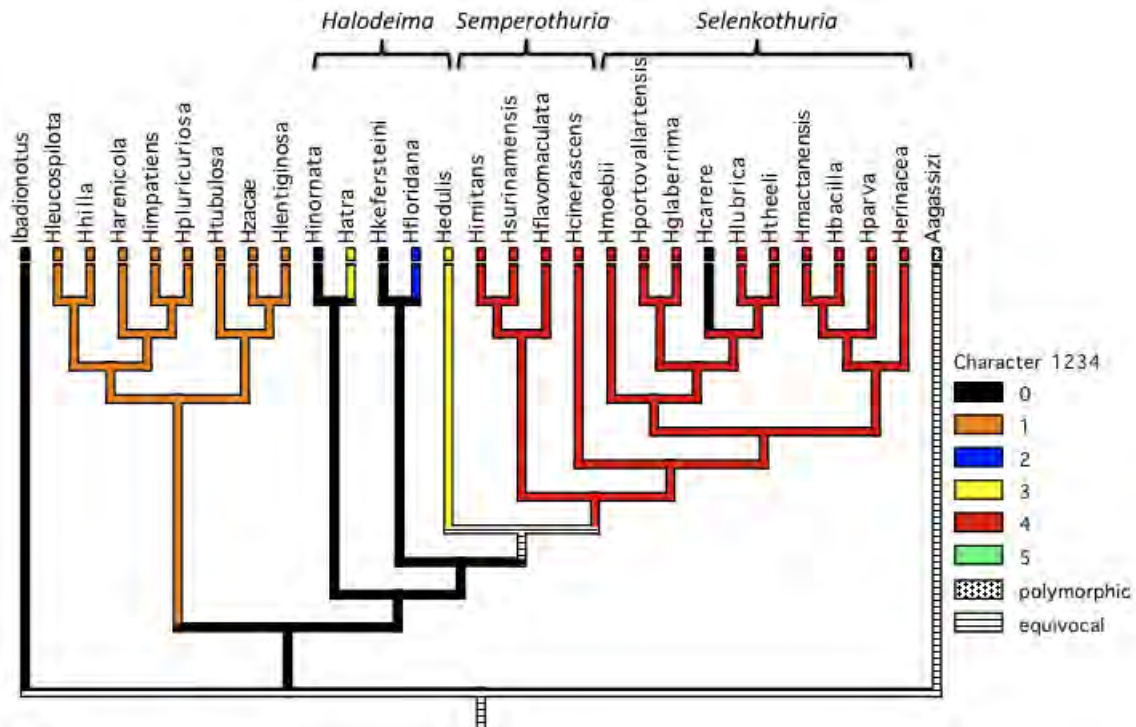


Figura 5-2. Optimización del carácter “otras espículas” (número 31 en el Anexo I) de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) ausentes; (1) botones; (2) rosetas semejantes a moras; (3) barrotos ramificados semejantes a rosetas; (4) barrotos simples, barrotos ramificados.

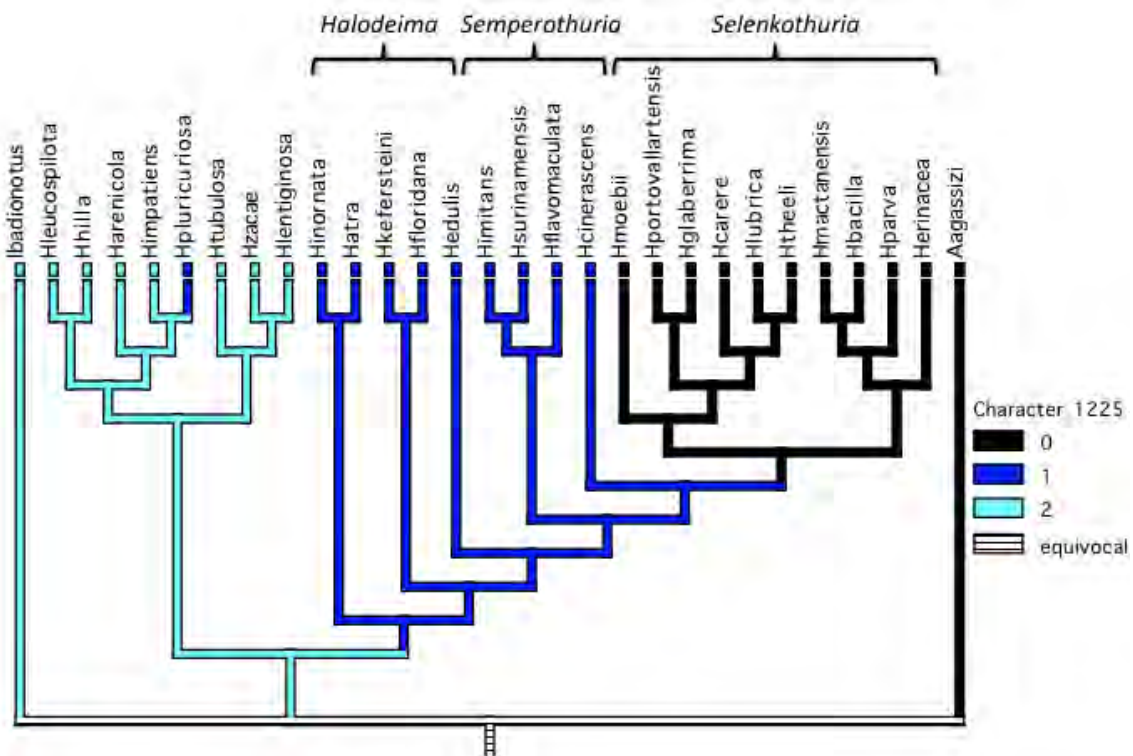


Figura 5-3. Optimización del carácter “disco de la mesa” (número 22 en el Anexo I) de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) mesa ausente; (1) no desarrollado/reducido; (2) completo.

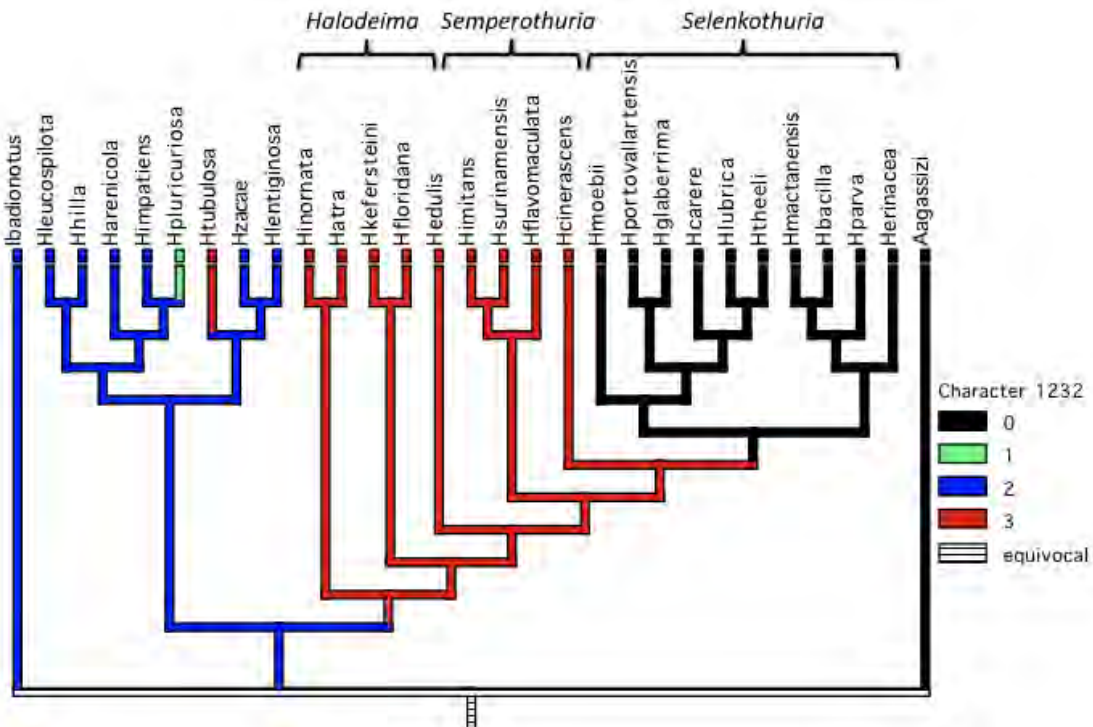


Figura 5-4. Optimización del carácter “corona de la espira” (número 29 en el Anexo I) de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) mesa ausente; (1) espira ausente; (2) borde espinoso regular con abertura central; (3) cruz maltesa.

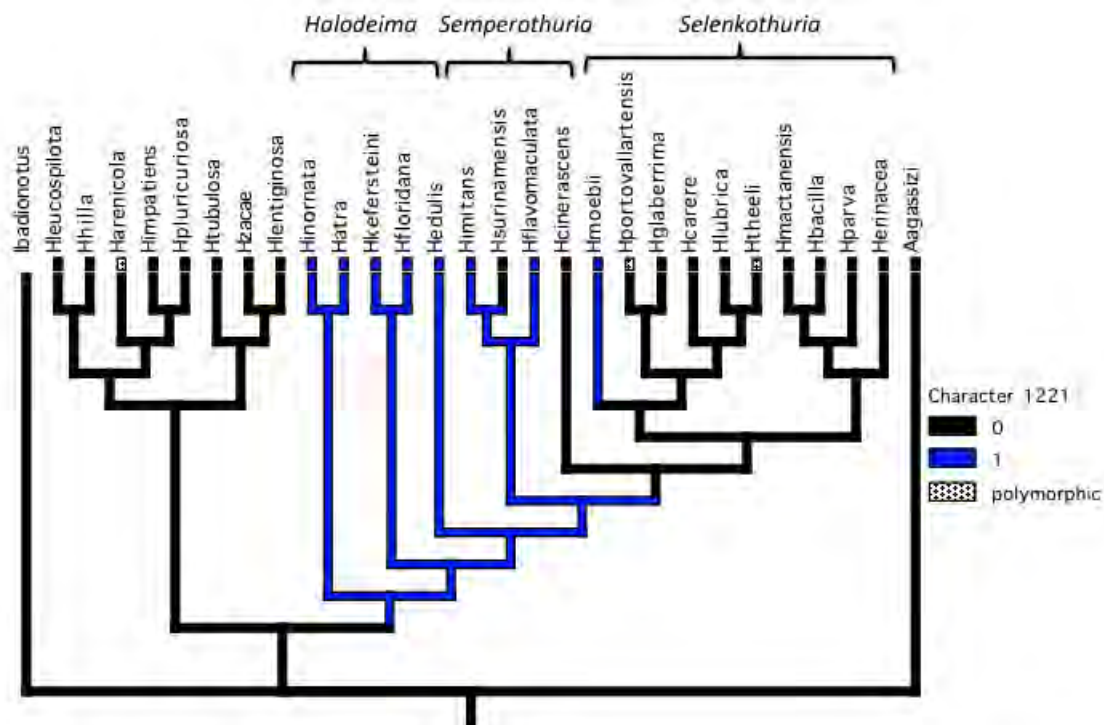


Figura 5-5. Optimización del carácter “número de canales pétreos” (número 18 en el Anexo I) de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) uno; (1) dos o más.

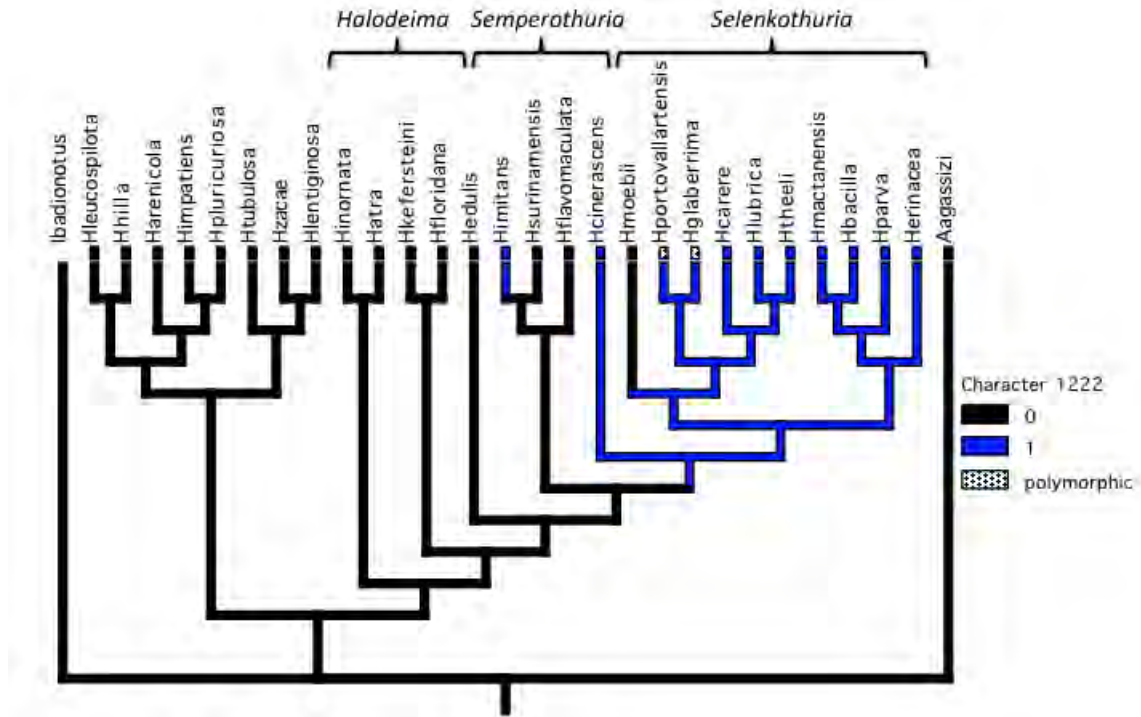


Figura 5-6. Optimización del carácter “largo de los canales pétreos” (número 19 en el Anexo I) de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) corto (<1/12 del largo del cuerpo); (1) largo (>1/12 del largo del cuerpo).

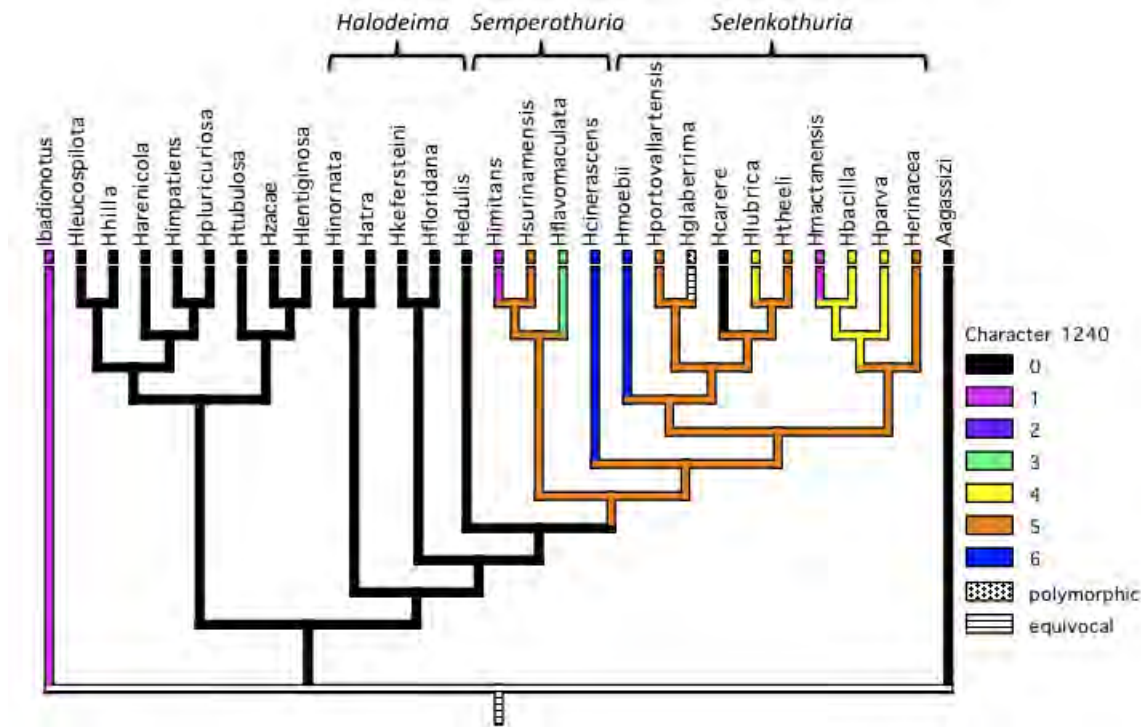


Figura 5-7. Optimización del carácter “rugosidad de barrotos simples” (número 37 en el Anexo I) de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) barrotos ausentes; (1) lisos; (2) ligeramente rugosos; (3) muy rugosos; (4) con espinas afiladas; (5) con espinas romas; (6) granulados.

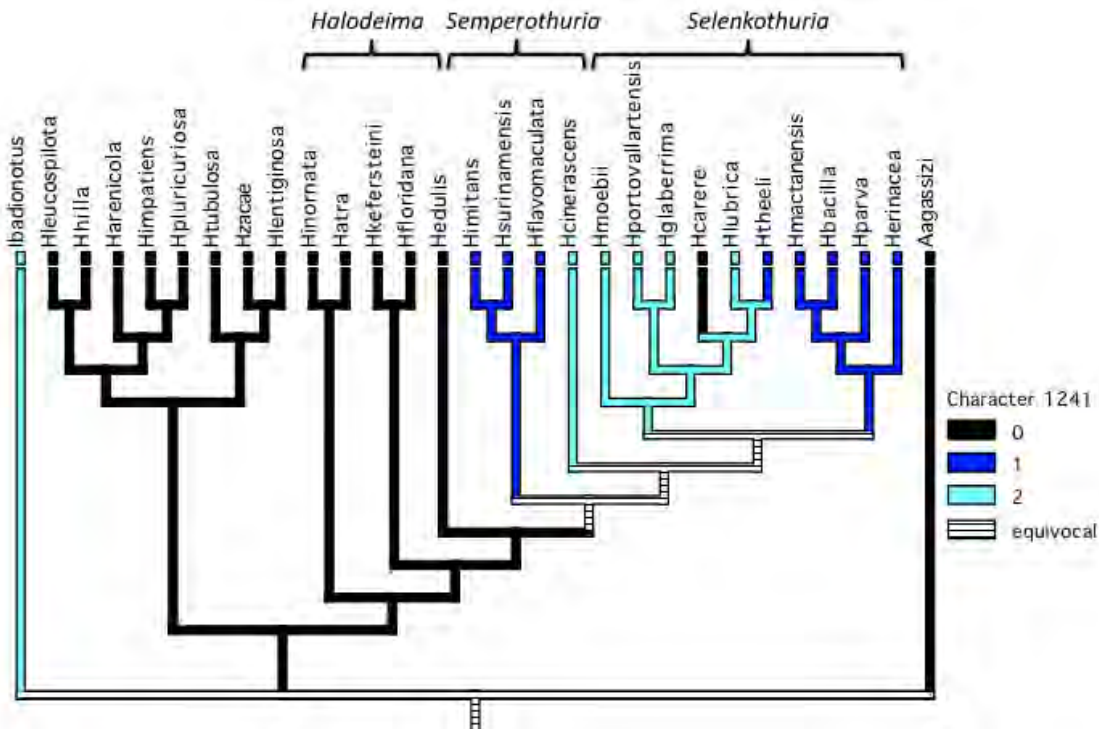


Figura 5-8. Optimización del carácter “curvatura de barros simples” (número 38 en el Anexo I) de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) barros ausentes; (1) derechos; (2) curvos.

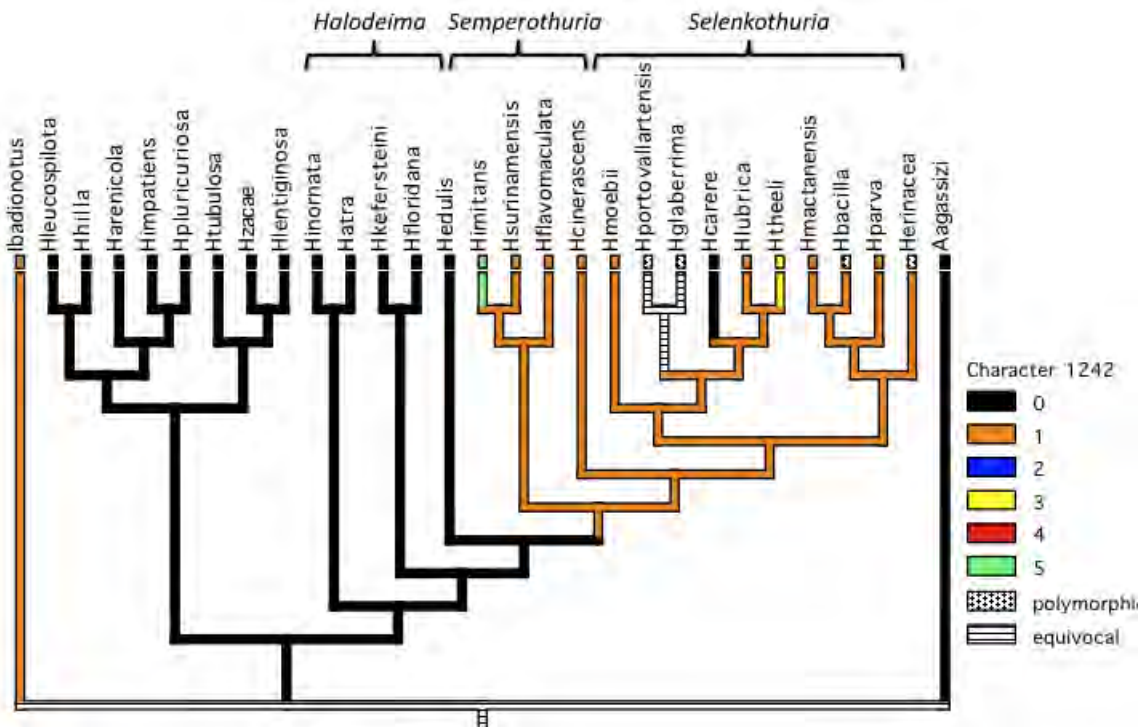


Figura 5-9. Optimización del carácter “perforación de los barros” (número 39 en el Anexo I) de la pared dorsal del cuerpo. La codificación es la siguiente: (0) barros ausentes; (1) no perforados; (2) perforados distalmente; (3) totalmente perforados; (4) totalmente perforados, excepto por el eje central; (5) dos filas de perforaciones, puntas no perforadas.

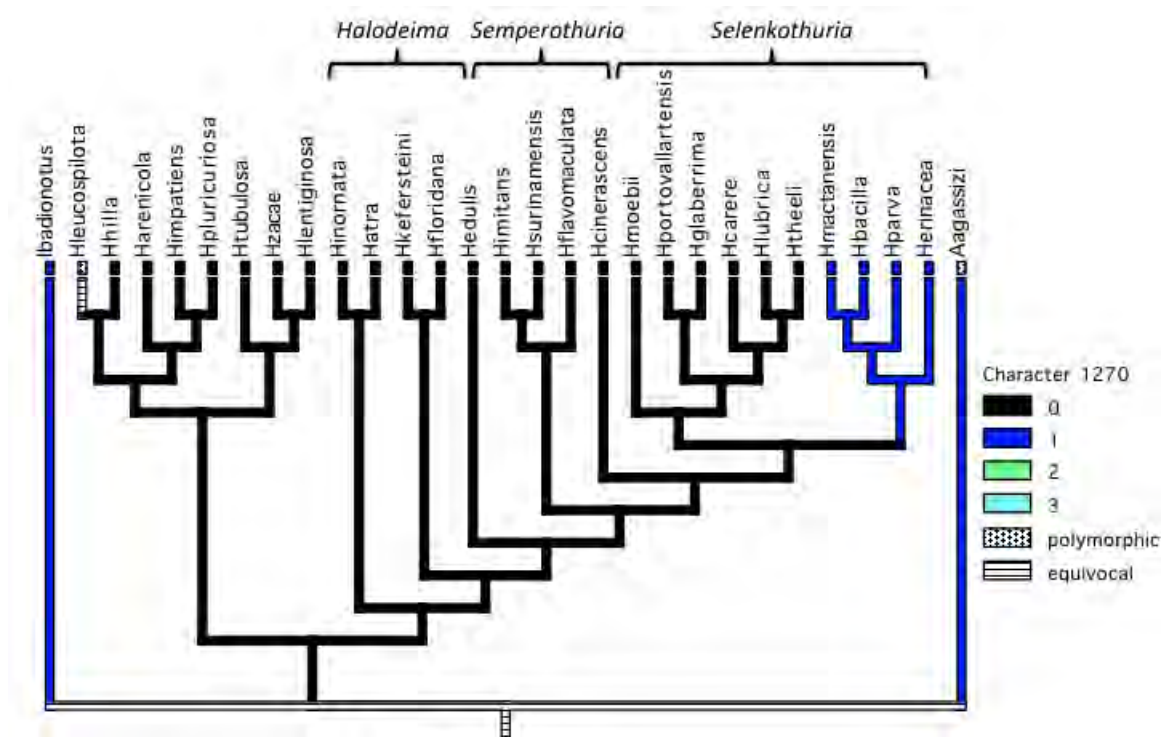


Figura 5-10. Optimización del carácter “espículas” (número 67 en el Anexo I) del ensamble de los músculos retractores de la cloaca. La codificación es la siguiente: (0) ausentes; (1) barrotos lisos; (2) anillos oblongos o espículas semejantes a botones; (3) barrotos espinosos de formas variadas.

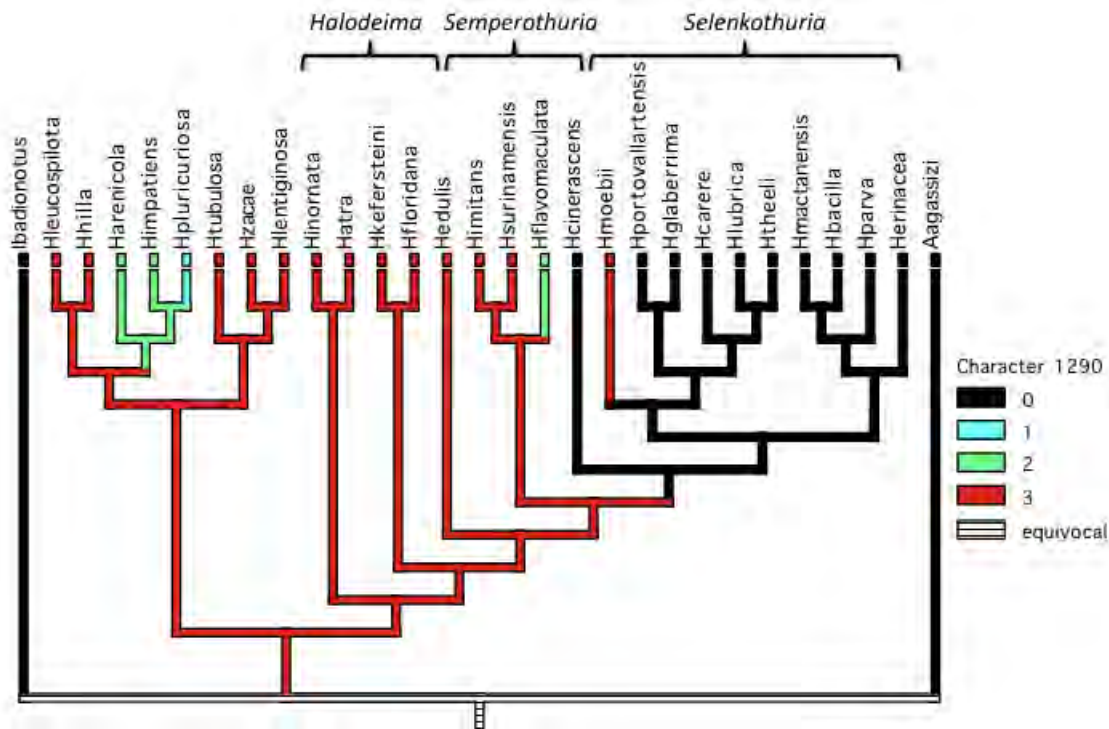


Figura 5-11. Optimización del carácter “placas perforadas” (número 87 en el Anexo I) de los pies ambulacrales ventrales. La codificación es la siguiente: (0) ausentes; (1) ancha, regular; (2) elongada, regular; (3) pseudoplas.

CAPÍTULO 6.

CONCLUSIONES GENERALES

El género *Holothuria* es uno de los géneros más diversos dentro de los pepinos de mar. Su subdivisión en subgéneros se realizó para organizar y comprender mejor esta diversidad. El subgénero *Selenkothuria* ha sido muy poco estudiado, aunque siempre han existido referencias respecto a la relación cercana de sus especies.

La revisión morfológica de las especies incluidas en el subgénero *Selenkothuria* permitió una ampliación de su diagnosis, al incluir caracteres no contemplados en su primera descripción y caracteres únicos de ciertas especies. El análisis detallado de las descripciones originales y la revisión de algunos tipos, permitió el reconocimiento actual de doce especies pertenecientes a este subgénero. De ellas, diez tienen una identidad taxonómica y molecular definida. Dos de ellas, *Holothuria erinaceus* y *Holothuria sinica*, tienen pendiente una revisión morfológica y genética más profunda para resolver los posibles errores de identificación entre ambas.

Aunque hubo discrepancias entre los análisis morfológicos y moleculares por separado, el análisis de evidencia total dio resultados robustos, con apoyo aceptable en mayor número de clados y con resolución a diferentes niveles del árbol. Los resultados del análisis morfológico y el de evidencia total fueron los más similares. Mostraron que el subgénero *Selenkothuria* es monofilético, lo cual brinda apoyo al esquema de clasificación por subgéneros del género *Holothuria* propuesto por Rowe (1969). Los resultados sugirieron al subgénero *Semperothuria* como el grupo hermano de *Selenkothuria*, lo que apoya lo encontrado por Appeltans (2002) y G. Paulay (com. pers.). El subgénero *Semperothuria* no resultó ser monofilético; *H. cinerascens* posiblemente no pertenezca a este subgénero ni a *Selenkothuria*, por lo que tal vez sea parte de un nuevo subgénero. El subgénero *Halodeima* también resultó ser un grupo muy cercanamente relacionado con los subgéneros *Semperothuria* y *Selenkothuria*, lo cual sostiene lo propuesto por Rowe (1969).

La evolución del subgénero *Selenkothuria* es parte de un proceso de reducción de espículas presente también en otros subgéneros cercanamente relacionados. Esto apoya lo propuesto por Deichmann (1958) y Gilliland (1993). El surgimiento del subgénero probablemente ocurrió en el Pacífico oriental durante el Oligoceno temprano y las especies se distribuyeron a lo largo de todo este océano (oeste y este) y hasta el Mar Caribe. Esto concuerda con patrones obtenidos para otros invertebrados marinos.

El presente estudio proporciona información nueva acerca de las relaciones entre las especies del subgénero *Selenkothuria*, y otras especies cercanamente relacionadas. Es el primer estudio de este tipo realizado para un subgénero de pepinos de mar. Es una contribución importante al conocimiento sobre el género *Holothuria*.

ANEXO I

LISTADO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS Y SUS ESTADOS DE CARACTER UTILIZADOS PARA ESTE ESTUDIO.

MORFOLOGÍA EXTERNA

- 1 *Relación largo/ancho*: (0) elongado=forma de gusano (largo > 5X diámetro); (1) loaf-like (largo <5X diámetro).
- 2 *Rugosidad de la pared del cuerpo*: (0) lisa/suave; (1) rugosa al tacto.
- 3 *Número de tentáculos*: (0) 11-20; (1) > 20.
- 4 *Grosor de la pared del cuerpo (especímenes > 5cm)*: (0) <1 mm; (1) 1-4 mm; (2) > 4-10 mm.
- 5 *Posición de la boca*: (0) terminal; (1) ventral.
- 6 *Presencia de collar alrededor de la boca* (0) ausente; (1) presente, sin papilas; (2) presente, papilas no fusionadas.
- 7 *Tubérculos grandes alrededor y/o papilas laterales (como se observan en ejemplares preservados)*: (0) ausentes; (1) presentes; considerar tubérculos definidos y mal definidos.
- 8 *Podios perianales*: (0) ausentes; (1) solitarios; (2) en grupos de dos o más (e.g. *Bohadschia*); (5) modificados en grandes dientes anales (*Actinopyga*).

MORFOLOGÍA INTERNA

- 9 *Longitud de las placas radiales vs. placas interradiales*: (0) placa radial hasta 1.5 veces el largo de la placa interradial (definida solo en la porción basal, sin contar la espira); (1) placa radial entre 1.5 y 2 veces el largo de la placa interradial; (2) placa radial de 2 a 3 veces el largo de la placa interradial; (3) placa radial >3 veces el largo de la placa interradial.
- 10 *Margen anterior de placas radiales*: (0) sin hendidura lateral a la muesca ampular; (1) hendiduras laterales a la muesca ampular.
- 11 *Relación largo:ancho de la placa radial*: (0) <1; (1) 1; (2) > 1
- 12 *Relación largo:ancho de la placa interradial*: (0) <1; (1) 1; (2) > 1
- 13 *Túbulos de Cuvier*: (0) ausentes; (1) largos, finos; (2) cortos, finos; (3) largos, gruesos.
- 14 *Estructura de túbulos de Cuvier no expelidos*: (0) túbulos de Cuvier ausentes; (1) parte distal con esférulas; (2) parte distal lisa.
- 15 *Número de sitios de unión de túbulos de Cuvier*: (0) túbulos de Cuvier ausentes; (1) menos de 10 sitios de unión; (2) más de 10 sitios de unión.
- 16 *Número de vesículas de Poli*: (0) una; (1) dos o más.
- 17 *Largo de las vesículas de Poli*: (0) corto (<1/12 del largo del cuerpo); (1) largo (>1/12 del largo del cuerpo).
- 18 *Número de canales pétreos* (0) uno; (1) dos o más.
- 19 *Largo de los canales pétreos*: (0) corto (<1/12 del largo del cuerpo); (1) largo (>1/12 del largo del cuerpo).
- 20 *Gónadas*: (0) un penacho; (1) dos penachos.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE LA PARED DORSAL DEL CUERPO

- 21 *Mesas*: (0) ausentes; (1) presentes.
- 22 *Disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) no desarrollado/reducido; (2) completo.
- 23 *Forma del disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) lisa y uniforme; (3) lisa y ondulada; (4) espinosa.
- 24 *Hoyos periféricos en el disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) sin hoyos periféricos; (3) un anillo incompleto; (4) un anillo completo.
- 25 *Perforaciones del disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) hoyos periféricos ausentes; (3) ocupan menos de la mitad del área superficial del disco; (4) ocupan la mitad del área superficial del disco; (5) ocupan más de la mitad del área superficial del disco.
- 26 *Espira de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) ausente; (2) presente.
- 27 *Altura de la espira de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco/espira ausente; (2) baja (altura menor que el diámetro del disco); (3) moderada (altura hasta 1.5 veces el diámetro del disco); (4) alta (altura más de dos veces el diámetro del disco).
- 28 *Número predominante de pilares en la mesa*: (0) mesa ausente; (1) tres; (2) cuatro.
- 29 *Corona de la espira*: (0) mesa ausente; (1) espira ausente; (2) borde espinoso regular con abertura central; (3) cruz maltesa.
- 30 *Largo de espinas en la corona de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco/espira ausente; (2) proyectadas más allá del disco; (1) no proyectadas más allá del disco.
- 31 *Otras espículas*: (0) ausentes; (1) botones; (2) rosetas semejantes a moras; (3) barrotos ramificados semejantes a rosetas; (4) barrotos simples, barrotos ramificados.
- 32 *Borde de los botones*: (0) botones ausentes; (1) borde uniforme; (2) borde sinuoso; (3) borde aserrado o espinoso.
- 33 *Rugosidad de los botones*: (0) botones ausentes; (1) lisos; (2) espinosos o abollonados.
- 34 *Simetría de los botones*: (0) botones ausentes; (1) regulares; (2) irregulares.
- 35 *Número de hoyos en botones*: (0) botones ausentes; (1) generalmente tres pares o menos; (2) a menudo más de tres pares.
- 36 *Barrotos ramificados semejantes a rosetas*: (0) ausentes; (1) con puntas gruesas.
- 37 *Rugosidad de barrotos simples*: (0) barrotos ausentes; (1) lisos; (2) ligeramente rugosos; (3) muy rugosos; (4) con espinas afiladas; (5) con espinas romas; (6) granulados.
- 38 *Curvatura de barrotos simples*: (0) barrotos ausentes; (1) derechos; (2) curvos.
- 39 *Perforación de los barrotos*: (0) barrotos ausentes; (1) no perforados; (2) perforados distalmente; (3) totalmente perforados; (4) totalmente perforados, excepto por el eje central; (5) dos filas de perforaciones.

40 *Barrotes con forma C-S-X*: (0) ausentes; (1) finos.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE LA PARED VENTRAL DEL CUERPO

41 *Mesas*: (0) ausentes; (1) presentes.

42 *Disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) no desarrollado/reducido; (2) completo.

43 *Forma del disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) lisa y uniforme; (3) espinosa.

44 *Estructura del disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) plano; (3) levantado en el borde.

45 *Hoyos periféricos en el disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) sin hoyos periféricos; (3) un anillo incompleto; (4) un anillo completo.

46 *Perforaciones del disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) hoyos periféricos ausentes; (3) ocupan menos de la mitad del área superficial del disco; (4) ocupan la mitad del área superficial del disco; (5) ocupan más de la mitad del área superficial del disco.

47 *Espira de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) ausente; (2) presente.

48 *Altura de la espira de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco/espira ausente; (2) baja (altura menor que el diámetro del disco); (3) moderada (altura hasta 1.5 veces el diámetro del disco); (4) alta (altura más de dos veces el diámetro del disco).

49 *Número predominante de pilares en la mesa*: (0) mesa ausente; (1) tres; (4) cuatro.

50 *Corona de la espira*: (0) mesa ausente; (1) espira ausente; (2) borde espinoso regular con abertura central; (3) cruz maltesa.

51 *Largo de espinas en la corona de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco/espira ausente; (2) proyectadas más allá del disco; (1) no proyectadas más allá del disco.

52 *Otras espículas*: (0) ausentes; (1) botones; (2) rosetas semejantes a moras; (3) barrotes ramificados semejantes a rosetas; (4) barrotes simples, barrotes ramificados; (5) barrotes con forma de C-S-X shaped rods.

53 *Borde de los botones*: (0) botones ausentes; (1) borde uniforme; (2) borde sinuoso; (3) borde aserrado o espinoso.

54 *Rugosidad de los botones*: (0) botones ausentes; (1) lisos; (2) espinosos o abollonados.

55 *Simetría de los botones*: (0) botones ausentes; (1) regulares; (2) irregulares.

56 *Número de hoyos en botones*: (0) botones ausentes; (1) generalmente tres pares o menos; (2) a menudo más de tres pares.

57 *Apertura de los hoyos en botones*: (0) botones ausentes; (1) abiertos; (2) casi cerrados.

58 *Barrotes ramificados semejantes a rosetas*: (0) ausentes; (1) con puntas gruesas.

59 *Rugosidad de barrotes simples*: (0) barrotes ausentes; (1) lisos; (2) ligeramente rugosos; (3) muy rugosos; (4) con espinas afiladas; (5) con espinas romas; (6) granulados.

60 *Curvatura de barrotes simples*: (0) barrotes ausentes; (1) derechos; (2) curvos.

61 *Perforación de los barrotes*: (0) barrotes ausentes; (1) no perforados; (2) perforados distalmente; (3) totalmente perforados; (4) totalmente perforados, excepto por el eje central; (5) dos filas de perforaciones.

62 *Barrotes con forma C-S-X*: (0) ausentes; (1) finos.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE TENTÁCULOS

63 *Barrotes en ramas de los tentáculos*: (0) ausentes; (1) presentes.

64 *Espículas*: (0) barrotes; (1) barrotes ramificados semejantes a rosetas; (2) barrotes ramificados irregulares semejantes a placas; (3) mesas reducidas.

65 *Rugosidad de barrotes simples*: (0) lisos; (1) moderadamente espinosos; (2) espinosos; (3) granulados.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE MÚSCULOS LONGITUDINALES

66 *Espículas*: (0) ausentes; (1) barrotes lisos; (2) anillos oblongos o espículas semejantes a botones.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE MÚSCULOS RETRACTORES DE LA CLOACA

67 *Espículas*: (0) ausentes; (1) barrotes lisos; (2) anillos oblongos o espículas semejantes a botones; (3) barrotes espinosos de formas variadas.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE MÚSCULOS TRANSVERSALES (CIRCULARES)

68 *Espículas*: (0) ausentes; (1) barrotes lisos; (2) anillos oblongos o espículas semejantes a botones; (3) barrotes con forma de C ó S.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE PIES AMBULACRALES VENTRALES

69 *Mesas*: (0) ausentes; (1) presentes, del mismo tipo que la pared del cuerpo; (2) presentes, de tipo diferente a la pared del cuerpo.

70 *Disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) no desarrollado/reducido; (2) incompleto; (3) completo.

71 *Forma del disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) lisa y uniforme; (3) espinosa.

72 *Hoyos periféricos en el disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) sin hoyos periféricos; (3) un anillo incompleto; (4) un anillo completo.

73 *Perforaciones del disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) hoyos periféricos ausentes; (3) ocupan menos de la mitad del área superficial del disco; (4) ocupan la mitad del área superficial del disco; (5) ocupan más de la mitad del área superficial del disco.

74 *Altura de la espira de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) baja (altura menor que el diámetro del disco); (3) moderada (altura hasta 1.5 veces el diámetro del disco).

75 *Corona de la espira*: (0) mesa ausente; (1) borde espinoso regular con abertura central; (2) cruz maltesa.

76 *Largo de espinas en la corona de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) proyectadas más allá del disco; (1) no proyectadas más allá del disco.

77 *Otras espículas*: (0) ausentes; (1) botones; (2) rosetas semejantes a moras; (3) barrotes ramificados semejantes a rosetas; (4) barrotes simples, barrotes ramificados; (5) barrotes irregulares semejantes a placas.

78 *Borde de los botones*: (0) botones ausentes; (1) borde uniforme; (2) borde sinuoso.

79 *Simetría de los botones*: (0) botones ausentes; (1) regulares; (2) irregulares.

80 *Número de hoyos en botones*: (0) botones ausentes; (1) generalmente tres pares o menos; (2) a menudo más de tres pares.

81 *Apertura de los hoyos en botones*: (0) botones ausentes; (1) abiertos; (2) casi cerrados.

82 *Barrotes ramificados semejantes a rosetas*: (0) ausentes; (1) con puntas gruesas.

83 *Rugosidad de barrotes simples*: (0) barrotes ausentes; (1) lisos; (2) ligeramente rugosos; (3) muy rugosos; (4) con espinas afiladas; (5) con espinas romas; (6) granulados.

84 *Curvatura de barrotes simples*: (0) barrotes ausentes; (1) derechos; (2) curvos.

85 *Perforación de los barrotes*: (0) barrotes ausentes; (1) no perforados; (2) perforados distalmente; (3) perforados distalmente y en el centro; (4) totalmente perforados; (5) totalmente perforados, excepto por el eje central; (5) dos filas de perforaciones.

86 *Perforaciones de la placa terminal*: (0) hoyos del mismo tamaño; (1) hoyos de diferente tamaño (centrales más grandes); (2) hoyos de diferente tamaño (distribución al azar); (3) hoyos de diferente tamaño (centrales más pequeños).

87 *Placas perforadas*: (0) ausentes; (1) ancha, regular; (2) elongada, regular; (3) pseudoplacas.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE PIES AMBULACRALES DORSALES

88 *Mesas*: (0) ausentes; (1) presentes, del mismo tipo que la pared del cuerpo; (2) presentes, de tipo diferente a la pared del cuerpo.

89 *Disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) no desarrollado/reducido; (2) incompleto; (3) completo.

90 *Forma del disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) lisa y uniforme; (3) espinosa.

91 *Hoyos periféricos en el disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) sin hoyos periféricos; (3) un anillo incompleto; (4) un anillo completo.

92 *Perforaciones del disco de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) hoyos periféricos ausentes; (3) ocupan menos de la mitad del área superficial del disco; (4) ocupan la mitad del área superficial del disco; (5) ocupan más de la mitad del área superficial del disco.

93 *Altura de la espira de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) baja (altura menor que el diámetro del disco); (3) moderada (altura hasta 1.5 veces el diámetro del disco).

94 *Corona de la espira*: (0) mesa ausente; (1) borde espinoso regular con abertura central; (2) cruz maltesa.

95 *Largo de espinas en la corona de la mesa*: (0) mesa ausente; (1) disco ausente; (2) proyectadas más allá del disco; (1) no proyectadas más allá del disco.

96 *Otras espículas*: (0) botones; (1) botones semejantes a rosetas; (2) rosetas semejantes a moras; (3) barrotes ramificados semejantes a rosetas; (4) barrotes simples, barrotes ramificados; (5) barrotes con forma de C-X-S; (6) barrotes irregulares semejantes a placas.

97 *Borde de los botones*: (0) botones ausentes; (1) borde uniforme; (2) borde sinuoso; (3) borde aserrado o espinoso.

98 *Rugosidad de los botones*: (0) botones ausentes; (1) lisos; (2) con espinas o abollonados.

99 *Simetría de los botones*: (0) botones ausentes; (1) regulares; (2) irregulares.

100 *Número de hoyos en botones*: (0) botones ausentes; (1) generalmente tres pares o menos; (2) a menudo más de tres pares.

101 *Barrotes ramificados semejantes a rosetas*: (0) ausentes; (1) con puntas gruesas.

102 *Rugosidad de barrotes simples*: (0) barrotes ausentes; (1) lisos; (2) ligeramente rugosos; (3) muy rugosos; (4) con espinas afiladas; (5) con espinas romas; (6) granulados.

103 *Curvatura de barrotes simples*: (0) barrotes ausentes; (1) derechos; (2) curvos.

104 *Perforación de los barrotes*: (0) barrotes ausentes; (1) no perforados; (2) perforados distalmente; (3) perforados distalmente y en el centro; (4) totalmente perforados; (5) totalmente perforados, excepto por el eje central; (5) dos filas de perforaciones.

105 *Barrotes con forma de C-X-S*: (0) ausentes; (1) finos.

106 *Placa terminal*: (0) ausente; (1) hoyos del mismo tamaño; (2) hoyos de diferente tamaño (centrales más grandes); (3) hoyos de diferente tamaño (distribución al azar); (4) hoyos de diferente tamaño (centrales más pequeños).

107 *Placas perforadas*: (0) ausentes; (1) ancha, regular; (1) elongada, regular; (2) pseudoplacas.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE CLOACA

108 *Barrotes*: (0) ausentes; (1) presentes.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE LA PARED PERIANAL DEL CUERPO

109 *Mesas*: (0) ausentes; (1) presentes.

110 *Botones*: (0) ausentes; (1) presentes.

111 *Barrotes*: (0) ausentes; (1) presentes.

112 *Placas*: (0) ausentes; (1) presentes.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE PAPILAS ANALES

113 *Mesas*: (0) ausentes; (1) presentes.

114 *Botones*: (0) ausentes; (1) presentes.

115 *Barrotes*: (0) ausentes; (1) presentes.

116 *Placas*: (0) ausentes; (1) presentes.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE GÓNADAS

117 *Espículas*: (0) ausentes; (1) presentes.

ENSAMBLE DE ESPÍCULAS DE ÁRBOLES RESPIRATORIOS

118 *Espículas*: (0) ausentes; (1) presentes.

ANEXO II SECUENCIAS

A59_Ibadionotus	GAA	TTG	ACT	TAT	CCC	TTT	AAT	GAT	TGG	TGC	TCC	TGA	CAT	GGC	TTT	CCC	CCG	AAT	GAA	CAA	CAT	GAG	TTT	TTG	ATT	AGT
YUC26_Agassizi	A..	C..	A..	AC.	A..	...	A..	A..	G..	T..	T..	A..	A..	...	A..	C..
A35_Hlubrica	A..	A..	G..	C..	A..	AC.	A..	A..	...	A..	T..	A..	T..	...	C..	C..	.C.	C..
A36_Hlubrica	A..	A..	G..	C..	A..	AC.	A..	A..	...	A..	T..	A..	T..	...	C..	C..	.C.	C..
N65_Htheeli	A..	A..	A..	AC.	G..	...	A..	A..	C..	G..	T..	T..	A..	T..	...	C..	C..	.C.	C..
N66_Htheeli	A..	A..	A..	AC.	G..	...	A..	A..	C..	G..	T..	T.T	A..	T..	...	C..	C..	.C.	C..
N69_Htheeli	A..	A..	A..	AC.	G..	...	A..	A..	C..	G..	T..	T..	A..	T..	...	C..	C..	GC.	C..
DEUT08_Hportovallartensis	A..	A..	.T.	A..	A..	AC.	A..	A..	A..	C..	T..	T..	A..	C..C.	G..
A137_Hportovallartensis	A..	A..	.T.	A..	A..	GC.	A..	A..	A..	C..	T..	T..	A..	C..C.	GA.
A136_Hportovallartensis	A..	A..	.T.	A..	A..	GC.	A..	A..	A..	C..	T..	T..	A..	C..C.	G..
A49_Hportovallartensis	A..	A..	.T.	A..	A..	GC.	A..	A..	A..	C..	T..	T..	A..	C..C.	G..
YUC51_Hglaberrima	A..	A..	...	A..	A..	A..	A..	A..	A..	T..	A..	C..	C..	.C.	...
YUC57_Hglaberrima	A..	A..	...	A..	A..	A..	A..	A..	A..	T..	A..	C..	C..	.C.	...
A32_Hinornata	A..	A..	.T.	A..	A..	AC.	A..	...	A..	T..	T..	A..	A..C.	...
A39_Hkefersteini	A..	A..	...	A..	A..	GC.	G..	...	C..	A..	...	A..	T..	T..	T..	A..	C..C.	.A.
A61_Hcinerascens	A..	A..	A..	A..	A..	C..	A..	A..	C..	C..	G..	.A.
A62_Hcinerascens	A..	A..	A..	A..	A..	C..	A..	A..	C..	C..	G..	.A.
G103_Hcinerascens	A..	A..	T..	AC.	A..	A..	C..	A..	A..	C..	C..	G..	.A.
A151_Hcinerascens	A..	A..	...	C..	T..	A..	A..	A..	...	A..	T..	A..	T..	...	C..	C..	G..	.A.
A162_Hcinerascens	A..	A..	T..	A..	A..	A..	...	A..	T..	A..	C..	C..	G..	.A.
A165_Hcinerascens	A..	A..	T..	AC.	A..	A..	...	A..	A..	C..	C..	G..	.A.
G277_Hcinerascens	A..	A..	...	C..	...	C..	A..	A..	C..	A..	T..	T..	A..	C..	C..	G.Y	GA.
A163_Hcinerascens	A..	A..	...	C..	...	C..	A..	A..	C..	A..	T..	T..	A..	C..	C..	G..	GA.
A63_Hparva	A..	A..	AC.	A..	A..	C..	...	T..	A..	T..	...	C..	C..
A65_Hparva	A..	A..	AC.	A..	A..	C..	...	T..	A..	T..	...	C..	C..
A64_Hparva	A..	A..	AC.	A..	A..	C..	...	T..	A..	T..	...	C..	C..
A67_Hbacilla	A..	A..	AC.	A..	A..	...	C..	C..	...	T..	G..	...	A..	T..	...	C..	C..
A68_Hmactanensis	A..	A..	AC.	A..	A..	...	C..	C..	...	T..	A..	T..	...	C..	C..
G120_Hmactanensis	A..	A..	GC.	A..	A..	...	C..	C..	...	T..	A..	T..	...	A..	C..	.C.	...
A69_Hbacilla	A..	A..	AC.	A..	A..	...	C..	C..	...	T..	G..	...	A..	T..	...	C..	C..
A70_Hbacilla	A..	A..	AC.	A..	A..	...	C..	C..	...	T..	G..	...	A..	T..	...	C..	C..
MRAC1832_Hbacilla	A..	A..	AC.	A..	A..	...	C..	C..	...	T..	G..	...	A..	T..	...	C..	A..
N26_Hmactanensis	A..	A..	AC.	A..	A..	...	C..	C..	...	T..	A..	T..	...	C..	C..
MRAC1820_Hbacilla	A..	A..W	...	AC.	A..	A..	...	C..	C..	...	T..	G..	...	A..	T..	...	C..	C..K.
UF8862_Hmactanensis	A..	A..	...	Y..	...	AC.	A..	A..	...	C..	C..	...	T..	A..	T..	...	C..	C..
UF9111_Hmoebii	A..	A..	G..	...	T..	CC.	T..	...	A..	A..	A..	C..	T..	...	C..	T..	T..	G..	...	A..	A..	C..	.C.	...
MHE142_Hzaciae	A..	A..	...	C..	A..	A..	A..	C..	C..	C..	...	T..	A..	C..	C..A.
G150_Hlentiginosa	A..	A..	...	A..	A..	C..	A..	A..	C..	C..	C..	A..	T..	...	Y..	C..	.Y.	.R.
S71_Htubulosa	A..	A..	...	CC.	A..	A..	A..	T..	...	C..	T..	T..	A..	T..	...	C..	C..	G..	.A.
MRAC1830_Hmoebii	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	C..	C..	T..	...	G..	...	A..	A..	C..	.C.	...

A66_Herinaeus	A.. A.. A.. CC. A.. A.. C.. ... T.. A.. T.. ... C.. C..
C125_Herinaeus	A.. A.. A.. CC. A.. A.. C.. ... T.. A.. T.. ... C.. C..
A147_Herinaeus	A.. A.. A.. CC. A.. A.. C.. ... T.. A.. T.. ... C.. C..
N7_Hpoli	C.. A.. G.. C.. A.. AC. A.. ... C.. A.. C.. T.. A..A.
G176_Harenicola	A.. A.. T.. .C. A.. A.. C.. C.. T.. A.. A..C.. .C. ...
S180_Hatra	A.. A.. .T. A.. A.. AC. G.. ... A.. A.. C.. A.. C.. ... T.. A.. A.. C..
G79_Harenicola	A.. A.. ... A.. A.. AC. C.. ... C.. A.. C.. A.. T.. C.. .C. ...
A133_Hcarere	A.. A.. ... C.. T.. AC. C.. G.. C.. A.. T.. A.. C.. C.. .C. C..
A134_Hcarere	A.. A.. ... C.. T.. AC. C.. G.. C.. A.. T.. A.. C.. C.. .C. C..
A135_Hcarere	A.. A.. ... C.. T.. AC. C.. G.. C.. A.. T.. A.. C.. C.. .C. C..
S56_Hedulis	A.. A.. A.. C.. A.. A.. C.. A.. C.. T.. A.. A..C. ...
A58_Hfloridana	A.. A.. ... A.. A.. A.. C.. A.. C.. T.. G.. ... A..W. ... C.. .C. ...
MHE105_Hhilla	A.. C.. ... C.. A.. AC. G.. ... A.. G.. ... A.. C.. ... T.. A.. G.. C.. GC. .A.
S394_Hleucospilota	A.. C.. ... A.. A.. AC. A.. A.. ... A.. C.. ... T.. A.. G.. C.. .C. ...
N364_Hfuscocinerea	A.. C.. ... A.. T.. A.. A.. G.. C.. A.. A.. A.. A.. C..
A48_Hsurinamensis	A.. A.. GT. A.. ... AC. A.. A.. ... A.. T.. A.. T.. ... C.. ... GC. T..
G340_Hsurinamensis	A.. A.. GT. A.. ... AC. A.. A.. ... A.. T.. A.. T.. ... C.. ... GC. T..
N237_Himitans	A.. A.. ... A.. A.. AC. A.. A.. C.. A.. T.. ... C.. T.. A.. C.. .C. T..
A52_Himitans	A.. A.. ... A.. A.. AC. A.. A.. C.. A.. T.. ... C.. T.. A.. C.. C.. .C. T..
A138_Himitans	A.. A.. ... A.. A.. AC. A.. A.. C.. A.. T.. ... C.. T.. A.. C.. C.. .C. T..
N156_Hlanguens	A.. A.. GT. A.. ... CC. A.. A.. C.. A.. C.. ... T.. A.. T.. ... C..C. TA.
N251_Hlanguens	A.. A.. GT. A.. ... CC. A.. A.. C.. A.. C.. ... T.. A.. T.. ... C..C. TA.
S61_Hflavomaculata	A.. A.. .T. A.. A.. AC. A.. A.. ... A.. A.. ... A.. A.. C..C. T..
A142_Hflavomaculata	A.. A.. .T. A.. A.. AC. A.. A.. ... A.. A.. ... A.. A.. C..C. T..
A143_Hflavomaculata	A.. A.. .T. A.. A.. AC. A.. A.. ... A.. A.. ... A.. A.. C..C. T..
S244_Hflavomaculata	A.. C.. .T. A.. A.. AC. A.. A.. C.. A.. A.. T.. A.. A.. C..C. C..
A145_Hflavomaculata	A.. C.. .T. A.. A.. AC. A.. A.. C.. A.. A.. ... A.. A.. C..C. C..
A43_Hpluricuriosa	A.. A.. T.. CC. A.. A.. C.. A.. C.. ... T.. T.. A.. C.. .C. ...
A51_Himpatiens	A.. C.. ... C.. A.. C.. C.. A.. C.. A.. C.. ... G.. G.. ... A.. A.. ... C..C. ...

A59_Ibadionotus	CCC	ACC	CTC	TTT	TAT	TTT	ACT	TTT	AGC	TTC	AGC	TGG	AGT	TGA	GAG	AGG	AGC	CGG	AAC	TGG	ATG	AAC	CAT	TTA	CCC	TCC	
YUC26_Aagassizi	C..	C..	AC.	...	A..	...	A..	T..	...	T..	A..	...	C..	...	A..	C..	...	T..	A..	...	G..	
A35_Hlubrica	C..C.	...	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	...	G..	T..	T..	...	A..	T..	C..	...	C..	
A36_Hlubrica	C..C.	...	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	...	G..	T..	T..	...	A..	T..	C..	...	C..	
N65_Htheeli	C..	C..	CC.	C..	...	W..	...	AR.	A..	G..	A..	C..	T..	C..	
N66_HtheeliG.	C..	C..	CC.	.G.	C..	...	A..	...	A..	A..	G..	A..	C..	T..	...	
N69_Htheeli	C..	C..	CC.	C..	...	A..	...	A..	A..	G..	A..	C..	T..	...	
DEUT08_Hportovallartensis	C..	AC.	...	CC.	...	C..	G..	A..	G..	A..	A..	A..	T..	...	T..	...	
A137_Hportovallartensis	C..	AC.	...	C..	...	C..	G..	A..	G..	A..	A..	A..	T..	...	T..	...	
A136_Hportovallartensis	C..	AC.	...	C..	...	C..	G..	A..	G..	A..	A..	A..	T..	...	T..	...	
A49_Hportovallartensis	AC.	G..	C..	...	C..	G..	A..	G..	A..	A..	A..	T..	...	T..	...	
YUC51_Hglaberrima	C..	C..	AC.	...	C..	...	C..	...	A..	...	A..	A..	A..	C..	T..	...	
YUC57_Hglaberrima	C..	C..	AC.	...	C..	...	C..	...	A..	...	A..	A..	A..	C..	T..	...	
A32_Hinornata	T..	...	C..	A..	...	CC.	C..	C..	...	A..	...	A..	A..	...	C.T	A..	T..	C..	
A39_Hkefersteini	...	T..	...	C..C.	...	C..	...	C..	...	G..	...	A..	A..	...	C.T	A..	...	A..	C..	
A61_Hcinerascens	T..	C..	C..	AC.C.	G..	C..	...	A..	...	A..	A..	...	C..	A..	T..	C..	C..	T..	...	
A62_Hcinerascens	T..	C..	C..	AC.C.	G..	C..	...	A..	...	A..	A..	...	C..	A..	T..	C..	C..	T..	...	
G103_Hcinerascens	T..	C..	C..	AC.C.	G..	C..	...	A..	G..	A..	A..	...	C..	A..	T..	C..	C..	T..	...	
A151_Hcinerascens	T..	C..	C..	AC.C.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	T..	A..	T..	C..	C..	T..	...	
A162_Hcinerascens	T..	C..	C..	AC.C.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	T..	A..	T..	C..	C..	T..	...	
A165_Hcinerascens	T..	C..	C..	AC.C.	G..	C..	...	A..	G..	A..	A..	...	C..	A..	T..	C..	C..	T..	...	
G277_Hcinerascens	T..	G..	T..	C..	...	AC.C.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	C..	A..	T..	C..	...	G..	T..	A..	
A163_Hcinerascens	T..	C..	...	AC.C.	...	C..	...	A..	...	A..	C..	A..	T..	C..	...	G..	T..	A..	
A63_Hparva	T..	T..	...	G..	C..	A..	...	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	T.T	A..	T..	A..	T..	C..	
A65_Hparva	T..	T..	...	G..	C..	A..	...	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	T.T	A..	C..	A..	T..	C..	
A64_Hparva	T..	G..	...	G..	C..	A..	...	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	T.T	A..	T..	A..	T..	
A67_Hbacilla	T..	G..	C..	AC.	...	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	C.T	G..	T..	A..	C..	
A68_Hmactanensis	T..	G..	C..	AC.	...	CC.	...	C..	...	A..	...	G..	A..	...	C.T	G..	T..	A..	C..	
G120_Hmactanensis	T..	G..	C..	AC.	...	CC.	...	C..	...	A..	...	G..	A..	...	C.T	G..	T..	A..	C..	
A69_Hbacilla	T..	G..	C..	AC.	...	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	C.T	G..	T..	A..	C..	
A70_Hbacilla	T..	G..	C..	AC.	...	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	C.T	G..	T..	A..	C..	
MRAC1832_Hbacilla	T..	G..	C..	AC.	...	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	C.T	G..	T..	A..	C..	
N26_Hmactanensis	T..	G..	C..	AC.	...	CC.	...	C..	...	A..	...	G..	A..	...	C.T	G..	T..	A..	C..	
MRAC1820_Hbacilla	T..	G..	C..	AC.	...	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	C.T	G..	T..	A..	C..	
UF8862_Hmactanensis	T..	G..	C..	AC.	...	CC.	...	C..	...	A..	...	G..	A..	...	C.T	G..	T..	A..	C..	
UF9111_Hmoebii	G..	...	AC.	G..	A..	...	A..	A..	...	C.T	A..	...	C..	A..
MHE142_Hzaca	T..	C..	...	C..	...	AC.	T..	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	T..	...	T..	A..	T..	G..	T..	
G150_Hlentiginosa	Y..	W..	...	S..	...	AC.	...	YY.	R..	Y..	...	A..	...	A..	A..	...	Y.Y	W..	W..	M..	W..	...	Y..	W..	Y..	...	
S71_Htubulosa	...	T..	A..	C..	C..	AC.	...	A..	...	C..	G..	A..	...	A..	A..	...	T..	...	T..	A..	C..	T..	...	
MRAC1830_Hmoebii	A..	...	AC.	A..	...	A..	A..	...	C.T	A..	...	C..	A..	
A66_Herinaceus	T..	G..	C..	A..	...	CC.	T..	A..	A..	...	T.T	A..	...	A..	C..	...	T..	...	T..	C..	
C125_Herinaceus	T..	G..	C..	A..	...	CC.	T..	A..	A..	...	T.T	A..	G..	A..	C..	...	T..	...	T..	C..	
A147_Herinaceus	T..	G..	C..	A..	...	CC.	C..	A..	A..	...	T.T	A..	...	A..	C..	...	T..	...	T..	C..	
N7_Hpoli	T..	C..	C..	A..	...	CC.	...	C..	...	A..	...	A..	A..	...	T..	...	C..	A..	G..	A..	T..	...	

G176_Harenicola	T.. C.. A.. C.. ... AC. ... AC. ... C.. C.. A.. C.. A.. G.T A.. T.. ... T.. A..
S180_Hatra A.. C.. C.. A.. ... AC. ... C.. ... A.. ... A.. A.. ... G.. A.. ... A.. C..
G79_Harenicola C.. ... CC. T.. A.. ... C.. ... A.. ... A.. A.. ... T.. T.. ... A.. T.. ... C..
A133_Hcarere	T.. G.. T.. C.. C.. AC. ... A.. A.. G.. A.. A.. ... T.T T.. ... A.. C.. T.. ...
A134_Hcarere	T.. ... T.. C.. C.. AC. ... A.. A.. G.. A.. A.. ... T.T T.. ... A.. C.. T.. ...
A135_Hcarere	T.. ... T.. C.. C.. AC. ... A.. A.. G.. A.. A.. ... T.T T.. ... A.. C.. T.. C..
S56_Hedulis	... T.. T..C. A.. ... A.. A..T G.. T.. A.. T.. C..
A58_Hfloridana WC. ... CC. T.. C.M M.. AS. ..Y A.. A.. ... T.. T.. ... A.. ... G.. T.. ... T.. C..
MHE105_Hhilla C..C. T.. .C. C.. A.. C.. A.. A.. C.. ... A.. ... A.. G.. G.. ... C.. ... C..
S394_Hleucospilota	... T.. ... C.. C.. .C. ... CC. C.. C.. ... G.. G.. A.. A.. T.. T.. A.. T.. ... T.. A.. ...
N364_Hfuscocinerea	... C.. A.. G.. C.. A.. ... A.. ... C.. ... A.. ... A.. A.. A.. ... A.. C.. A.. T.. ...
A48_Hsurinamensis	... C.. A.. ... C.. CC. C.. A.. ... A.. ... A.. ... A.. A.. ... C.T T.. T.. A..
G340_Hsurinamensis	... C.. A.. ... C.. CC. C.. A.. ... A.. ... A.. ... A.. A.. ... C.T T.. C.. A..
N237_Himitans	... T.. A.. C.. ... CC. C.. AC. ... A.. ... A.. G.. A.. A.. ... C.T ... T.. A.. T.. ... T.. ...
A52_Himitans	... T.. A.. C.. ... CC. C.. AC. ... A.. ... A.. G.. A.. A.. ... C.T ... T.. A.. ... G.. T..
A138_Himitans	... T.. A.. C.. ... CC. C.. AC. ... A.. ... A.. G.. A.. A.. ... C.T ... T.. A.. T.. ... T.. ...
N156_Hlanguens	A.. C.. A.. A.. C.. CC. TT. A.. ... A.. ... A.. ... A.. A..T A.. T.. A..
N251_Hlanguens	A.. C.. A.. A.. C.. CC. TT. A.. ... A.. ... A.. ... A.. A..T A.. T.. A..
S61_Hflavomaculata	T.. C.. ... A.. ... C.. ... AC. ... A.. ... A.. T.. G.. A.. ... C.T A.. C.. T.. G..
A142_Hflavomaculata	T.. C.. ... A.. ... C.. ... AC. ... A.. ... A.. C.. A.. A.. ... C.T A.. C.. T.. A..
A143_Hflavomaculata	T.. C.. ... A.. ... C.. ... AC. ... A.. ... A.. C.. A.. A.. ... C.T A.. C.. T.. A..
S244_Hflavomaculata A..C. ... CC. ... A.. ... A.. C.. A.. A.. ... T.. A.. A.. T.. A..
A145_Hflavomaculata A.. ... CC. ... CC. ... A.. ... A.. C.. A.. A.. ... C.. A.. G.. A.. T.. A..
A43_Hpluricuriosa	T.. G.. A.. C.. C.. CC. CT. A.. G.. C.. C.. A.. A.. T.. T.. ... T.. T.. C..
A51_Himpatiens	... C.. T.. A.. C.. .C. T.. A.. T.. C.. C.. A.. G.. A.. T.. ... C.. ... A.. ... T.. ...

	TCT	ATC	TAG	TAA	TAT	AGC	TCA	TGC	GGG	AGG	ATC	TGT	AGA	CTT	AGC	CAT	TTT	TTC	ACT	CCA	CTT	AGC	AGG	TGC	CTC	CTC
A59_Ibadionotus	TCT	ATC	TAG	TAA	TAT	AGC	TCA	TGC	GGG	AGG	ATC	TGT	AGA	CTT	AGC	CAT	TTT	TTC	ACT	CCA	CTT	AGC	AGG	TGC	CTC	CTC
YUC26_Aagassizi	A..	A..	A..	A..C.	...	A..	A..T.	A..	TC.
A35_Hlubrica	A..	A..	C..	C..	T..	G..	...	G..C.	C..	C..	A..	C..	A..	...	A..
A36_Hlubrica	A..	A..	C..	C..	T..	G..	...	G..C.	C..	C..	A..	C..	A..	...	A..
N65_Htheeli	.T.	...	G..	A..	C..	...	C..	...	C..	G..	G..	A..C.	C..	C..	C..	A..	.C.	G..	C..	A..	...	A..
N66_Htheeli	.T.	...	G..	A..	C..	...	C..	...	C..	G..	G..	A..C.	C..	C..	C..	A..	.C.	G..	C..	A..	...	A..
N69_Htheeli	.T.	...	G..	A..	C..	...	C..	...	C..	G..	G..	A..C.	C..	C..	C..	A..	.C.	G..	C..	A..	...	A..
DEUT08_Hportovallartensis	.T.	A..	C..	C..	T..	A..C.	C..	A..	A..	C..	T..	...	T..	...	C..	A..	...	A..
A137_Hportovallartensis	.T.	A..	C..	C..	T..	A..C.	C..	A..	A..	C..	T..	...	T..	...	C..	A..	...	A..
A136_Hportovallartensis	.T.	A..	C..	C..	T..	A..C.	C..	A..	A..	C..	T..	...	T..	...	C..	A..	...	A..
A49_Hportovallartensis	.T.	A..	C..	C..	T..	A..C.	C..	A..	A..	C..	T..	...	T..	...	C..	A..	...	A..
YUC51_Hglaberrima	.T.	...	C..	A..	C..	...	C..	...	C..	A..C.	C..	C..	T..	T..	...	C..	G..	...	G..
YUC57_Hglaberrima	.T.	...	C..	A..	C..	...	C..	...	C..	A..C.	C..	C..	T..	T..	...	C..	G..	...	G..
A32_Hinornata	A..	...	A..	A..	C..	...	C..	C..	C..	...	C..C.	TT.	A..	C..	A..	...	A..
A39_Hkefersteini	A..	A..	C..	...	C..	...	T..	A..C.	C..	T..	C..	...	TT.	A..	TC.	A..	T..	A..
A61_Hcinerascens	C..	A..	C..	C..	A..	C..	C..	G..	...	A..	G..	TC.	C..	C..	A..	C..	G..	T..	...
A62_Hcinerascens	C..	A..	C..	C..	A..	C..	C..	G..	...	G..	G..	.C.	C..	C..	A..	C..	G..	T..	...
G103_Hcinerascens	C..	...	C..	A..	C..	C..	A..	C..	C..	G..	...	A..	G..	.C.	C..	C..	A..	C..	G..	T..	...
A151_Hcinerascens	C..	...	C..	A..	C..	C..	A..	C..	C..	G..	...	A..	G..	.C.	C..	C..	A..	C..	G..	T..	...
A162_Hcinerascens	C..	...	C..	A..	C..	C..	A..	C..	C..	G..	...	A..	G..	.C.	C..	C..	A..	C..	G..	T..	...
A165_Hcinerascens	C..	...	C..	A..	C..	C..	A..	C..	C..	G..	...	A..	G..	.C.	C..	C..	A..	C..	G..	T..	...
G277_Hcinerascens	C..	...	C..	A..	C..	C..	A..	C..	T..	G..	G..	A..	C..	.C.	C..	CT.	A..	T..	...	C..	G..	T..	...
A163_Hcinerascens	C..	...	C..	A..	C..	C..	A..	C..	T..	G..	...	A..	C..	.C.	C..	CT.	A..	C..	G..	T..	...
A63_Hparva	A..	...	C..	A..	C..	T..	A..	C..	T..	...	T..	A..	...	TC.	C..	C..	C..	A..	TC.	...	C..	A..	T..	...
A65_Hparva	A..	G..	C..	A..	C..	T..	A..	C..	T..	...	T..	TC.	C..	C..	C..	A..	TC.	...	C..	A..	T..	...
A64_Hparva	A..	...	C..	A..	C..	T..	A..	C..	T..	...	T..	A..	...	TC.	C..	C..	C..	A..	TC.	...	C..	A..	T..	...
A67_Hbacilla	AT.	A..	C..	C..	G..	C..	T..	...	C..	A..C.	A..	...	C..	A..	TC.	...	T..	G..	T..	...
A68_Hmactanensis	AT.	A..	C..	C..	G..	C..	T..	...	C..	A..C.	A..	...	C..	A..	TC.	...	T..	G..	T..	...
G120_Hmactanensis	AT.	A..	C..	C..	G..	C..	T..	...	C..	A..C.	A..	...	C..	A..	TC.	...	T..	G..	T..	...
A69_Hbacilla	AT.	A..	C..	C..	G..	C..	T..	...	T..	A..C.	A..	...	C..	A..	TC.	...	T..	G..	T..	...
A70_Hbacilla	AT.	A..	C..	C..	G..	C..	T..	...	C..	A..C.	A..	...	C..	A..	TC.	...	T..	G..	T..	...
MRAC1832_Hbacilla	AT.	A..	C..	C..	G..	C..	T..	...	C..	A..C.	A..	...	C..	A..	TC.	...	T..	G..	T..	...
N26_Hmactanensis	AT.	A..	C..	C..	G..	C..	T..	...	T..	A..C.	A..	...	C..	A..	TC.	...	T..	G..	T..	...
MRAC1820_Hbacilla	AT.	A..	C..	C..	G..	C..	T..	...	C..	A..C.	A..	...	C..	A..	TC.	...	T..	G..	T..	...
UF8862_Hmactanensis	AT.	A..	C..	C..	G..	C..	T..	...	C..	A..C.	A..	...	C..	A..	TC.	...	T..	G..	T..	...
UF9111_Hmoebii	C..	A..	C..	...	A..	C..	C..	A..	T..	TC.	G..	TC.	...	T..	G..	...	G..	...
MHE142_Hzaca	C..	A..	C..	C..	C..	C..	C..	A..	T..	.C.	C..	C..	A..	C..	A..	T..	A..
G150_Hlentiginosa	CY.	A..	Y..	M..	M..	Y..	C..	A..	T..	.C.	Y..	Y..	WY.	R..	YC.	...	Y..	A..	Y..	R..
S71_Htubulosa	CT.	...	C..	A..	C..	C..	C..	C..	T..	A..	C..	C..	A..	C..	A..	T..	A..
MRAC1830_Hmoebii	C..	A..	A..	C..	C..	A..	T..	TC.	C..	A..	TC.	...	T..	A..	...	G..
A66_Herinaceus	A..	C..	C..	A..	...	T..	...	C..	A..C.	C..	T..	A..	T..	G..	T..	...
C125_Herinaceus	A..	C..	C..	A..	...	T..	...	C..	A..C.	.R.	C..M	T..	A..	T..	G..	T..	...
A147_Herinaceus	A..	C..	C..	A..	...	T..	...	T..	A..C.	C..	T..	A..	T..	G..	T..	...
N7_Hpoli	C..	...	C..	A..	C..	C..	...	C..	T..	A..	T..	.C.	C..	CT.	A..	.C.	...	C..	A..	T..	T..

G176_Harenicola	C..	A..	C..	...	T..	A..	T..	.C.	C..	C..	TT.	A..	T..	A..	...	T..
S180_Hatra	CT.	...	A..	A..	C..	C..	G..	...	C..	T..	...	C..	C..	A..	.C.	...	C..	G..	...	G..
G79_Harenicola	C..	A..	C..	...	C..	...	C..	A..C.	C..	C..	CT.	A..	.C.	...	C..	...	A..	
A133_Hcarere	A..	...	A..	A..	C..	C..	T..	A..	G..	.C.	C..	T..	A..	.C.	...	C..	G..	T..	G..
A134_Hcarere	A..	...	A..	A..	C..	C..	T..	A..	G..	.C.	C..	T..	A..	.C.	...	C..	G..	T..	G..
A135_Hcarere	A..	...	A..	A..	C..	C..	T..	A..	G..	.C.	C..	T..	A..	.C.	...	C..	G..	T..	G..
S56_Hedulis	A..	...	A..	A..	A..	C..	C..	C..	T..	...	G..	A..	C..	.C.	...	A..	A..	C..	C..	A..	.C.	...	C..	A..	T..	T..
A58_Hfloridana	A..	A..	C..	...	C..	C..	T..	C..C.	...	T..	...	C..	TT.	A..	TC.	A..	T..	A..
MHE105_Hhilla	A..	...	C..	C..	A..	...	C..	...	C..	A..C.	C..	C..	C..	A..	.C.	...	C..	A..
S394_Hleucospilota	C..	...	C..	C..	A..	...	C..	C..	C..	...	G..	C..C.	...	A..	A..	C..	C..	A..	C..	G..
N364_Hfuscocinerea	CT.	...	C..	A..	C..	T..	C..	A..	...	TC.	...	T..	...	C..	T..	A..	TC.	...	T..	A..	...	A..
A48_Hsurinamensis	A..	...	C..	A..	C..	...	C..	C..	C..	C..	.C.	C..	C..	A..	T..	...	C..
G340_Hsurinamensis	A..	...	C..	A..	C..	...	C..	C..	C..	C..	.C.	C..	C..	A..	T..	...	C..
N237_Himitans	A..	...	C..	A..	C..	...	C..	C..	C..	C..	T..	.C.	C..	TT.	A..	C..
A52_Himitans	A..	...	C..	A..	C..	...	C..	C..	C..	C..	T..	.C.	C..	TT.	A..	C..
A138_Himitans	A..	...	C..	A..	C..	...	C..	C..	C..	C..	T..	.C.	C..	TT.	A..	.C.	...	C..
N156_Hlanguens	A..	A..	C..	...	A..	C..	C..	T..	T..	C..	C..	.C.	T..	A..	T..	...	C..
N251_Hlanguens	A..	A..	C..	...	A..	C..	C..	T..	T..	C..	C..	.C.	C..	A..	T..	...	C..
S61_Hflavomaculata	A..	...	A..	A..	C..	...	C..	C..	T..	C..	T..	T..	A..	...	T..	T..	.C.	...	C..
A142_Hflavomaculata	A..	...	A..	A..	C..	...	C..	C..	T..	C..	T..	T..	A..	...	T..	T..	.C.	C..	C..
A143_Hflavomaculata	A..	...	A..	A..	C..	...	C..	C..	T..	C..	T..	T..	A..	...	T..	T..	.C.	C..	C..
S244_Hflavomaculata	A..	...	A..	A..	C..	...	C..	C..	C..	...	T..	C..	C..	.C.	...	T..	T..C.	T..	C..	T..
A145_Hflavomaculata	A..	...	A..	A..	C..	...	C..	C..	C..	...	T..	C..	C..	.C.	...	T..	T..C.	T..	C..	T..
A43_Hpluricuriosa	A..	A..	C..	C..	A..	G..	...	AT.	T..	TC.M.T.	A..	.C.	G..	T..	A..
A51_Himpatiens	...	C..	...	A..	C..	C..	C..	C..	A..	G..	...	A..	...	TC.	C..	...	A..	TC.	...	C..	G..	T..	...

A59_Ibadionotus	AAT	ACT	TGC	CTC	AAT	CAA	CTT	TAT	TAC	AAC	TAT	AAT	AAA	AAT	GCG	AAC	CCC	AGG	TGT	AAC	TTT	TGA	CCG	ATT	GCC	ATT			
YUC26_Agassizi	C..	.T.	A..	A..	A..	C..	T..	T..	T..	.A.	C..C.	C..	.C.			
A35_HlubricaT.	A..	A..	A..	C..	A..	...	A..	C..	A..	T..	C..	C..C.	C..	TC.			
A36_HlubricaT.	A..	A..	A..	C..	A..	...	A..	C..	A..	T..	C..	C..C.	C..	TC.			
N65_HtheeliT.	A..	A..	A..	C..	A..	...	G..	C..	A..	C..	C..C.	C..	.C.			
N66_HtheeliT.	A..	A..	A..	C..	A..	...	G..	C..	A..	C..	C..C.	C..	.C.			
N69_HtheeliT.	A..	A..	A..	C..	A..	...	G..	C..	A..	C..	C..C.	C..	.C.			
DEUT08_Hportovallartensis	A..	T..	...	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	T..	GC.	T..	GC.			
A137_Hportovallartensis	A..	T..	...	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	T..	...	A..	T..	GC.	T..	GC.			
A136_Hportovallartensis	A..	T..	...	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	T..C.	T..	GC.			
A49_Hportovallartensis	A..	T..	...	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	T..	GC.	T..	GC.			
YUC51_Hglaberrima	A..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	G..	C..	C..	GC.	C..	.C.			
YUC57_Hglaberrima	A..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	GC.	C..	.C.			
A32_HinornataT.	A..	A..	A..	...	A..	C..	G..	T..	C..	C..	T..	GC.	T..	...			
A39_Hkefersteini	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	T..	...	C..	T..	TC.	T..	...			
A61_Hcinerascens	...	CT.	A..	A..	T..	C..	A..	...	A..	C..	C..	A..	T..	TC.	C..	.C.		
A62_Hcinerascens	...	CT.	A..	A..	T..	C..	A..	...	A..	C..	A..	T..	TC.	C..	.C.		
G103_Hcinerascens	...	CT.	A..	A..	T..	C..	A..	...	A..	C..	T..	C..	A..	T..	TC.	C..	.C.		
A151_Hcinerascens	...	CT.	A..	A..	T..	C..	A..	...	A..	C..	T..	C..	A..	T..	TC.	C..	.C.		
A162_Hcinerascens	...	CT.	A..	A..	T..	C..	A..	...	A..	C..	T..	C..	A..	T..	TC.	C..	.C.		
A165_Hcinerascens	...	CT.	A..	A..	T..	C..	A..	...	A..	C..	T..	C..	A..	T..	TC.	C..	.C.		
G277_Hcinerascens	G..	CT.	A..	A..	T..	C..	A..	...	A..	C..	C..	A..	T..	CC.	C..	.C.		
A163_Hcinerascens	G..	CT.	A..	A..	T..	C..	A..	...	A..	C..	C..	A..	T..	CC.	C..	.C.		
A63_Hparva	...	T..	A..	...	T..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	...	CC.	C..	.C.	
A65_Hparva	...	T..	A..	...	T..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	...	CC.	C..	.C.	
A64_Hparva	...	T..	A..	...	T..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	...	CC.	T..	.C.	
A67_Hbacilla	...	T..	G..	...	C..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	C..	CC.	T..	...		
A68_Hmactanensis	...	T..	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	C..	CC.	T..	...		
G120_Hmactanensis	...	T..	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	C..	CC.	T..	...		
A69_Hbacilla	...	T..	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	C..	CC.	T..	...		
A70_Hbacilla	...	T..	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	C..	CC.	T..	...		
MRAC1832_Hbacilla	...	T..	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	C..	CC.	T..	...		
N26_Hmactanensis	...	T..	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	C..	CC.	T..	...		
MRAC1820_Hbacilla	...	T..	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	C..	CC.	T..	...		
UF8862_Hmactanensis	...	T..	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	C..	CC.	T..	...		
UF9111_Hmoebii	G..	CT.	A..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	C..	G..	T..	CC.	T..	.C.		
MHE142_Hzacae	A..	T..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	C..C.	C..	.C.		
G150_Hlentiginosa	R..	MY.	A..	W..	...	Y..	A..	...	A..	C..	R..	...	M..	A..	W..	C..	Y..	...	MC.	Y..	.C.	
S71_Htubulosa	A..	T..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	C..	C..	T..	.C.	C..	.C.		
MRAC1830_Hmoebii	G..	.T.	A..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	C..	A..	T..	CC.	T..	.C.		
A66_Herinaceus	...	C..	A..	...	T..	A..	A..	...	A..	C..	T..	C..	C..	C..	...	TC.	T..	...	
C125_Herinaceus	...	C..	A..	...	T..	A..	A..	...	A..	C..S	T..	C..	C..	C..	...	TC.	T..	...
A147_Herinaceus	...	C..	A..	...	T..	A..	A..	...	A..	C..	T..	C..	C..	C..	...	TC.	T..	...	
N7_Hpoli	...	T..	A..	T..	...	T..	A..	...	A..	T..	A..	...	C..	G..	A..	.C.		

G176_Harenicola	A..	C..	A..	...	A..	C..	A..	...	A..	C..	C..C.	T..	.C.		
S180_Hatra	A..	A..	A..	...	A..	...	G..	C..	C..	T..	...	AA.	T..	C..	C..C.	C..	.C.		
G79_Harenicola	...	T..	A..	A..	...	C..	A..	...	A..	C..	T..	...	A..	C..C.	A..	...		
A133_HcarereT.	A..	T..	...	A..	T..	...	A..	...	G..	T..	T..	...	A..	C..	C..C.	T..	...		
A134_HcarereT.	A..	T..	...	A..	T..	...	A..	...	G..	T..	T..	...	A..	C..	C..C.	T..	...		
A135_HcarereT.	A..	T..	...	A..	T..	...	A..	...	G..	T..	T..	...	A..	C..	C..C.	T..	...		
S56_Hedulis	A..	A..	A..	...	A..	...	A..	C..	A..	C..	GC.	A..	.C.		
A58_Hfloridana	A..	A..	...	C..	A..	...	A..	T..	C..C.	T..	.C.		
MHE105_Hhilla	T..	C..	A..	...	C..	A..	A..	C..	AG.	C..	...	C..	A..	C..	A..	C..	TC.	C..	.C.		
S394_Hleucospilota	T..	TT.	G..	A..	...	C..	A..	...	AG.	C..	...	C..	A..	...	C..	CC.	C..	TC.		
N364_Hfuscocinerea	C..	.T.	A..	T..	C..	A..	...	A..	C..	...	T..	A..	C..	...	C..	TC.	T..	.C.		
A48_Hsurinamensis	C..	...	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	T..	A..	...	A..	C..	C..	C..	...	CC.	T..	C..	
G340_Hsurinamensis	C..	...	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	T..	A..	...	A..	C..	C..	C..	...	CC.	T..	C..	
N237_Himitans	T..	...	A..	T..	T..	T..	...	C..	A..	T..	A..	C..	...	C..	A..	...	A..	T..	C..	C..	...	GC.	C..	CC.	
A52_Himitans	T..	...	A..	T..	T..	T..	...	C..	A..	T..	A..	C..	...	C..	A..	...	A..	T..	C..	C..	...	GC.	C..	CC.	
A138_Himitans	T..	...	A..	T..	T..	T..	...	C..	A..	T..	A..	C..	...	C..	A..	...	A..	T..	C..	C..	...	GC.	C..	CC.	
N156_Hlanguens	T..	...	A..	...	C..	A..	A..	C..	A..	T..	G..	A..	...	A..	T..	...	C..	...	GC.	T..	C..
N251_Hlanguens	T..	...	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	C..	A..	T..	G..	A..	...	A..	T..	...	C..	...	GC.	T..	C..
S61_Hflavomaculata	T..	T..	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	T..	A..	...	A..	C..	GC.	A..	CC.	
A142_Hflavomaculata	T..	T..	G..	...	C..	A..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	T..	A..	...	A..	C..C.	A..	CC.	
A143_Hflavomaculata	T..	T..	G..	...	C..	A..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	T..	A..	...	A..	C..C.	A..	CC.	
S244_Hflavomaculata	C..	T..	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	C..	A..	...	A..	T..	C..C.	A..	T..	
A145_Hflavomaculata	C..	C..	A..	...	C..	A..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	C..	A..	...	A..	T..	C..	TC.	A..	T..	
A43_Hpluricuriosa	A..	A..	A..	...	A..	C..	T..	G..	C..C.	A..	...	
A51_Himpatiens	G..	...	G..	A..	...	C..	A..	G..	...	T..	T..	C..	T..	...	A..	C..	A..	GC.	T..	T..	

	ATT	TGT	TTG	ATC	AGT	CTT	TAT	TAC	AGC	ATT	TCT	TTT	ATT	ACT	TAG	ACT	ACC	GGT	TCT	TGC	AGG	GGC	TAT	AAC	TAT	GCT
A59_Ibadionotus	...	C..	A..	G..	C..	A..	...	C..	GC.	...	A..	C..	T..	A..	A..	A..	C..	A..	...
YUC26_Agassizi	T..	C..	A..	C..	GC.	.C.	C..	A..	C..	...	G..	A..	...	A..	...
A35_Hlubrica	T..	C..	A..	C..	GC.	.C.	CT.	A..	C..	...	A..	A..	...	A..	...
A36_Hlubrica	...	C..	C..	A..	C..	CC.	.C.	CT.	A..	C..	C..	A..	A..	...	A..	...	
N65_Htheeli	...	C..	C..	A..	C..	CC.	.C.	CT.	A..	C..	C..	A..	A..	...	A..	...	
N66_Htheeli	...	C..	C..	A..	C..	CC.	.C.	CT.	A..	C..	C..	A..	A..	...	A..	...	
N69_Htheeli	...	C..	C..	A..	C..	CC.	.C.	CT.	A..	C..	C..	A..	A..	...	A..	...	
DEUT08_Hportovallartensis	...	C..	...	C..	T..	C..	A..	C..	CC.	TC.	C..	A..	C..	C..	A..	...	T..	A..	C..	A..	...	
A137_Hportovallartensis	...	C..	...	C..	T..	C..	A..	C..	CC.	TC.	C..	A..	G..	...	T..	C..	A..	...	T..	A..	C..	A..	...	
A136_Hportovallartensis	...	C..	...	C..	T..	C..	A..	C..	CC.	TC.	C..	A..	G..	...	T..	C..	A..	...	T..	A..	C..	A..	...	
A49_Hportovallartensis	...	C..	...	C..	T..	C..	A..	C..	CC.	TC.	C..	A..	G..	...	T..	C..	A..	...	T..	A..	C..	A..	...	
YUC51_Hglaberrima	...	C..	C..	...	C..	T..	C..	A..	AC.	TC.	G..	G..	G..	...	C..	.T.	A..	...	A..	A..	C..	A..	...	
YUC57_Hglaberrima	...	C..	C..	...	C..	T..	C..	A..	AC.	TC.	G..	G..	G..	...	C..	.T.	A..	...	A..	A..	C..	A..	...	
A32_Hinornata	T..	C..	A..	C..	.C.	CC.	T..	A..	C..	.T.	A..	G..	...	A..	C..	A..	...
A39_Hkefersteini	...	C..	C..	...	C..	...	A..	T..	G..	C..	.C.	CC.	T..	C..	.T.	...	A..	...	G..	...	A..	A..	C..	A..	...	
A61_Hcinerascens	G..	C..	A..	G..	C..	A..	C..	A..	CC.	CC.	C..	C..	C..	A..	...	A..	A..	...	A..	...
A62_Hcinerascens	G..	C..	A..	R..	C..	MY.	C..	A..	CC.	CC.	C..	C..	C..	A..	...	A..	A..	...	A..	...
G103_Hcinerascens	...	C..	A..	G..	C..	A..	C..	A..	C..	.C.	T..	C..	C..	A..	...	A..	A..	...	A..	...	
A151_Hcinerascens	...	C..	A..	G..	C..	A..	C..	A..	C..	.C.	TA.	C..	C..	A..	...	A..	A..	...	A..	...	
A162_Hcinerascens	...	C..	A..	G..	C..	A..	C..	A..	C..	.C.	TC.	C..	C..	A..	...	A..	A..	...	A..	...	
A165_Hcinerascens	...	C..	A..	G..	C..	A..	C..	A..	C..	.C.	T..	C..	C..	A..	...	A..	A..	...	A..	...	
G277_Hcinerascens	...	C..	A..	...	C..	...	C..	A..	C..	CC.	CC.	T..	C..	C..	A..	...	A..	A..	...	A..	...
A163_Hcinerascens	...	C..	A..	...	C..	.C.	C..	A..	C..	.C.	CC.	T..	C..	C..	A..	...	A..	A..	...	A..	...
A63_Hparva	...	C..	G..	G..	T..	A..	C..	CC.	CC.	...	A..	...	T..	T..	AT.	A..	C..	...	A..	...	A..	...
A65_Hparva	...	C..	G..	G..	T..	A..	C..	CC.	CC.	...	A..	...	T..	T..	AT.	A..	C..	...	A..	...	A..	...
A64_Hparva	...	C..	A..	G..	T..	A..	C..	CC.	CC.	...	A..	...	T..	T..	AT.	A..	C..	A..	A..	...	A..	...
A67_Hbacilla	A..	G..	C..	A..C.	CC.	G..	A..	...	T..	T..	AT.	A..	T..	A..	A..	...	A..	...
A68_Hmactanensis	A..	G..	C..	A..	C..	.C.	CC.	...	A..	...	T..	C..	AT.	A..	T..	A..	A..	...	A..	...
G120_Hmactanensis	A..	G..	C..	A..	C..	.C.	CY.	...	A..	...	T..	C..	AT.	A..	T..	A..	A..	...	A..	...
A69_Hbacilla	A..	G..	C..	A..C.	CC.	G..	A..	...	T..	C..	AT.	A..	T..	A..	A..	...	A..	...
A70_Hbacilla	A..	G..	C..	A..C.	CC.	G..	A..	...	T..	C..	AT.	A..	T..	A..	A..	...	A..	...
MRAC1832_Hbacilla	A..	G..	C..	A..C.	CC.	G..	A..	...	T..	T..	AT.	A..	T..	A..	A..	...	A..	...
N26_Hmactanensis	A..	G..	C..	A..	C..	.C.	CC.	...	A..	...	T..	A..	AT.	A..	T..	A..	A..	...	A..	...
MRAC1820_Hbacilla	A..	G..	C..	A..C.	CC.	G..	A..	...	T..	C..	AT.	A..	T..	A..	A..	...	A..	...
UF8862_Hmactanensis	A..	G..	C..	A..	C..	.C.	CC.	...	A..	...	T..	C..	AT.	A..	T..	A..	A..	...	A..	...
UF9111_Hmoebii	G..	...	A..	G..	C..	T..	C..	C..	C..	.C.	C..	T..	C..	A..	G..	...	G..	...	G..	...
MHE142_Hzaca	A..	...	C..	T..	C..	A..	...	G..	C..	CC.	C..	C..	A..	.T.	A..	...	A..	A..	...	A..	...
G150_Hlentiginosa	R..	...	A..	R..	C..	T..	C..	M..	C..	YC.	C..	R..	W..	W..	YY.	A..	R..	...	R..	...	R..	...
S71_Htubulosa	...	C..	G..	...	C..	...	C..	A..	...	C..	C..	.C.	C..	T..	A..	...	A..	...	A..	A..	...	A..	...
MRAC1830_Hmoebii	G..	...	A..	G..	C..	T..	C..	C..	C..	CC.	C..	G..	T..	C..	A..	G..	...	G..	...	G..	...
A66_Herinaceus	...	C..	A..	...	T..	A..C.	TC.	C..	A..	...	T..	C..	...	A..	C..	A..	G..	...	G..	...
C125_Herinaceus	...	CA.	A..	...	T..	A..C.	TC.	C..	A..	.M.	T..	C..	...	A..	C..	A..	G..	...	A..	...
A147_Herinaceus	...	C..	A..	...	T..	A..C.	TC.	C..	A..	...	T..	C..	...	A..	C..	A..	G..	...	A..	...
N7_Hpoli	A..	...	C..	T..	C..	A..	...	G..	C..	AC.	.C.	T..	A..	A..	G..	...	A..	A..	...	A..	...

G176_Harenicola	...	C..	A..	G..	C..	A..	C..	A..	T..	CC.	TC.	...	C..	...	C..	A..	...	A..	...	A..	...	A..	...	A..	...	A..T.	
S180_Hatra	A..	T..	C..	A..	CC.	C..	C..	C..	A..	G..	...	A..	...	A..	...	C..	A..		
G79_Harenicola	...	C..	A..	...	T..	A..	C..	C..	C..	.C.	CC.	...	C..	...	G..	A..	AT.	A..	G..	A..	...	A..	...	A..	...	A..	
A133_Hcarere	G..	G..	C..	C..	...	G..	...	C..	.C.	CT.	A..	...	T..	G..	C..	.T.	A..	...	A..	...	A..	...	A..	...	T..
A134_Hcarere	G..	G..	C..	C..	...	G..	...	C..	.C.	CT.	A..	...	T..	G..	C..	.T.	A..	...	A..	...	A..	...	A..	...	T..
A135_Hcarere	G..	G..	C..	C..	...	G..	...	C..	.C.	CT.	A..	...	T..	G..	C..	.T.	A..	...	A..	...	A..	...	A..	...	T..
S56_Hedulis	...	C..	G..	G..	T..	...	C..	A..	G..C.	TC.	T..	C..	A..	A..	...	C..	A..		
A58_Hfloridana	A..	...	C..	A..	...	A..	AC.	.C.	T..	A..	C..	...	A..	...	A..	...	A..	...	C..	A..	
MHE105_Hhilla	C..	A..	C..	.C.	CC.	C..	A..	...	C..	A..	C..	A..	A..	...	A..	...	T..	C..	
S394_Hleucospilota	...	C..	C..	G..	C..	A..	C..	.C.	TC.	C..	A..	A..	A..	A..	...	A..	...	A..	...	A..	...	A..T.	
N364_Hfuscocinerea	...	C..	C..	A..	C..	A..	...	T..	C..	.C.	.C.	C..	A..	C..	A..	A..	T..	A..	...	A..	...	C..	A..	
A48_Hsurinamensis	C..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	C..	CC.	.C.	...	A..	...	C..	A..	A..	A..	C..	A..	...	A..	...	A..	...	T..	A..
G340_Hsurinamensis	C..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	C..	CC.	.C.	...	A..	...	C..	A..	A..	A..	C..	A..	...	A..	...	A..	...	T..	A..
N237_Himitans	C..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	C..	CC.	CC.	.T.	A..	...	C..	A..	A..	A..	C..	A..	...	A..	...	A..	...	T..	A..
A52_Himitans	...	C..	C..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	C..	CC.	CC.	.T.	A..	...	C..	A..	A..	A..	C..	A..	...	A..	...	A..	...	TW.	A..
A138_Himitans	...	C..	C..	...	C..	A..	C..	A..	C..	...	C..	CC.	CC.	.T.	A..	...	C..	A..	A..	A..	C..	A..	...	A..	...	A..	...	T..	A..
N156_Hlanguens	...	C..	C..	A..	C..	A..	C..	AC.	CC.	G..	A..	...	C..	A..	A..	A..	C..	A..	...	G..	...	C..	A..T.
N251_Hlanguens	...	C..	C..	...	C..	A..	C..	A..	C..	AC.	CC.	G..	A..	...	C..	A..	A..	A..	T..	A..	...	G..	...	C..	A..T.
S61_Hflavomaculata	...	C..	C..	A..	C..	A..	C..	...	C..	C..	.C.	TT.	A..	...	T..	A..	CT.	A..	C..	A..	...	A..	...	C..	A..
A142_Hflavomaculata	...	C..	C..	A..	...	A..	C..	C..	.C.	TT.	A..	...	T..	A..	CT.	A..	T..	A..	...	A..	...	C..	A..
A143_Hflavomaculata	...	C..	C..	A..	...	A..	C..	...	C..	C..	.C.	TT.	A..	...	T..	A..	CT.	A..	T..	A..	...	A..	...	C..	A..
S244_Hflavomaculata	...	C..	...	G..	A..	C..	...	C..	CC.	.C.	C..	A..	...	T..	A..	AT.	A..	T..	A..	...	A..	...	A..	...	T..	A..
A145_Hflavomaculata	...	C..	A..	C..	CC.	.C.	C..	A..	...	T..	A..	.T.	A..	T..	A..	...	A..	...	A..	...	T..	A..
A43_Hpluricuriosa	A..	G..	...	A..	...	C..C.	CC.	T..	A..	...	G..	T..	A..	A..	G..	A..	...	T..	...	A..T.
A51_Himpatiens	...	C..	A..	...	T..	T..	...	A..	CC.	.C.	T..	A..	...	T..	C..	C..	A..	A..	...	A..	...	T..

	TCT	TAC	AGA	CCG	AAA	AAT	AAA	AAC	AAC	TTT	TTT	TGA	TCC	AGC	TGG	AGG	AGG	AGA	CCC	TAT	ATT	ATT	CCA	ACA	CCT	CTT
A59_Ibadionotus	A..	A..	...	T..	...	C..	C..	C..	...	C..	...	G..	...	T..	A..	.C.	A..
YUC26_Agassizi	C..	A..	C..	...	T..	C..	A..	C..	C..	...	T..	C..	T..	A..	CC.	G..	T..T.	A..
A35_Hlubrica	C..	A..	C..	...	T..	C..	A..	C..	C..	...	T..	C..	T..	A..	CC.	...	T..T.	A..
A36_Hlubrica	CT.	A..	T..	C..	A..	C..	C..	C..	T..	...	CC.	G..	TT.	A..
N65_Htheeli	CT.	A..	T..	C..	A..	C..	C..	C..	T..	...	CC.	G..	TT.	A..
N66_Htheeli	CT.	A..	T..	C..	A..	C..	C..	C..	T..	...	CC.	G..	TT.	A..
N69_Htheeli	CT.	A..	T..	...	T..	C..	G..	C..	C..	C..	T..	...	CC.	G..	TT.	A..
DEUT08_Hportovallartensis	.T.	A..	T..	T..	...	T..	C..	C..	C..	T..	A..
A137_Hportovallartensis	.T.	A..	T..	T..	...	T..	C..	T..	C..	T..	A..
A136_Hportovallartensis	.T.	A..	T..	T..	...	T..	C..	T..	C..	T..	A..
A49_Hportovallartensis	.T.	A..	T..	T..	...	C..	C..	T..	C..	T..	A..
YUC51_Hglaberrima	CT.	A..	C..	T..	G..	T..	A..	T..	T..	A..
YUC57_Hglaberrima	CT.	A..	C..	T..	G..	T..	G..	...	A..	T..	T..	A..
A32_Hinornata	C..	A..	C..	C..	T..	C..	C..	T..	C..	G..	C..	.C.	...	T..	T..	...
A39_Hkefersteini	CT.	A..	T..	C..	C..	...	C..	T..C.	...	T..	G..
A61_Hcinerascens	CT.	A..	C..	...	G..	C..	...	T..	C..	A..	C..	C..	C..	T..	T..C.	T..	...
A62_Hcinerascens	CT.	A..	C..	...	G..	C..	...	T..	C..	A..	C..	C..	C..	T..	T..C.	T..	...
G103_Hcinerascens	CT.	A..	C..	...	G..	C..	...	T..	C..	A..	C..	C..	C..	T..	T..	C..	.C.	T..	...
A151_Hcinerascens	CT.	A..	C..	...	G..	C..	...	T..	T..	A..	C..	C..	C..	T..	T..	C..	.C.	T..	...
A162_Hcinerascens	CT.	A..	C..	...	G..	C..	...	T..	C..	A..	C..	C..	C..	T..	T..	C..	.C.	T..	...
A165_Hcinerascens	CT.	A..	C..	...	G..	C..	...	T..	C..	A..	C..	C..	C..	T..	T..	C..	.C.	T..	...
G277_Hcinerascens	CT.	A..	C..	...	G..	C..	C..	A..	C..	T..	T..	T..	...
A163_Hcinerascens	CT.	A..	C..	...	G..	C..	C..	A..	T..	T..	T..	...
A63_Hparva	C..	A..	C..	C..	C..	C..	T..	C..	C..	.C.	...	T..	A..	...
A65_Hparva	C..	A..	C..	C..	C..	C..	T..	C..	C..	.C.	...	T..	A..	...
A64_Hparva	CT.	A..	C..	C..	C..	C..	T..	C..	C..	.C.	...	T..	A..	...
A67_Hbacilla	CT.	A..	C..	C..	C..	C..	...	C..	C..	C..	G..	...	C..	CC.	T..	A..
A68_Hmactanensis	CT.	A..	C..	C..	C..	C..	...	C..	C..	C..	G..	...	C..	CC.	T..	A..
G120_Hmactanensis	CT.	A..	C..	C..	C..	C..	...	C..	C..	C..	G..	...	C..	CC.	T..	A..
A69_Hbacilla	CT.	A..	C..	C..	C..	C..	...	C..	C..	C..	G..	...	C..	CC.	T..	A..
A70_Hbacilla	CT.	A..	C..	C..	C..	C..	...	C..	C..	C..	G..	...	C..	CC.	T..	A..
MRAC1832_Hbacilla	CT.	A..	C..	C..	C..	C..	...	C..	C..	C..	G..	...	C..	CC.	T..	A..
N26_Hmactanensis	CT.	A..	C..	C..	C..	C..	...	C..	C..	C..	G..	...	C..	CC.	T..	A..
MRAC1820_Hbacilla	CT.	A..	C..	C..	C..	C..	...	C..	C..	C..	G..	...	C..	CC.	T..	A..
UF8862_Hmactanensis	CT.	A..	C..	C..	C..	C..	...	C..	C..	C..	G..	...	C..	CC.	T..	A..
UF9111_Hmoebii	...	A..	C..	C..	T..	A..	C..	...	C..	C..	C..	G..	C..	TC.	C..
MHE142_Hzaciae	CT.	A..	C..	T..	C..	C..	C..	C..	C..	C..	C..
G150_Hlentiginosa	YY.	A..	C..	Y..	W..	M..	C..	Y..	C..	C..	Y..	Y..	WY.	M..	Y..	...
S71_Htubulosa	CT.	A..	C..	C..	C..	C..	C..	C..	C..	T..	T..	...
MRAC1830_Hmoebii	...	A..	C..	C..	T..	A..	C..	...	C..	C..	C..	G..	C..	TC.	G..	T..	...
A66_Herinaceus	.T.	A..	C..	C..	C..	C..	C..	C..	C..	T..	C..	.C.	...	T..	...	T..	A..
C125_Herinaceus	.T.	A..	C..	C..	C..	C..	C..	C..	C..	T..	C..	.C.	...	T..	...	T..	A..
A147_Herinaceus	.T.	A..	C..	C..	C..	C..	C..	C..	C..	T..	C..	.C.	...	T..	...	T..	A..
N7_Hpoli	C..	...	T..	T..	G..	C..	C..	...	C..	T..	C..	T..	...	T..	A..	...

G176_Harenicola	GT. A.. C.. ... T.. C.. C.. C.. C.. A.. .C. A..
S180_Hatra	AT. A.. C.. ... CG. C.. C.. C.. T..C. ... T.. ... T.. A..
G79_Harenicola	C.. A.. T.. ... T.. C.. C.. ... C.. T.. C.. G.. C.. CC. ... T..T. G..
A133_Hcarere	C.. G.. T.. ... T.. A.. ... C.. C.. ... C.. ... G.. C.. T.. G.. ... G.. ... A..
A134_Hcarere	C.. G.. T.. ... T.. A.. ... C.. C.. ... C.. ... G.. C.. T.. G.. ... G.. ... A..
A135_Hcarere	C.. G.. T.. ... T.. A.. ... C.. C.. ... C.. ... G.. C.. T.. G.. A..
S56_Hedulis	.T. A.. T.. ... C.. C.. C.. C.. C.. C.. ... C.. C.. C.. ... T.. ... T.. ...
A58_Hfloridana	C.. A.. C.. T.. T.. T.. T.. A.. C.. ... C.. G.. T.. A.. .C.
MHE105_Hhilla	AT. A.. C.. ... T.. C.. G.. C.. C.. C.. C.. T.. A.. CC. A..
S394_Hleucospilota	G.. A.. C.. ... C.. ... C.. ... C.. C.. C.. C.. C.. A.. G.. T..C. A..
N364_Hfuscocinerea	A.. A.. C.. ... C.. C.. C.. C.. ... C.. A.. ... C.. ... T.. C.. A..
A48_Hsurinamensis	A.. A.. ... T.. T.. .G. C.. C.. C.. A.. A.. C.. G.. A..
G340_Hsurinamensis	A.. A.. ... T.. T.. .G. C.. C.. C.. A.. A.. C.. A..
N237_Himitans	A.. A.. ... T.. T.. CG. C.. C.. C.. C.. C.. A.. C.. C.. ... T.. A..
A52_Himitans	A.. A.. ... T.. T.. CG. C.. Y.. C.. C.. C.. A.. C.. C.. ... T.. A..
A138_Himitans	A.. A.. ... T.. T.. CG. C.. C.. C.. C.. C.. A.. C.. C.. ... T.. A..
N156_Hlanguens	AT. A.. ... T.. CG. C.. C.. C.. A.. T.. A.. TC. A..
N251_Hlanguens	AT. G.. ... T.. CG. C.. C.. C.. A.. T.. A.. CC. A..
S61_Hflavomaculata	AT. A.. C.. T.. T.. C.. G.. ... C.. ... C.. C.. A.. ... G.. CC. A..
A142_Hflavomaculata	AT. A.. C.. T.. T.. C.. G.. ... C.. ... C.. C.. A.. CC. A..
A143_Hflavomaculata	AT. A.. C.. T.. T.. C.. G.. ... C.. ... C.. C.. A.. C.. CC. A..
S244_Hflavomaculata	A.. A.. C.. ... T.. C.. C.. A.. G.. T.. A.. TC. A..
A145_Hflavomaculata	A.. A.. C.. ... T.. C.. C.. A.. T.. A.. TC. A..
A43_Hpluricuriosa	AT. A.. C..G. C.. A.. C.. ... C.. C.. AS. C.. .C. ... T.. G.. ... A..
A51_Himpatiens	A.. A.. ... C.. CG. T.. A.. ... C.. C.. T.. A.. ... T.. C.. ... T.. A..

	CTG	ATT	TTT	TGG	CCA	TCC	AGA	AGT	TTA	TAT	CCT	TAT	TCT	TCC	AGG	ATT	TGG	TAT	GAT	TTC	TCA	CGT	AAT	TGC	TCA	CTA
A59_Ibadionotus	C..	...	A..	T..	...	AT.	G..	C..	A..	...	A..	A..	T..	...	A..	C..	...
YUC26_Aagassizi	...	G..	C..	C..	A..	A..	...	T..	...	AT.	A..	C..	C..	C..	A..	...	A..	C..	...	G..	A..	C..	...
A35_Hlubrica	...	G..	...	C..	A..	A..	...	T..	...	AT.	A..	C..	C..	C..	A..	...	A..	C..	...	G..	A..	C..	...
A36_Hlubrica	...	G..	...	C..	A..	A..	...	T..	...	AT.	A..	C..	C..	C..	A..	...	A..	C..	...	G..	A..	C..	...
N65_Htheeli	T..	G..	C..	C..	A..	A..	...	T..	...	A..	A..	C..	T..	C..	A..	...	A..	C..	A..	C..	...
N66_Htheeli	T..	G..	C..	C..	A..	A..	...	T..	...	A..	A..	C..	T..	C..	GT.	...	A..	C..	A..	C..	...
N69_Htheeli	T..	G..	C..	C..	A..	A..	...	T..	...	A..	A..	C..	T..	C..	A..	...	A..	C..	A..	C..	...
DEUT08_Hportovallartensis	T..	G..	...	C..	A..	C..	C..	C..	...	A..	C..	A..	...	G..	C..	A..	...	C..	C..	A..
A137_Hportovallartensis	T..	G..	...	C..	A..	C..	C..	C..	...	A..	C..	A..	...	G..	C..	A..	...	C..	C..	A..
A136_Hportovallartensis	T..	G..	...	C..	A..	C..	C..	C..	...	A..	C..	A..	...	G..	C..	A..	...	C..	C..	A..
A49_Hportovallartensis	T..	G..	...	C..	A..	C..	C..	C..	...	A..	C..	A..	...	G..	C..	A..	...	C..	C..	A..
YUC51_Hglaberrima	...	G..	C..	C..	G..	C..	A..	...	A..	A..	.T.	A..	A..	A..
YUC57_Hglaberrima	...	G..	C..	C..	G..	C..	A..	...	A..	A..	.T.	A..	A..	A..
A32_Hinornata	C..	...	A..	G..	C..	...	T..	C..	...	A..	...	G..	...	A..	...	A..	C..	A..	C..	T..
A39_Hkefersteini	T..	...	C..	C..	A..	C..	C..	C..	T..	T..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..	C..	...
A61_Hcinerascens	T..	G..	A..	A..	...	T..	...	C..	A..	...	G..	...	A..	...	A..	C..	C..	...
A62_Hcinerascens	T..	G..	A..	...	G..	...	A..	C..	T..	...	C..	A..	...	G..	...	A..	...	A..	C..	C..	...
G103_Hcinerascens	...	G..	A..	A..	...	T..	...	C..	A..	...	G..	...	A..	...	A..	C..	C..	...
A151_Hcinerascens	...	G..	A..	A..	...	T..	...	C..	A..	...	G..	...	A..	...	A..	C..
A162_Hcinerascens	...	G..	A..	A..	...	T..	...	C..	A..	...	G..	...	A..	...	A..	C..
A165_Hcinerascens	...	G..	A..	A..	...	T..	...	C..	A..	...	G..	...	A..	...	A..	C..	C..
G277_Hcinerascens	T..	A..	A..	...	T..	C..	...	A..	C..	A..	...	A..	C..	...	G..	...	C..	...
A163_Hcinerascens	T..	A..	A..	...	T..	A..	C..	A..	...	A..	C..	...	G..	...	C..	...
A63_Hparva	...	G..	T..	C..	A..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	C..	...
A65_Hparva	...	G..	T..	C..	A..	A..	...	A..	C..	A..	C..	T..	...	C..	C..	...
A64_Hparva	...	G..	T..	C..	A..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	C..	...
A67_Hbacilla	...	G..	C..	A..	...	T..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	C..	...
A68_Hmactanensis	...	G..	C..	A..	...	T..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	C..	...
G120_Hmactanensis	...	G..	C..	A..	...	T..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	C..	...
A69_Hbacilla	...	G..	C..	A..	...	T..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	C..	...
A70_Hbacilla	...	G..	C..	A..	...	T..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	C..	...
MRAC1832_Hbacilla	...	G..	C..	A..	...	T..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	C..	...
N26_Hmactanensis	...	G..	C..	A..	...	T..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	C..	...
MRAC1820_Hbacilla	...	G..	A..	...	T..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	C..	...
UF8862_Hmactanensis	...	G..	C..	A..	...	T..	A..	...	A..	C..	A..	C..	C..	C..	...
UF9111_Hmoebii	...	G..	A..	C..	C..	C..	A..	...	C..	G..	C..	A..	...	A..	C..	C..	C..	...
MHE142_Hzaciae	...	G..	A..	C..	C..	C..	A..	C..	...	C..	A..	...	A..	C..	...	G..	C..	C..	...
G150_Hlentiginosa	...	R..	R.W	Y..	C..	C..	M..	W..	C.W	W..	K..	...	C..	A..	...	A..	C..	...	R..	C..	C..	...
S71_Htubulosa	...	G..	A..	C..	C..	...	A..	C..	A..	T..	G..	C..	A..	...	A..	C..	A..	C..	T..
MRAC1830_Hmoebii	...	G..	G..	C..	C..	C..	A..	...	C..	G..	C..	A..	...	A..	C..	C..	C..	...
A66_Herinaceus	C..	G..	C..	C..	C..	...	C..	C..	A..	C..	G..	C..	C..	...	T..
C125_Herinaceus	M..	C..	G..	C..	C..	C..	...	C..	C..	A..	C..	G..	C..	C..	...	T..
A147_Herinaceus	C..	G..	C..	C..	C..	...	C..	C..	A..	C..	G..	C..	C..	...	T..
N7_Hpoli	...	G..	C..	C..	...	G..	A..	...	T..	...	C..	A..	...	G..	C..	A..	...	C..	C..	C..	C..	...

G176_Harenicola	C..	...	T..	C..	C..	...	T..	A..	C..	G..	...	A..	C..	A..
S180_Hatra	C..	C..	A..	C..	C..	C..	A..	A..	C..	A..	...	A..	A..	C..	...
G79_Harenicola	T..	...	C..	...	A..	C..	C..	.T.	A..	C..	...	T..	...	C..	A..	...	A..	C..	A..
A133_Hcarere	A..	C..	C..	C..	...	C..	.T.	A..	T..	G..	C..	A..	...	A..	A..
A134_Hcarere	A..	C..	C..	C..	...	C..	.T.	A..	T..	G..	C..	A..	...	A..	A..
A135_Hcarere	A..	C..	C..	C..	...	C..	.T.	A..	T..	G..	C..	A..	...	A..	A..
S56_Hedulis	C..	A..	C..	T..	A..	C..	T..	C..	A..	...	A..	C..	...	G..	C..	C..	...
A58_Hfloridana	C..	C..	A..	C..	...	C..	...	A..	C..	...	C..	A..	...	A..	C..	T..	...	A..	...	T..
MHE105_Hhilla	C..	C..	...	C..	C..	C..	T..	A..	...	T..	C..	A..	...	C..	C..	...	C..	A..	C..	...
S394_Hleucospilota	T..	...	C..	C..	T..	C..	C..	...	AT.	A..	C..	G..	...	C..	C..	A..	...	A..	C..	A..	C..	...
N364_Hfuscocinerea	T..	G..	T..	C..	C..	C..	...	A..	.T.	A..	...	G..	C..	A..	...	C..	C..	...	C..	A..	...	T..
A48_Hsurinamensis	T..	A..	C..	C..	C..	...	A..	C..	C..	C..	...	C..	A..	C..	C..
G340_Hsurinamensis	T..	A..	C..	C..	C..	...	A..	C..	C..	C..	...	C..	A..	C..	C..
N237_Himitans	T..	T..	C..	C..	T..	A..	T..	T..	C..	A..	C..	C..	C..	...
A52_Himitans	T..	T..	C..	C..	T..	A..	T..	T..	Y..	A..	C..	C..	C..	...
A138_Himitans	T..	T..	C..	C..	T..	A..	T..	T..	C..	A..	C..	C..	C..	...
N156_Hlanguens	C..	A..	C..	G..	C..	...	A..	C..	A..	G..	C..
N251_Hlanguens	C..	A..	C..	G..	C..	.Y.	A..	C..	A..	G..	C..
S61_Hflavomaculata	C..	C..	A..	C..	C..	C..	...	A..	A..	A..	A..	A..	C..	...	G..	C..
A142_Hflavomaculata	C..	C..	A..	C..	C..	C..	...	A..	A..	A..	A..	A..	C..	...	C..	C..
A143_Hflavomaculata	C..	C..	A..	C..	C..	C..	...	A..	A..	A..	A..	A..	C..	...	G..	C..
S244_Hflavomaculata	T..	A..	A..	...	T..	G..	A..	G..	C..	A..	...	A..	C..	C..	...
A145_Hflavomaculata	T..	A..	C..	C..	T..	G..	A..	A..	C..	A..	...	A..	C..	C..	...
A43_Hpluricuriosa	...	G..	A..	C..	A..	C..	T..	...	C..	A..	C..	A..	...	C..	G..	A..	A..	Y..
A51_Himpatiens	C..	...	G..	C..	A..	...	T..	...	CT.	A..	A..	G..	Y..	...	A..

	TAG	AGG	TAA	GCA	AGA	ACC	CTT	TGG	TTA	CTT	AGG	AAT	GGT	TTA	TGC	TAT	GGT	AGC	CAT	AGG	AAT	CCT	AGG	ATT	CCT	TGT
A59_Ibadionotus	C..	...	A..	A..	...	A..	T..	A..	A.	AT.	...	C..	T..	A..
YUC26_Agassizi	A..	A..	...	A..	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..T.	T..	A..
A35_Hlubrica	A..	A..	...	A..	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..T.	T..	A..
A36_Hlubrica	A..	A..	...	A..	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..T.	T..	A..
N65_Htheeli	A..	...	A..	YC.	G..	...	G..	C..	A..	...	C..	A..	C..	G..	TT.	A..
N66_Htheeli	A..	...	A..	TC.	G..	...	G..	C..	A..	...	C..	A..	C..	G..	TT.	A..
N69_Htheeli	G..	...	A..	TC.	G..	C..	A..	...	C..	A..	C..	G..	TT.	A..
DEUT08_Hportovallartensis	A..	C..	A..	T..	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..T.	.g.	G..	...	A..
A137_Hportovallartensis	A..	C..	A..	T..	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..T.	...	G..	...	A..
A136_Hportovallartensis	A..	C..	A..	T..	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..T.	...	G..	...	A..
A49_Hportovallartensis	A..	C..	A..	T..	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..T.	...	G..	...	A..
YUC51_Hglaberrima	C..	T..	...	G..	.C.	A..	C..	A..	R..	C..	A..	T..T.	...	G..	...	A..
YUC57_Hglaberrima	C..	T..	...	G..	.C.	A..	C..	A..	R..	C..	...	T..T.	...	G..	...	A..
A32_Hinornata	C..	C..	G..	TC.	G..	C..	A..	...	T..	A..	T..T.	...	T..	T..	A..	A..
A39_Hkefersteini	C..	...	A..	G..	.C.T.	...	A..	...	A..	...	C..	A..	C..	...	AT.	...	T..	...	A..	A..
A61_Hcinerascens	C..	...	A..	A..	...	A..	.C.	A..	C..	A..	A..	T..T.	G..
A62_Hcinerascens	C..	...	A..	A..	...	A..	.C.	A..	C..	A..	A..	T..T.	G..
G103_Hcinerascens	C..	...	A..	A..	...	A..	.C.	A..	C..	A..	A..	T..T.	G..
A151_Hcinerascens	C..	...	A..	A..	...	G..	.C.	A..	...	A..	A..	T..T.	G..
A162_Hcinerascens	C..	...	A..	A..	...	A..	.C.	A..	C..	A..	A..	T..T.	A..
A165_Hcinerascens	C..	...	A..	A..	...	A..	.C.	A..	C..	A..	A..	T..	G..
G277_Hcinerascens	C..	...	A..	A..	...	G..	A..	C..	A..	...	C..	A..	A..
A163_Hcinerascens	C..	...	A..	A..	...	G..	A..	C..	A..	...	C..	A..	A..
A63_Hparva	C..	...	A..	C..	.C.	G..	A..	C..	A..	...	C..	A..	G..
A65_Hparva	C..	...	A..	C..	.C.	G..	A..	C..	A..	...	C..	A..	G..
A64_Hparva	C..	...	A..	C..	.C.	G..	A..	C..	A..	...	C..	A..	G..
A67_Hbacilla	C..	...	A..	C..	C..	.C.	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..	A..
A68_Hmactanensis	C..	...	A..	C..	C..	.C.	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..	A..
G120_Hmactanensis	C..	...	A..	C..	C..	.C.	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..	T..	A..
A69_Hbacilla	C..	...	A..	C..	C..	.C.	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..	A..
A70_Hbacilla	C..	...	A..	C..	C..	.C.	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..	A..
MRAC1832_Hbacilla	C..	...	A..	C..	C..	.C.	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..	A..
N26_Hmactanensis	C..	...	A..	C..	C..	.C.	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..	A..
MRAC1820_Hbacilla	C..	...	A..	C..	C..	.C.	A..	C..	A..	...	C..	A..	T..	A..
UF8862_Hmactanensis	C..	...	A..	C..	C..	.C.	...	W.	A..	C..	AC.	...	C..	A..	T..	A..
UF9111_Hmoebii	C..	...	A..	...	G..	G..	A..	C..	C..	TC.	G..	C..	A..	...	C..	G..	G..
MHE142_Hzaca	C..	C..	C..	A..	C..	A..	...	C..	A..	A..	...	G..	TT.	A..
G150_Hlentiginosa	C..	...	W..	...	R..	M..	M..	C..	C..	K..	C..	C..	...	C..Y	A..	G..
S71_Htubulosa	C..	...	C..	C..	C..	A..	C..	A..	...	T..	A..	G..	...	A..
MRAC1830_Hmoebii	C..	...	A..	...	G..	...	A..	C..	C..	TC.	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
A66_Herinnacleus	C..	T..	TC.	A..	C..	A..	...	C..	A..T.	T..	A..
C125_Herinnacleus	C..	T..	TC.	A..	C..	A..	...	C..	A..T.	T..	A..
A147_Herinnacleus	C..	T..	TC.	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
N7_Hpoli	C..	T..	...	C..	.C.	C..	C..	G..	...	C..	A..	A..	T..	G..

G176_Harenicola	A..	C..	C..	.C.	C..	...	A..	...	C..	A..	A..			
S180_Hatra	A..	...	A..	.C.	A..	C..	A..	...	T..	A..	A..			
G79_Harenicola	C..	...	A..	A..	T..	G..	C..	A..	...	C..	A..	...	G..	T..	T..	A..			
A133_Hcarere	C..	A..	TC.	A..	C..	A..	...	T..	A..	T..	...	T..	...	G..	A..			
A134_Hcarere	C..	A..	TC.	A..	C..	A..	...	T..	A..	T..	...	T..	...	G..	A..			
A135_Hcarere	C..	...	G..	A..	TC.	A..	C..	A..	...	T..	A..	T..	...	T..	...	G..	A..			
S56_Hedulis	C..	...	C..	C..	T..	A..	C..	A..	...	C..	A..	G..	.T.	A..				
A58_Hfloridana	C..	...	A..	...	G..	A..	.C.	...	G..	A..	...	A..	...	C..	A..	C..	A..			
MHE105_Hhilla	C..	C..	G..	A..	C..C.	...	G..	...	A..	...	A..	...	C..	C..	T..	...	C..	A..			
S394_Hleucospilota	T..	C..	C..	.C.	A..	C..	A..	C..	T..	A..			
N364_Hfuscocinerea	C..	C..	A..	C..	C..	A..	AT.	...	C..	T..	...	A..			
A48_Hsurinamensis	G..	G..	A..	...	A..	A..	C..	A..T.	A..			
G340_Hsurinamensis	G..	G..	A..	...	A..	A..	C..	A..T.	A..			
N237_Himitans	C..	G..	A..	...	G..	T..	...	C..	.C.	...	G..	...	A..	C..	A..T.G	...	A..			
A52_Himitans	C..	G..	A..	...	G..	T..	...	C..	.C.	A..	C..	A..T.	A..			
A138_Himitans	C..	G..	A..	...	G..	T..	...	C..	.C.	...	G..	...	A..	C..	A..T.	A..			
N156_Hlanguens	C..	...	A..	T..	A..	T..	...	G..	...	A..		
N251_Hlanguens	C..	...	A..	T..	A..	T..	...	G..	...	A..		
S61_Hflavomaculata	C..	T..	...	C..	TC.	A..	...	A..	T..T.	A..		
A142_Hflavomaculata	C..	T..	...	C..	TC.	A..	...	A..	T..T.	A..		
A143_Hflavomaculata	C..	T..	...	C..	TC.	A..	...	A..	T..T.	A..		
S244_Hflavomaculata	C..	T..	...	C..	.C.	A..	C..	A..T.	A..		
A145_Hflavomaculata	C..	T..	...	A..	TC.	A..	C..	A..	AT.T.	A..	
A43_Hpluricuriosa	C..	T..	T..	TC.	...	T..	...	G..	C..T.	...	T..	A..	
A51_Himpatiens	C..	...	A..	C..	C..	TC.	C..	C..	A..	G..	AT.	A..

A59_Ibadionotus	TTG	AGC	CCA	CCA	TAT	GTT	TAC	AGT	AGG	ATA	GCC	CTT	TG-	AAA	CAG	ATA	AAG	GGT	GAA	GC-	CTG	CCC	AGT	GGG	A--	ATT	
YUC26_Agassizi	C..	G..	C..	...	C..C.	..-	...	A.AG.	...	CC.	..-T	C--	CAA	
A35_Hlubrica	A..	...	T..	...	C..	T..	...	T..C.	..-	...	T.T	T..	.G.	...	CTC	..-C	T--	T-G	
A36_Hlubrica	A..	...	T..	...	C..	T..	...	T..C.	..-	...	T-T	T..	GG.	...	CTC	..-C	T--	T-G	
N65_Htheeli	A..	...	T..C.	..-	...	TGT	C..	.G.	...	C.C	..-C	TTG	T-G	
N66_Htheeli	A..	...	T..	C..C.	..-	...	TGT	C..	.G.	...	C.C	..-C	TTG	T-G	
N69_Htheeli	A..	...	T..	C..C.	..-	...	TGT	C..	.G.	...	C.C	..-C	TTG	T-G	
DEUT08_Hportovallartensis	A..	C..	...	C..-	...	T.T	T..	CCC	..-C	C--	TAA	
A137_Hportovallartensis	A..	C..	...	C..-	...	T.T	T..	CCC	..-C	C--	TAA	
A136_Hportovallartensis	A..-	...	T.T	T..	CCC	..-C	C--	TAA	
A49_Hportovallartensis	A..	C..-	...	T.T	T..	CCC	..-C	C--	TAA	
YUC51_Hglaberrima	A..	...	T..	...	C..	...	C..-	...	T.T	T..	CCC	..-C	C--	TAA	
YUC57_Hglaberrima	A..	...	T..	...	C..	...	C..-	...	T.T	T..	CCC	..-C	C--	TAA	
A32_Hinornata	C..	...	T..-	...	T.T	T..	CCT	..-C	T--	C-G	
A39_Hkefersteini	A..	...	T..C.	..-	...	T.T	T..	.G.	...	CCC	..-	G..	..T	C--	T-A	
A61_Hcinerascens	C..	C..	...	C..	C..	T..T	.C.	A.-	...	T.T	C..G	.G.	A..	CTC	..-C	C--	C-G	
A62_Hcinerascens	C..	C..	...	C..	C..	T..T	.C.	A.-	...	T.T	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	C-G	
G103_Hcinerascens	C..	C..T	.C.	A.-	...	T.T	C..	.G.	A..	CCC	..-C	C--	C-G	
A151_Hcinerascens	C..T	.C.	A.-	...	T.T	C..	.G.	A..	CCC	..-C	C--	C-G	
A162_Hcinerascens	C..	C..T	.C.	A.-	...	T.T	C..	.G.	A..	CCC	..-C	C--	C-G	
A165_Hcinerascens	C..	C..	...	C..T	.C.	A.-	...	T.T	C..	.G.	A..	CCC	..-C	C--	C-G	
G277_Hcinerascens	C..	C..	...	C..	T..T	.C.	A.-	T.T	C..	.G.	A..	CTC	..-C	T--	C-G	
A163_Hcinerascens	C..	C..	...	C..T	.C.	A.-	...	T.T	C..	.G.	A..	CTC	..-C	T--	C-G	
A63_Hparva	A..	C..	...	C..	C..	C..	T..	..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-G	
A65_Hparva	A..	T..	C..	...	C..	C..	C..	T..	..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-A	
A64_Hparva	A..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-G	
A67_Hbacilla	A..	C..	...	C..	T..	T..	..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-		
A68_Hmactanensis	A..	C..	...	C..	T..	T..	T..	..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-A	
G120_Hmactanensis	A..	C..	...	C..	T..	T..	T..	..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-A	
A69_Hbacilla	A..	C..	...	C..	T..	T..	T..	..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-	
A70_Hbacilla	A..	C..	...	G..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-	
MRAC1832_Hbacilla	A..	C..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-C	
N26_Hmactanensis	A..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-A	
MRAC1820_Hbacilla	A..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-	
UF8862_Hmactanensis	A..T	.C.	..-	...	T.C	C..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-A	
UF9111_Hmoebii	C..	...	C..C.	..-	...	T.T	T..	.G.	...	CCC	..-C	C--	T-G	
MHE142_Hzaca	C..	C..	...	C..C.	..-	...	T.T	CCC	..-C	T--	C-A	
G150_Hlentiginosa	C..	...	C..	G..	T..C.	..-T	CCC	..-C	T--	-A	
S71_HtubulosaC.	..-	...	T.T	CTC	..-C	T--	T-A	
MRAC1830_Hmoebii	---	---	---	---	---	---	---	---	---C.	..-	...	T.T	T..	.G.	...	CCC	..-C	C--	T-G	
A66_Herinaceus	C..	G..	C..	...	C..	T..T	.C.	..-	...	T.T	T..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-G	
C125_Herinaceus	C..	G..	C..	...	C..	T..T	.C.	..-	...	T.T	T..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-G	
A147_Herinaceus	---	---	---	---	---	---	---	---	---T	.C.	..-	...	T.T	T..	.G.	A..	CTC	..-C	C--	T-G	
N7_Hpoli	C..	...	T..	...	C..	...	C..	C..	...	T..C	..-	...	TCT	CCC	..-C	T--	T-A	

G176_Harenicola	A.. G.. C.. T.. T.. T..C. ..- -.. T.C CCC ..-C C-- T-A
S180_Hatra	C.. T..- -.. T.C C.. CCC ..-C C-- --A
G79_Harenicola	C.. ... T..C. ..- -.. T.T C.. CCC ..-C C-- T--
A133_Hcarere	A.. ... T.. ... C..C. ..- -.. T.T T.. .G. ... CCC ..- G.. ..C T-- T-G
A134_Hcarere	A.. ... T.. ... C..C. ..- -.. T.T T.. .G. ... CCC ..- G.. ..C T-- T-G
A135_Hcarere	A.. ... T.. ... C..C. ..- -.. T.T T.. .G. ... CCC ..- G.. ..C T-- T-G
S56_Hedulis	A.. C.. C.. T.. C.. ..T- -.. T.T T.. ... A.. CC. ..-C T-- T-A
A58_Hfloridana	A.. C.. C.. C..C. ..- -.. T.T T.. CCC ..GC C-- T-A
MHE105_Hhilla	C.. G.. T..C. ..- -.. ..T CCC ..-C T-- .GA
S394_Hleucospilota	A.. C..C. ..- -.. ..T CCC ..-AC C-T CAA
N364_Hfuscocinerea	G.. ... T.. ... C.. ... C.. T.. G.. T.. A.- -.. ..T CCC ..-C T-- C-A
A48_Hsurinamensis	C.. ... A.. ... C.. ... C.. M.. ... M.. ..T .C. ..- T.. T.CG. ... CCC ..-C T-- TAA
G340_Hsurinamensis	C.. ... A.. ... C..C. ..- T.. T.CG. ... CCC ..-C T-- TAA
N237_Himitans	C.. ... A.. ... C.. ... C.. C.. ... T.. ..T .C. ..- T.. T.TG. ... CCC ..-C C-- TAA
A52_Himitans	C.. ... A..T .C. ..- T.. T.TG. ... CCC ..-C C-- TAA
A138_Himitans	C.. ... A..T .C. ..- T.. T.TG. ... CCC ..-C C-- TAA
N156_Hlanguens A..C. ..- T.. T.CG. ... CCC ..-C C-- TAA
N251_Hlanguens A.. C.. C.. ... T..C. ..- T.. T.CG. ... CCC ..-C C-- TAA
S61_Hflavomaculata	A.. ... A.. ... C.. C.. ... T.. ..T .C. A.- -.. ..TG. A.. CCC ..-C T-- C--
A142_Hflavomaculata	A.. ... A.. ... C..T .C. A.- -.. ..CG. A.. CCC ..-C T-- C--
A143_Hflavomaculata	A.. ... A..T .C. A.- -.. ..TG. A.. CCC ..-C T-- C--
S244_Hflavomaculata	A.. ... A.. ... C.. ... C.. C.. ... T.. ..T .C. A.- -.. ..TG. A.. CCC ..-C T-- C--
A145_Hflavomaculata	A.. ... A..T .C. A.- -.. ..TG. A.. CCC ..-C T-- C--
A43_Hpluricuriosa T.. T..A ... T.A CCC ..-C T-- T-A
A51_Himpatiens	A.. C.. T.. .-- --- --- --- --- --- --- --- --- --- --- ..C T-- CCA

	TTC	CTC	AAC	GGC	CGC	GGT	ATC	TTG	ACC	GTG	CAA	AGG	TAG	CAT	AAT	CAC	TTG	TCT	CTT	AAA	TGG	GGA	CCT	GTA	TGA	ATG
A59_Ibadionotus	TTC	CTC	AAC	GGC	CGC	GGT	ATC	TTG	ACC	GTG	CAA	AGG	TAG	CAT	AAT	CAC	TTG	TCT	CTT	AAA	TGG	GGA	CCT	GTA	TGA	ATG
YUC26_Agassizi	AAA	..A	C..	T..A	A..	.TA	.C.C.
A35_Hlubrica	AAG	..AT	T..	A..	.T.C.
A36_Hlubrica	AAG	..AT	T..	A..	.T.C.
N65_Htheeli	AAG	..AT	T..	A..	.T.C.
N66_Htheeli	AAG	..AT	T..	A..	.T.C.
N69_Htheeli	AAG	..AT	T..	A..	.T.C.
DEUT08_Hportovallartensis	AGG	..AT	T..	A..	.TCC.
A137_Hportovallartensis	AGG	..AT	T..	A..	.TCC.
A136_Hportovallartensis	AGG	..AT	T..	A..	.TCC.
A49_Hportovallartensis	AGG	..AT	T..	A..	.TCC.
YUC51_Hglaberrima	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
YUC57_Hglaberrima	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
A32_Hinornata	AGG	..AT	T..	A..	.TCC.
A39_Hkefersteini	AGG	..AT	T..	A..	.TCC.
A61_Hcinerascens	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
A62_Hcinerascens	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
G103_Hcinerascens	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
A151_Hcinerascens	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
A162_Hcinerascens	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
A165_Hcinerascens	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
G277_Hcinerascens	AAG	..A	T..	A..	.TCC.
A163_Hcinerascens	AAG	..A	T..	A..	.TCC.
A63_Hparva	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
A65_Hparva	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
A64_Hparva	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
A67_Hbacilla	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
A68_Hmactanensis	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
G120_Hmactanensis	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
A69_Hbacilla	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
A70_Hbacilla	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
MRAC1832_Hbacilla	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
N26_Hmactanensis	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
MRAC1820_Hbacilla	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
UF8862_Hmactanensis	AGG	..A	T..	A..	.TCC.
UF9111_Hmoebii	AAG	..AT	T..	A..	.T.
MHE142_Hzaciae	AGG	..AT	T..A	A..	.T.C.
G150_Hlentiginosa	AGG	..AT	T..A	A..	.T.C.
S71_Htubulosa	AGG	..AT	T..A	A..	.T.C.
MRAC1830_Hmoebii	AAG	..AT	T..	A..	.TC
A66_Herinaceus	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
C125_Herinaceus	AGG	..A	T..	A..	.T.C.
A147_Herinaceus	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
N7_Hpoli	AGG	..AT	T..	A..	.TCC.

G176_Harenicola	AGG	..A	T..	A..	.T.C.			
S180_Hatra	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
G79_Harenicola	CAG	..AA	T..	A..	.TCC.
A133_Hcarere	AAG	..AT	T..	A..	.TCC.
A134_Hcarere	AAG	..AT	T..	A..	.TCC.
A135_Hcarere	AAG	..AT	T..	A..	.TCC.
S56_Hedulis	AAG	..AT	T..	A..	.T.C.
A58_Hflorida	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
MHE105_Hhilla	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
S394_Hleucospilota	AGG	T.AT	T..	A..C.
N364_Hfuscocinerea	AAG	..AT	T..	A..	.T.C.
A48_Hsurinamensis	AAG	..AT	T..	A..	.T.C.
G340_Hsurinamensis	AAG	..AT	T..	A..	.T.C.
N237_Himitans	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
A52_Himitans	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
A138_Himitans	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
N156_Hlanguens	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
N251_Hlanguens	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
S61_Hflavomaculata	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
A142_Hflavomaculata	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
A143_Hflavomaculata	AGG	..AT	T..	A..	.T.C.
S244_Hflavomaculata	AAG	..AT	T..	A..	.T.C.
A145_Hflavomaculata	AAG	..AT	T..	A..	.T.C.
A43_Hpluricuriosa	AAG	..AT	T..	A..	.TCC.
A51_Himpatiens	CAG	..AT	T..	A..	.T.

A59_Ibadionotus	GCT	TTT	CAT	TCT	CTA	GCT	GTC	TCC	CTT	CTT	TTC	CCT	TTA	AAC	TTC	TAT	TTA	CGT	GAA	GAA	GCG	TAA	TTT	CAC	AAG	AAA
YUC26_Agassizi	..A	AAA	.C.	..C	T..CC	G.C	CC.	.TC	CA.	..T	.CG	.GA	...	G..	C.C	...	A.A	A.A	C..	...
A35_Hlubrica	...	AAA	.C.	.T.	T..	A..C.	AC.	.T.T	...	CC.	C.G	T..G	..A	C.G	A.A	A..	C..	...
A36_Hlubrica	...	AAA	.C.	.T.	T..	A..C.	AC.	.T.T	...	CT.	C.G	T..G	..A	C.G	A.A	A..	C..	...
N65_Htheeli	...	AAA	.C.	.T.	TCG	A..C.	.CC	AC.	.T.T	...	CC.	C.G	T..G	...	C.G	A.A	AG.	C..	...
N66_Htheeli	...	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C.	.CC	AC.	.T.T	...	CC.	C.G	T..G	...	C.G	A.A	AG.	C..	...
N69_Htheeli	...	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C.	.CC	AC.	.T.T	...	CC.	C.G	T..G	...	C.G	A.A	AG.	C..	...
DEUT08_Hportovallartensis	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C.	.C.	A..	.T.	C..	..T	.C.	.C.	C..	T..A	..G	A.A	TT.	C..	...
A137_Hportovallartensis	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C.	.C.	A..	.T.	C..	..T	.C.	.C.	C..	T..A	..G	A.A	TT.	C..	...
A136_Hportovallartensis	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C.	.C.	A..	.T.	C..	..T	.C.	.C.	C..	T..A	..G	A.A	TT.	C..	...
A49_Hportovallartensis	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C.	.C.	A..	.T.	C..	..T	.C.	.C.	C..	T..A	..G	A.A	TT.	C..	...
YUC51_Hglaberrima	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A.CC.	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.C.	.CC	..G	T..A	C..	G.A	ACA	T..	...
YUC57_Hglaberrima	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C.	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.C.	.CC	..G	T..A	C..	G.A	ACA	T..	...
A32_Hinornata	..A	AAA	.C.	.T.	TC.	A..	TC.	.CC	AC.	.T.	C..	..TT.	C.G	T..A	C.G	A.A	...	C..	...
A39_Hkefersteini	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C.	.CC	A..TT.	C.G	T..A	C.G	A.A	T.T	T..	...
A61_Hcinerascens	..G	.AA	.C.	...	TC.	A..C.	.CC	AC.	...	C..	..T	.CT	.T.	C.G	A..	A.C	C.G	A.A	A..	C..	...
A62_Hcinerascens	..G	CAA	.C.	...	TC.	A..C.	.CC	AC.	...	C..	..T	.CT	.T.	C.G	A..	A.C	C.G	A.A	A..	C..	...
G103_Hcinerascens	..G	.AA	.C.	...	TC.	A..C.	.CC	AC.	...	C..	..T	.CT	.T.	C.G	A..	A.C	C.G	A.A	A..	C..	...
A151_Hcinerascens	..G	.AA	.C.	...	TC.	A..C.	.CC	AC.	...	C..	..T	.CT	.T.	C.G	A..	A.C	C.G	A.A	AG.	C..	...
A162_Hcinerascens	..G	.AA	.C.	...	TC.	A..C.	.CC	AC.	...	C..	..T	.CT	.T.	C.G	A..	A.C	C.G	A.A	AG.	C..	...
A165_Hcinerascens	..G	.AA	.C.	...	TCG	A..C.	.CC	AC.	...	C..	..T	.CT	.T.	C.G	A..	A.C	C.G	A.A	A..	C..	...
G277_Hcinerascens	..G	CAA	.C.C.C.	.CC	AC.	...	C..	..T	.CT	.T.	C.G	A..	A.C	C.G	A.A	AG.	C..	...
A163_Hcinerascens	..G	CAA	.C.C.C.	.CC	AC.	...	C..	..T	.CT	.T.	C.G	A..	A.C	C.G	A.A	AG.	C..	...
A63_Hparva	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	TCC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.CT	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	..T	C..	...
A65_Hparva	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	TCC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.CT	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	..T	C..	...
A64_Hparva	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	TCC	.CC	AC.	.T.T	.CT	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	..T	C..	...
A67_Hbacilla	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	.CC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.C.	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	...	C..	...
A68_Hmactanensis	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	.CC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.C.	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	...	C..	...
G120_Hmactanensis	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	.CC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.C.	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	...	C..	...
A69_Hbacilla	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	.CC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.C.	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	...	C..	...
A70_Hbacilla	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	.CC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.C.	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	...	C..	...
MRAC1832_Hbacilla	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	.CC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.C.	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	...	C..	...
N26_Hmactanensis	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	.CC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.C.	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	...	C..	...
MRAC1820_Hbacilla	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	.CC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.C.	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	...	C..	...
UF8862_Hmactanensis	..G	GAA	.C.	.T.	TC.	A..T	.CC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.C.	.TC	C.G	T..	A.C	C.G	A.A	...	C..	...
UF9111_Hmoebii	..G	AAA	.C.	.T.	T..	A..C.	AC.	.TC	.G.	G.TT.	C.G	T..A	C.G	A.A	A..	T..	...
MHE142_Hzaca	..A	AAA	.C.	.T.	.C.	A..C.	.CC	A..	.T.T	...	CTC	C.G	T..A	C.G	A.A	..T	T..	...
G150_Hlentiginosa	..A	AAA	.C.	.T.	.C.	A..C.	.CC	A..	.T.	.C.	..T	...	CTC	C.G	T..A	C.G	A.A	..T	T..	...
S71_Htubulosa	..A	AAA	.C.	C..	.C.	A..C.	.CC	A..	.T.	CC.	..T	...	CTC	C.G	T..A	C.G	A.A	...	C..	...
MRAC1830_Hmoebii	..G	AAA	.C.	.T.	T..	A..C.	AC.	.TC	.G.	G.TT.	C.G	T..	C.G	A.A	A..	T..	...
A66_Herinaceus	..A	.AA	.C.	CT.	TC.	A..T	TCC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.CT	.C.	C.G	A.C	C.G	A.A	.CT
C125_Herinaceus	..A	.AA	.C.	CT.	TC.	A..T	TCC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.CT	.C.	C.G	A.C	C.G	A.A	.CT
A147_Herinaceus	..A	.AA	.C.	CT.	TC.	A..T	TCC	.CC	AC.	.T.	C..	..T	.CT	.C.	C.G	A.C	C.G	A.A	.CT
N7_Hpoli	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C.	.CC	AC.	.T.TTC	C.G	T..A	C.G	A.A	T.T	T..	...

G176_Harenicola	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C	TCC	AC.	.TC	.C.	..TTC	C.G	T..A	C.G	A.A	ACA	C..	...
S180_Hatra	..A	AAA	.C.	.T.	TC.	T..	TC.	AC.	.T.TT.	C.G	T..A	C.G	A.A
G79_Harenicola	..A	AAA	.C.	.T.	TC.	A..	TCC	ACT	.T.	CC.	..T	...	CTC	C.G	T..A	C.G	A.A	TC.	C..	...
A133_Hcarere	..G	GAA	.C.	.T.	.C.	A..C.	GC.	.T.T	...	CC.	C.G	T..G	..A	C.G	A.A	A.A
A134_Hcarere	..G	AAA	.C.	.T.	.C.	A..C.	GC.	.T.T	...	CC.	C.G	T..G	..A	C.G	A.G	AGA
A135_Hcarere	..G	AAA	.C.	.T.	.C.	A..C.	GC.	.T.T	...	CC.	C.G	T..G	..A	C.G	A.G	AGA
S56_Hedulis	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..T	.C.	.CC	AC.	.T.	CA.	..TT.	CCG	T..A	C.G	A.A	T.T	C..	...
A58_Hfloridana	..G	AAA	.C.	.T.	TCG	A..C.	.CC	AC.	.T.	C..	..TT.	C.G	T..A	C.G	A.A	.TT	C..	...
MHE105_Hhilla	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..CC	.C.	AC.	.T.	CG.G	..C	C..	A.A	.C.	C..	...
S394_Hleucospilota	..A	AAA	.C.	.T.	.A.	A..C	.C.	AA.	.T.C.	.T.	.C.	..CG	A.A	.T	C..
N364_Hfuscocinerea	..G	AAA	.C.	CT.	TC.	A..CC	.C.	AC.	.T.	A..	..T	.C.	.T.	C.GA	C.G	A.A
A48_Hsurinamensis	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C	AC.	.TC	AC.	..TTC	C.G	C.G	A.A	A.A	C..	...
G340_Hsurinamensis	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..C	AC.	.TC	AC.	..TTC	C.G	C.G	A.A	A.A	C..	...
N237_Himitans	..G	AAA	.C.	.T.	T..	A..C	AC.	.TC	A..	..TCC	C.G	C.G	A.G	A.G	C..	...
A52_Himitans	..G	AAA	.C.	.T.	T..	A..C	AC.	.TC	A..	..TCC	C.G	C.G	A.G	A.A	C..	...
A138_Himitans	..G	AAA	.C.	.T.	T..	A..C	AC.	.TC	A..	..TCC	C.G	C.G	A.G	A.A	C..	...
N156_Hlanguens	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..	T.C	A..	.TC	AC.	..TT.	C.G	C.G	A.A	A..	C..	...
N251_Hlanguens	..G	AAA	.C.	.T.	TC.	A..	T.C	A..	.TC	AC.	..TT.	C.G	C.G	A.A	A..	C..	...
S61_Hflavomaculata	..G	.AA	.C.	CT.	.C.	A..	T.C	CC.	.TC	A..	..TT.	..G	C..	A.A	A..	C..	...
A142_Hflavomaculata	..G	.AA	.C.	.T.	.C.	A..C	T.C	CC.	.TC	A..	..TT.	..G	C..	A.A	A..	C..	...
A143_Hflavomaculata	..G	.AA	.C.	.T.	.C.	A..	T.C	CC.	.TC	A..	..TT.	..G	C..	A.A	A..	C..	...
S244_Hflavomaculata	..G	.AA	.C.	.T.	.C.	A..C.	..C	CC.	.TC	A..	..TT.	..G	T..A	C..	A.A	A..	C..	...
A145_Hflavomaculata	..G	CAA	.C.	.T.	.C.	A..C.	..C	CC.	.TC	A..	..TT.	..G	T..A	C..	A.A	A..	C..	...
A43_Hpluricuriosa	..A	AAA	.C.	.T.	...	A..T	.C.	TC.	GC.	.T.	C..	..T	C..	T..A	..G	A.A	.CA	G..	...
A51_Himpatiens	..A	AAA	.C.	.T.	T.G	A..C	...	GA.	.T.	C..C	CCG	T..	CGG	A.G	T.A	T..	...

A59_Ibadionotus	GAC	GAG	AAG	ACC	CTG	TCG	AGC	TTC	AGC	TAA	ACC	TAG	GTT	--A	CAT	A--	---	CTT	TCT	TTT	TAA	-GA	AAA	ATA	AAT	TCC
YUC26_AgassiziAA	A..	AAC	TA.	ACG	.TA	A--	A.A	ATC	AG.	C.T	-A.	TCT	TAT	...	---
A35_Hlubrica	C.T	TAG	GT.	AAC	---	-.A	---	---	GCA	CTC	C..	G..	-T.	TC.	CC.	...	---
A36_Hlubrica	C.T	TAG	GT.	AAC	---	-.A	---	---	GCA	CTC	C..	G..	-T.	TC.	CC.	...	---
N65_Htheeli	C.C	TAG	GT.	AAC	---	-.A	---	---	.CA	G..	-C.	TC.	CC.	...	---
N66_Htheeli	C.C	TAG	GT.	AAC	---	-.A	---	---	.CA	G..	-C.	TC.	CC.	...	---
N69_Htheeli	C.C	TAG	GT.	AAC	---	-.A	---	---	.CA	G..	-C.	TC.	CC.	...	---
DEUT08_HportovallartensisT	CT.	TAA	AT.	AAC	---	ATA	---	---	.C	CT.	.A.	.CG	-T.	TC.	TCC	...	---
A137_HportovallartensisT	CT.	TAA	AT.	AAC	---	ATA	---	---	.C	CT.	.A.	.CG	-T.	TC.	TCC	...	---
A136_HportovallartensisT	CT.	TAA	AT.	AAC	---	ATA	---	---	.C	CT.	.A.	.CG	-T.	TC.	TCC	...	---
A49_HportovallartensisT	CT.	TAA	AT.	AAC	---	ATA	---	---	.C	CT.	.A.	.CG	-T.	TC.	TCC	...	---
YUC51_HglaberrimaT	...	CT.	TAA	GT.	AGC	---	GCA	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
YUC57_HglaberrimaT	...	CT.	TAA	GT.	AGC	---	GCA	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
A32_Hinornata	C.C	TAA	GC.	AAC	-AG	T.A	C--	---	T.C	CT.	...	G..	-T.	TCC	CCT	...	---
A39_Hkefersteini	...	A..C	TAA	GT.	AAC	AA-	---	---	---	AC.	C.C	CCA	AGT	-T.	TC.	CCT	T.-	---
A61_HcinerascensT	.A.	C.T	TAG	GT.	AAC	--T	T.A	---	---	.CC	CT.	...	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
A62_HcinerascensC.T	.A.	C.T	TAG	GT.	AAC	--T	T.A	---	---	.CC	C-	...	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
G103_HcinerascensT	.A.	C.T	TAG	GT.	AAC	--T	T.A	---	---	.CC	C-	...	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
A151_HcinerascensT	.A.	C.T	TAG	GT.	AAC	--T	T.A	---	---	.C	C-	...	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
A162_HcinerascensT	.A.	C.T	TAG	GT.	AAC	--T	T.A	---	---	.CC	CT.	...	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
A165_HcinerascensT	.A.	C.T	TAG	GT.	AAC	--T	T.A	---	---	.CC	C-	...	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
G277_HcinerascensT	.A.	C.T	TAG	GT.	AAC	--T	T.A	---	---	T.C	C--	C..	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
A163_HcinerascensT	.A.	C.T	TAG	GT.	AAC	--T	T.A	---	---	T.C	C--	C..	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
A63_HparvaT	.A.	C.C	TAG	GT.	AG.	TT.	.T.	---	---	TCC	CT.	...	A..	-T.	TC.	CC.	...	---
A65_HparvaT	.A.	C.C	TAG	GT.	AG.	TT.	.T.	---	---	.CC	CT.	...	A..	-T.	TC.	CC.	...	---
A64_HparvaT	.A.	C.C	TAG	GT.	AG.	TT.	.T.	---	---	TCC	CT.	...	A..	TT.	TC.	CC.	...	---
A67_HbacillaT	.A.	C.C	TAA	GT.	AA.	TT.	.T.	---	---	.C.	.TC	.C.	A..	-T.	TC.	CC.	...	---
A68_HmactanensisT	.A.	C.C	TAA	GT.	AA.	TT.	.T.	---	---	.C.	.TC	.C.	A..	-T.	TC.	CC.	...	---
G120_HmactanensisT	.A.	C.C	TAA	GT.	AA.	TT.	.T.	---	---	.C.	.TC	.C.	A..	-T.	TC.	CC.	...	---
A69_HbacillaT	.A.	C.C	TAA	GT.	AA.	TT.	.T.	---	---	.C.	.TC	.C.	A..	-T.	TC.	CC.	...	---
A70_HbacillaT	.A.	C.C	TAA	GT.	AA.	TT.	.T.	---	---	.C.	.TC	.C.	A..	-T.	TC.	CC.	...	---
MRAC1832_HbacillaT	.A.	C.C	TAA	GT.	AA.	TT.	.T.	---	---	.C.	.TC	.C.	A..	-T.	TC.	CC.	...	---
N26_HmactanensisT	.A.	C.C	TAA	GT.	AA.	TT.	.T.	---	---	.C.	.TC	.C.	A..	-T.	TC.	CC.	...	---
MRAC1820_HbacillaT	.A.	C.C	TAA	GT.	AA.	TT.	.T.	---	---	.C.	.TC	.C.	A..	-T.	TC.	CC.	...	---
UF8862_HmactanensisT	.A.	C.C	TAA	GT.	AA.	TT.	.T.	---	---	.C.	.TC	.C.	A..	-T.	TC.	CC.	...	---
UF9111_HmoebiiTCT	TAG	GT.	AGC	---	TTC	C--	---	TCC	.T.	...	AG.	-T.	TC.	CC.	...	---
MHE142_HzacaT	...	C.C	TAA	GT.	.GC	---	.TC	---	---	TCC	.T.	...	AGG	-C.	CC.	CCC	...	---
G150_HlentiginosaT	...	C.C	TAA	GT.	.AC	---	.TC	---	---	TCC	.T.	---	AGG	-CG	CC.	CCC	...	---
S71_HtubulosaT	.A.	C.C	TAA	GT.	.GC	---	.T.	---	---	.CC	.T.	---	AGG	-C.	CC.	CCC	...	---
MRAC1830_HmoebiiT	...	CCT	TAG	GT.	AAC	---	TTC	C--	---	TCC	.T.	...	AG.	-T.	TC.	CCG	...	---
A66_HerinaceusT	...	C.C	TAA	GT.	AG.	---	-T.	T--	---	TA.	.T.	CC.	AG.	-C.	TC.	CC.	...	---
C125_HerinaceusT	...	C.C	TAA	GT.	AG.	---	-T.	T--	---	TA.	.T.	CC.	AG.	-C.	TC.	CC.	...	---
A147_HerinaceusT	...	C.C	TAA	GT.	AG.	---	-T.	T--	---	TA.	.T.	CC.	AG.	-C.	TC.	CC.	...	---
N7_HpoliT	..T	C.C	CAA	GT.	.AC	---	.GC	---	---	T.C	CT.	..A	AGG	-T.	CC.	CCT	...	---

G176_HarenicolaT	...	C.C	TAA	GT.	AAC	A--	---	---	---	ACA	G.C	ACG	...	-T.	TC.	CC.	...	---
S180_Hatra	C.C	TAA	GT.	AA.	---	A..	---	---	T.A	C.C	A..	A..	-C.	TC.	CCC	...	---
G79_Harenicola	CGC	TAA	GT.	AAC	---	TT.	---	---A.	.AC	.T.	-A.	TC.	CCT	...	---
A133_Hcarere	C.T	TAA	GT.	A.C	--C	T.A	T--	---	TCC	.T.	C..	A.G	-T.	TC.	C..	G.-	---
A134_Hcarere	C.T	TAA	GT.	A.C	--C	T.A	T--	---	TCC	.T.	C..	A.G	-T.	TC.	C..	G.-	---
A135_Hcarere	C.T	TAA	GT.	A.C	--C	T.A	T--	---	TCC	.T.	C..	A.G	-T.	TC.	C..	G.-	---
S56_HedulisT	.A.	C.T	TAA	GT.	AAC	---	.TC	C--	---	TA.	.TA	C..	AG.	-T.	TC.	CCT	...	---
A58_HfloridaT	...	C.C	TAA	GC.	AAC	---	.CA	---	---	ACC	.T.	CCC	A.G	-T.	TCG	CCT	...	---
MHE105_Hhilla	C..	TAG	GT.	AGC	AA.	T.C	---	---	AAC	AG.	ACC	.G.	-C.	TC.	CC.	...	---
S394_Hleucospilota	C..	TAA	GT.	AGC	TA.	..A	.A-	---	.C.	ATG	.G.	..T	-C.	TC.	CCC	...	---
N364_Hfuscocinerea	TAA	GTA	AAC	GG.	A.A	T--	---	.AC	ATA	AAC	CG.	-T.	TT.	CCC	...	---
A48_HsurinamensisT	.A.	C..	TAA	GT.	AAC	---	AG.	---	---	.AA	C.A	G.A	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
G340_HsurinamensisT	.A.	C..	TAA	GT.	AGC	---	AG.	---	---	.AA	C.A	G.A	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
N237_HimitansT	TAA	GT.	AAC	---	AG.	---	---	TAG	..A	AAA	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
A52_HimitansT	TAA	GT.	AAC	---	AG.	---	---	.AG	..A	AAA	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
A138_HimitansT	TAA	GT.	AAC	---	AG.	---	---	TAG	..A	AAA	AG.	-C.	TC.	CCC	...	---
N156_HlanguensT	...	C..	CAA	GT.	AAC	---	A.C	---	---	.GAA	AGG	-C.	TC.	CCC	...	---
N251_HlanguensT	...	C..	CAA	GT.	AAC	---	A.C	---	---	.AAA	AGG	-C.	TC.	CCC	...	---
S61_HflavomaculataT	...	C..	TAA	GT.	AAC	AA.	TTC	.TT	ACT	...	CT.	AAC	AGC	-T.	TC.	CCC	...	---
A142_HflavomaculataT	...	C..	TAA	GT.	AAC	AA.	TTC	.TT	A--	.CC	.TC	AAC	AGT	-T.	TC.	CCC	...	---
A143_HflavomaculataT	...	C..	TAA	GT.	AAC	AA.	TTC	.TT	A--	.CC	.TC	AAC	AGT	-T.	TC.	CCC	...	---
S244_HflavomaculataT	...	C..	TAA	GT.	AAC	AA.	---	---	---	..A	C..	CGC	AGT	-T.	TC.	CCC	...	---
A145_HflavomaculataT	...	C..	TAA	GT.	AAC	AA.	---	---	---	..A	C..	CAC	AGT	-T.	TC.	CCT	...	---
A43_Hpluricuriosa	C.G	TAA	GT.	AA.	GAG	A..	.A-	---	T.A	.T.	CAA	CC.	-T.	TC.	CCT	...	---
A51_HimpatiensT	CT.	.AA	GT.	AAC	TGG	.C.	C--	---	TAA	.TA	ACC	C.C	-T.	TC.	C..	...	---	

A59_Ibadionotus	TCT	AGA	CTA	AGC	TTT	GGT	TGG	GGC	AAC	CAT	GGA	GCA	AAA	G--	CAG	CCT	CCA	GAT	TTT	CAG	GTA	GA-	--A	AAC	CAT	TCT
YUC26_Agassizi	---	---	--TCA.	..T	ATT	A.TG	..A	A.A	GT.T	CC.	...	AT.	...	
A35_Hlubrica	---	---	---	G..CA.	G..	--	A.TA	..A	ATA	.A.	...	--	G..	T..	..A	
A36_Hlubrica	---	---	---	G..CA.	G..	--	A.TA	..A	ATA	.A.	...	--	G..	T..	..A	
N65_Htheeli	---	---	---	G..CA.	G..	A--	A.TA	..A	ATA	.A.	...	--G	
N66_Htheeli	---	---	---	G..CA.	G..	A--	A.TA	..A	ATA	.A.	...	--G	
N69_Htheeli	---	---	---	G..CA.	G..	A--	A.TA	..A	ATA	.A.	...	--G	
DEUT08_Hportovallartensis	---	---	---	GA.CA.	...	A--	..TA	CGA	ATA	.A.	...	--	...	TC.	..A	
A137_Hportovallartensis	---	---	---	G..CA.	...	A--	..TA	CGA	ATA	.A.	...	--	...	TC.	..A	
A136_Hportovallartensis	---	---	---	G..CA.	...	A--	..TA	CGA	ATA	.A.	...	--	...	TC.	..A	
A49_Hportovallartensis	---	---	---	G..CA.	...	A--	..TA	CGA	ATA	.A.	...	--	...	TC.	..A	
YUC51_Hglaberrima	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.TA	CAA	ATA	.A.	...	--	..C.	..C.	..A	
YUC57_Hglaberrima	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.TA	CAA	ATA	.A.	...	--	..C.	..C.	..A	
A32_Hinornata	---	---	---	G..CA.	G..	A--	A.TA	CAA	ACA	.A.	...	--C.	..A	
A39_Hkefersteini	---	---	---A.	...	A--	A.TA	.GA	ACA	.A.	...	--T.	..A	
A61_Hcinerascens	---	---	---	G.TA.	..T	A--	A.CG	CAA	ATA	.A.	...	--	..T	A..	..A	
A62_Hcinerascens	---	---	---	G.TA.	..T	A--	A.CG	CAA	ATA	.A.	...	--	..T	A..	..A	
G103_Hcinerascens	---	---	---	G.TA.	..T	A--	A.CG	CAA	ATA	.A.	...	--	..GT	A..	..A	
A151_Hcinerascens	---	---	---	G.TA.	..T	A--	A.CG	CAA	ATA	.A.	...	--	..GT	A..	..A	
A162_Hcinerascens	---	---	---	G.TA.	..T	A--	A.CG	CAA	ATA	.A.	...	--	..GT	A..	..A	
A165_Hcinerascens	---	---	---	G.TA.	..T	A--	A.CG	CAA	ATA	.A.	...	--	..GT	A..	..A	
G277_Hcinerascens	---	---	---	G.TA.	..T	A--	A.CA	.AA	ATA	.A.	...	--	..T	A..	..A	
A163_Hcinerascens	---	---	---	G.TA.	..T	A--	A.CA	.AA	ATA	.A.	...	--	..T	A..	..A	
A63_Hparva	---	---	---	G.TCA.	...	A--	A.TAA	ATA	.A.	...	--	...	TC.	..G	
A65_Hparva	---	---	---	G.TCA.	...	A--	A.TC	.AA	ATA	.A.	...	--	...	TC.	..A	
A64_Hparva	---	---	---	G.TCA.	...	A--	A.TAA	ATA	.A.	...	--	...	TC.	..A	
A67_Hbacilla	---	---	---	G.TCG.	...	A--	A.TC	CAA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
A68_Hmactanensis	---	---	---	G.TCG.	...	A--	A.TC	CAA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
G120_Hmactanensis	---	---	---	G.TCG.	...	A--	A.TC	CAA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
A69_Hbacilla	---	---	---	G.TCG.	...	A--	A.TC	CAA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
A70_Hbacilla	---	---	---	G.TCG.	...	A--	A.TC	CAA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
MRAC1832_Hbacilla	---	---	---	G.TCG.	...	A--	A.TC	CAA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
N26_Hmactanensis	---	---	---	G.TCG.	...	A--	A.TC	CAA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
MRAC1820_Hbacilla	---	---	---	G.TCG.	...	A--	A.TC	CAA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
UF8862_Hmactanensis	---	---	---	G.TCG.	...	A--	A.TC	CAA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
UF9111_Hmoebii	---	---	---	G..CA.	...	--	A.TG	..A	CAA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
MHE142_Hzaciae	---	---	---	G.TA.	...	A--	G.TA	CAA	ATA	.A.	...	--	..G.	TC.	..A	
G150_Hlentiginosa	---	---	---	G.TA.	...	A--	G.CA	CAA	ATA	.A.	...	--	..G.	TC.	..A	
S71_Htubulosa	---	---	---	G.TCA.	...	A--	..TA	CGA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
MRAC1830_Hmoebii	---	---	---	G..CA.	...	--	A.TA	CAA	ATA	.A.	...	--	...	TT.	..A	
A66_Herinaceus	---	---	---	G.TCA.	...	A--	A.TC	.AA	ATA	.A.	...	--T.	..A	
C125_Herinaceus	---	---	---	G.TCA.	...	A--	A.TC	.AA	ATA	.A.	...	--T.	..A	
A147_Herinaceus	---	---	---	G.TCA.	...	A--	A.TC	.AA	ATA	.A.	...	--T.	..A	
N7_Hpoli	---	---	---	G..A.	...	A--	A.TA	CAA	ATA	.A.	...	--C.	..A	

G176_Harenicola	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.TA	CAA	ATA	.A.	...	---A	
S180_Hatra	---	---	---	G..AA.	...	A--	A.TA	CAA	ACA	.A.	...	---C.	..A	
G79_Harenicola	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.TA	CAA	ATA	.A.	...	---	..G.	..C.	..A	
A133_Hcarere	---	---	---	G..CA.	G..	--	A.TA	C.A	ATA	.A.	...	---C.	..A	
A134_Hcarere	---	---	---	G..CA.	G..	--	A.TA	C.A	ATA	.A.	...	---C.	..A	
A135_Hcarere	---	---	---	G..CA.	G..	--	A.TA	C.A	ATA	.A.	...	---C.	..A	
S56_Hedulis	---	---	---	G.TG.A.	...	A--	A.TA	.AA	ATA	.A.	...	---C.	..A	
A58_Hfloridana	---	---	---	G..A.	G..	A--	T.CA	CAA	GTA	.A.	...	---	..C.	TT.	..A	
MHE105_Hhilla	---	---	---	G..A.	..C	T--	A.C	AAA	GTA	.A.	...	---	..T.	..CC	...	
S394_Hleucospilota	---	---	---	G..TA.	C.T	T--	A.TA	CAA	GCA	.AC	...	---	..CT.	TC.	..C	
N364_Hfuscocinerea	---	---	---A.	..C	A--	..AC	.AA	ATA	AA.	...	---	--GC	..A
A48_Hsurinamensis	---	---	---	G.TCA.	...	A--	A.TG	..A	CAA	ATA	.A.	...	---T.C	...	
G340_Hsurinamensis	---	---	---	G.TCA.	...	A--	A.TG	..A	CAA	ATA	.A.	...	---C	...	
N237_Himitans	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.TA	CAA	ATA	.A.	...	---	--G	..C.	T.C	...
A52_Himitans	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.TA	CAA	ATA	.A.	...	---	--G	..C.	T.C	...
A138_Himitans	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.TA	CAA	ATA	.A.	...	---	--G	..C.	T.C	...
N156_Hlanguens	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.TG	CAA	ATA	.A.	...	---	..G.	TT.	..A	
N251_Hlanguens	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.TG	CAA	ATA	.A.	...	---	..G.	TT.	..A	
S61_Hflavomaculata	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.CA	..A	ATA	.A.	...	---C.	...	
A142_Hflavomaculata	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.CA	..A	ATA	.A.	...	---C.	...	
A143_Hflavomaculata	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.CA	..A	ATA	.A.	...	---C.	...	
S244_Hflavomaculata	---	---	---	G..CA.	...	A--	A.CA	CAA	ATA	.A.	...	---C.	...	
A145_Hflavomaculata	---	---	---	G..TCA.	...	A--	A.CA	CAA	ATA	.A.	...	---C.	...	
A43_Hpluricuriosa	---	---	---	G..A.	...	A--	A.TA	CCA	ATA	AA.	...	---T.C	...	
A51_Himpatiens	---	---	---	GA.A.	...	--	A.CA	AGA	ATA	.A.	...	---	--G	..G.	..CC	...

A59_Ibadionotus	CC-	-TA	AGA	TAC	AC-	---	CTT	A-A	GAA	CCA	AAA	ATT	TTG	GAA	AAC	GGA	AAA	AGT	TAC	CGC	AGG	GAT	AAC	AGC	GTT	ATC
YUC26_Aagassizi	..A	CC.	TAC	..A	..-	---	AAA	G-	GT.	C--	C..	.T.	
A35_Hlubrica	.TA	TC-	---	..A	CA-	--A	T.A	G-	G..	--	C..	.T.	TT.GC	...
A36_Hlubrica	.TA	TC-	---	..A	CA-	--A	T.A	G-	G..	--	C..	.T.	TT.GC	...
N65_Htheeli	.TA	T.-	---	.TA	CA-	--A	..A	G-	GG.	--	C..	.T.	TT.GC	...
N66_Htheeli	.TA	T.-	---	.TA	CA-	--A	..A	G-	GG.	--	C..	.T.	TT.GC	...
N69_Htheeli	.TA	T.-	---	.TA	CA-	--A	..A	G-	GG.	--	C..	.T.	TT.GC	...
DEUT08_Hportovallartensis	.TA	T.-	..A	C..	.G-	---	-CC	T-	GG.	--	C..	.T.	TT.C	...
A137_Hportovallartensis	.TA	T.-	..A	C..	.G-	---	-GC	T-	GG.	--	C..	.T.	TT.C	...
A136_Hportovallartensis	.TA	T.-	..A	C..	.G-	---	-CC	T-	GG.	--	C..	.T.	TT.C	...
A49_Hportovallartensis	.TA	T.-	..AG-	---	-CC	T-	GG.	--	C..	.T.	TT.C	...
YUC51_Hglaberrima	.TA	T.-	...T	.A-	---	-CC	T-	GG.	--	C..	.T.	TT.
YUC57_Hglaberrima	.TA	T.-	...T	.A-	---	-CC	T-	GG.	--	C..	.T.	TT.
A32_Hinornata	.TA	T.T	.AC	C.T	.T-	---	G-	GG.	--	C..	.T.	TC.C	...
A39_Hkefersteini	.TA	T.-	-AC	C.T	TA-	---	-C.	GG.	--	C..	.T.	CT.C	...
A61_Hcinerascens	.TA	T.-	--	CTT	CT-	--A	AC.	G-	GG.	--	C..	.T.	TT.	A..A	...
A62_Hcinerascens	.TA	T.-	--	CTT	CT-	--A	AC.	G-	GG.	--	C..	.T.	TT.	A..A	...
G103_Hcinerascens	.TA	T.-	--	CT.	.T-	--A	AC.	G-	GG.	--	C..	.T.	TT.	A..A	...
A151_Hcinerascens	.TA	T.-	--	CT.	CT-	--A	AC.	G-	GG.	--	C..	.T.	TT.	A..G.A	...
A162_Hcinerascens	.TA	T.-	--	CT.	CT-	--A	AC.	G-	GG.	--	C..	.T.	TT.	A..A	...
A165_Hcinerascens	.TA	T.-	--	CT.	CT-	--A	AC.	G-	GG.	--	C..	.T.	TT.	A..A	...
G277_Hcinerascens	.TA	T.-	--	CTT	T.-	--C	A..	G-	GG.	--	C..	.T.	TT.A	...
A163_Hcinerascens	.TA	T.-	--	CTT	T.-	--C	A..	G-	GG.	--	C..	.T.	TT.A	...
A63_Hparva	.TA	T.-	--	CG.	TT-	---	-C.	GG.	--	C..	.T.	.T.
A65_Hparva	.TA	T.-	--	CG.	TT-	---	-C.	GG.	--	C..	.T.	.T.
A64_Hparva	.TA	T.-	--	CG.	TT-	---	-C.	GG.	--	C..	.T.	.T.
A67_Hbacilla	.TA	T.-	--	AC.	CT-	---	..	.T.	GG.	--	C..	.T.	.T.
A68_Hmactanensis	.TA	T.-	--	CC.	CT-	---	..	.T.	GG.	--	C..	.T.	.T.
G120_Hmactanensis	.TA	T.-	--	CCT	CT-	---	..	.T.	GG.	--	C..	.T.	.T.
A69_Hbacilla	.TA	T.-	--	AC.	CT-	---	..	.T.	GG.	--	C..	.T.	.T.
A70_Hbacilla	.TA	T.-	--	AC.	CT-	---	..	.T.	GG.	--	C..	.T.	.T.
MRAC1832_Hbacilla	.TA	T.-	--	AC.	CT-	---	..	.T.	GG.	--	C..	.T.	.T.
N26_Hmactanensis	.TA	T.-	--	CCT	CT-	---	..	.T.	GG.	--	C..	.T.	.T.
MRAC1820_Hbacilla	.TA	T.-	--	AC.	CT-	---	..	.T.	GG.	--	C..	.T.	.T.
UF8862_Hmactanensis	.TA	T.-	--	CC.	CT-	---	..	.T.	GG.	--	C..	.T.	.T.
UF9111_Hmoebii	.TA	T.-	-A.	..A	..-	---	-C.	GG.	--	C..	.T.	TT.A	..T	...
MHE142_Hzaciae	.TA	T.-	-ATA-	---	-C.	G-	GG.	--	C..	.T.	.T.C	...
G150_Hlentiginosa	.TA	T.-	-ATA-	---	-C.	GG.	--	C..	.T.	.T.C	...
S71_Htubulosa	.TA	T.-	-AT	...	GA-	---	GG.	--	C..	.T.	TT.GC	...
MRAC1830_Hmoebii	.TA	T.-	-AC	..A	G.-	---	-C.	GG.	--	C..	.T.	TT.A	..T	...
A66_Herinaceus	.TA	T.-	-TC	..A	C.-	--C	AC.	GG.	--	C..	.T.	.T.C	...
C125_Herinaceus	.TA	T.-	-TC	..A	C.-	--C	AC.	GG.	--	C..	.T.	.T.C	...
A147_Herinaceus	.TA	T.-	-TC	..A	C.-	--C	AC.	GG.	--	C..	.T.	.T.C	...
N7_Hpoli	.TA	T.-	--T	..A	.A-	---	GG.	--	C..	.T.	TT.C	...

G176_Harenicola	.TA C.- --- .T .T- --- -.A .-. G.. --- C.. .C. TT.C ...
S180_Hatra	.TG A.- --- A.. TT- --C .A .-. G.. --- C.. .T. TT.A ...
G79_Harenicola	.TA T.- --- -T. TA- --G .A C-. G.. --- C.. .T. TT.C ...
A133_Hcarere	.TA T.. .A. .A CT- --A TCA .-. GG. -- C.. .T. TT.G ...
A134_Hcarere	.TA T.. .A. .A CT- --A TCA .-. GG. -- C.. .T. TT.G ...
A135_Hcarere	.TA T.. .A. .A CT- --A TCA .-. GG. -- C.. .T. TT.G ...
S56_Hedulis	.TA A.- TAT C.A CA- --C T.. .-. GG. -- C.. .T. TT.C ...
A58_Hfloridana	.TA C.- -A. CTT CG- --C .A .-. G.. --- C.. .T. TT.C ...
MHE105_Hhilla	.TA C.- -T. AC. .A- --A .A G-. GG. -- C.. .T. .T.C ...
S394_Hleucospilota	.TA C.- --- A.. GA- --A .A .-. GG. -- C.. .T. .T.C ...
N364_Hfuscocinerea	TTA C.- --- .T. ..- --A .A G-. G.. --- C.. .T.C ...
A48_Hsurinamensis	.TA C.- --T A.A TA- --A T.A .-. G.. --- C.. .T. TT.C ...
G340_Hsurinamensis	.TA C.- --T A.A TA- --A T.A .-. G.. --- C.. .T. TT.C ...
N237_Himitans	.TA T.- --- A.A CG- --A .A .-. G.. --- C.. .T. TT.C ...
A52_Himitans	.TA T.- --- A.A CG- --A .A .-. G.. G-- C.. .T. TT.C ...
A138_Himitans	.TA T.- --- A.A CG- --A .A .-. G.. --- C.. .T. TT.C ...
N156_Hlanguens	.TA T.- --T A.T .A- --- -C. .-. G.. --- C.. .T. TT.C ..T
N251_Hlanguens	.TA T.- --T A.T .A- --- -C. .-. G.. --- C.. .T. TT.C ..T
S61_Hflavomaculata	.TA C.- -A. A.T TA- --G TC. .-. G.. --- C.. .T. TT.C ...
A142_Hflavomaculata	.TA C.- -A. A.T TA- --G TC. .-. G.. --- C.. .T. TT.C ...
A143_Hflavomaculata	.TA C.- -A. A.T TA- --G TC. .-. G.. --- C.. .T. TT.C ...
S244_Hflavomaculata	.TA C.- -A. A.T TA- --A .C .-. GG. -- C.. .C. TT.C ...
A145_Hflavomaculata	.TA C.- -A. A.T TA- --A .CC .-. G.. --- C.. .C. TT.C ...
A43_Hpluricuriosa	TTA T.- -T. .T .T CAG T.A .-. G.. --- C..A ...
A51_Himpatiens	.TA T.- --- ... T.- --C .A .G. G.. --- C.. .T.C ...

	TTT	TCT	AAG	AGC	TCT	TAT	TGA	CGA	AAA	GGA	TTG	CGA	CCT	CGA	TGT	TGG	ATT	GGG	GTA	ACC	CGA	GGG	TGC	AGC	AGC	TCT
A59_Ibadionotus	.CCT	C.A	C..	GG.	..CC.	C..	AC.	.A.A
YUC26_Aagassizi	..CT	C.C	G..	..TCC	C..	TT.	A..AT.
A35_Hlubrica	..CT	C.C	G..	..TCC	C..	TT.	A..AT.
A36_Hlubrica	..CT	C.C	G..	..TCC	C..	TT.	A..AT.
N65_Htheeli	..CT	C..	G..	..TC.	C..	TT.	A..AT.
N66_Htheeli	..CT	C..	G..	..TC.	C..	TT.	A..AT.
N69_Htheeli	..CT	C..	G..	..TC.	C..	TT.	A..AT.
DEUT08_Hportovallartensis	..CT	C..	C..	G..	..TCC	C..	TC.A
A137_Hportovallartensis	..CT	C..	C..	G..	..TCC	C..	TC.A
A136_Hportovallartensis	..CT	C..	C..	G..	..TCC	C..	TC.A
A49_Hportovallartensis	..CT	C..	C..	G..	..TCC	C..	TC.A
YUC51_Hglaberrima	..CT	C..	G..	..TCC	C..	TC.A
YUC57_Hglaberrima	..CT	C..	G..	..TCC	C..	TC.A
A32_Hinornata	.CC	.T.T	C..A.	GG.	..TCC	C..	TT.A
A39_Hkefersteini	.CCT	C..	GG.	..TC.	C..	TT.A
A61_Hcinerascens	.CCT	C..	GGG	..CCT	T..	.T.A
A62_Hcinerascens	.CCT	C..	GGG	..CCT	T..	.T.A
G103_Hcinerascens	CCCT	C..	GGG	..CCT	C..	.TGA
A151_Hcinerascens	CCCT	C..	GGG	..CCT	C..	.T.A
A162_Hcinerascens	CCCT	C..	GGG	..CCT	C..	.T.A
A165_Hcinerascens	CCCT	C..	GGG	..CCT	C..	.T.A
G277_Hcinerascens	.CCT	C..	GGG	..CCT	T..	.T.A
A163_Hcinerascens	.CCT	C..	GGG	..CCT	T..	.T.A
A63_Hparva	..CT	C..	GG.	..TCC	C..	TT.A
A65_Hparva	.CCT	C..	GG.	..TCC	C..	TT.	.S.	Y..	..A
A64_Hparva	.CCT	C..	GG.	..TCC	C..	TT.A
A67_Hbacilla	.CCT	C.C	GG.	..TCC	C..	TT.A
A68_Hmactanensis	.CCT	C..	GG.	..TCC	C..	TT.A
G120_Hmactanensis	.CCT	C..	GG.	..TCC	C..	TT.A
A69_Hbacilla	.CCT	C.C	GG.	..TCC	C..	TT.A
A70_Hbacilla	.CCT	C.C	GG.	..TCC	C..	TT.A
MRAC1832_Hbacilla	.CCT	C.C	GG.	..TCC	C..	TT.A
N26_Hmactanensis	.CCT	C..	GG.	..TCC	C..	TT.A
MRAC1820_Hbacilla	.CCT	C.C	GG.	..TCC	C..	TT.A
UF8862_Hmactanensis	.CCT	C..	GG.	..TCC	C..	TT.A
UF9111_Hmoebii	C.C	.T.T	C..	G.G	A.TCC	C..	TT.A
MHE142_Hzaca	.CCT	C..	GG.	..TCC	C..	TT.A
G150_Hlentiginosa	.CCT	C..	GG.	..TCC	C..	TT.A
S71_Htubulosa	.CCT	C..	GG.	..TCC	C..	TT.A
MRAC1830_Hmoebii	C.CT	C..	G.G	A.TCC	C..	TT.A
A66_Herinaceus	.CC	...	G..	..T	C..	GG.	..TCC	C..	.T.A
C125_Herinaceus	.CC	...	G..	..T	C..	GG.	..TCC	C..	.T.A
A147_Herinaceus	.CC	...	G..	..T	C..	GG.	..TCC	C..	.T.A
N7_Hpoli	.CCT	C..	GG.	..TCC	C..	TT.A

G176_Harenicola	.CC	.T.T	C..	GG.	..TCC	C..	TT.A
S180_Hatra	C.C	...	G..	.T	C..	C..	...	G.G	..TA.	C..	TT.	C..AG.
G79_Harenicola	.CCT	C..	GG.	..T	AA.	.CT	C..	TT.A
A133_Hcarere	..CT	C..	G..	..TCC	C..	TT.	A..AT.
A134_Hcarere	..CT	C..	G..	..TCC	C..	TT.	A..AT.
A135_Hcarere	..CT	C..	G..	..TCC	C..	TT.	A..AT.
S56_Hedulis	.CC	...	G..	.T	C..	GG.	..CCC	C..	TT.A
A58_Hfloridana	.CC	..CT	C..	GGG	..TCC	T..	.TGAC
MHE105_Hhilla	CCC	.T.T	C..	GGG	..TCC	C..	TT.A
S394_Hleucospilota	CCC	.T.T	C..A. GGG	..TCT	C..	TT.A
N364_Hfuscocinerea	.CCT	C..	GGG	..TG.	C..	TT.A
A48_Hsurinamensis	CCCT	C..	GGG	..TCC	T..	TT.A
G340_Hsurinamensis	CCCT	C..	GGG	..TCC	T..	TT.A
N237_Himitans	CCCT	C..	GGG	..TCC	C..	TT.A
A52_Himitans	CCCT	C..	GGG	..TCC	C..	TT.A
A138_Himitans	CCCT	C..	GGG	..TCC	C..	TT.A
N156_Hlanguens	CCCT	C..	GGG	A.TCC	T..	TT.A
N251_Hlanguens	CCCT	C..	GGG	A.TCC	T..	TT.A
S61_Hflavomaculata	CCC	...	G..	.T	C..	C..	...	GGG	..CCC	C..	TT.A
A142_Hflavomaculata	CCC	...	G..	.T	C..	C..	...	GGG	..TCC	C..	TT.A
A143_Hflavomaculata	CCC	...	G..	.T	C..	C..	...	GGG	..TCC	C..	TT.A
S244_Hflavomaculata	CCC	.T.	G..	.T	C..	C..	...	GGG	..TCC	C..	TT.A
A145_Hflavomaculata	CCC	.T.	G..	.T	C..	C..	...	GGG	..TCC	C..	TT.A
A43_Hpluricuriosa	CCCT	C..	GGG	..CCC	T..	TTTA
A51_Himpatiens	.CC	.T.T	C..A. GG.	..TCC	C..	TT.A

A59_Ibadionotus	C-A	GAG	GTT	GGA	CTG	TTC	GTC	CAT	TAA	TTC	CCT
YUC26_Aagassizi	G-	A..	..CG.	...	AG.	..C
A35_Hlubrica	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A36_Hlubrica	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
N65_Htheeli	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
N66_Htheeli	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
N69_Htheeli	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
DEUT08_Hportovallartensis	G-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A137_Hportovallartensis	G-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A136_Hportovallartensis	G-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A49_Hportovallartensis	G-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
YUC51_Hglaberrima	G-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
YUC57_Hglaberrima	G-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A32_Hinornata	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A39_Hkefersteini	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A61_Hcinerascens	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A62_Hcinerascens	A-	AC.	.A.	A..	T..	...	AG.	...
G103_Hcinerascens	AT.	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A151_Hcinerascens	AT.	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A162_Hcinerascens	AT.	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A165_Hcinerascens	AT.	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
G277_Hcinerascens	A-	AT.	...	A..	T..	...	AG.	...
A163_Hcinerascens	A-	AT.	...	A..	T..	...	AG.	...
A63_Hparva	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A65_Hparva	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A64_Hparva	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A67_Hbacilla	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A68_Hmactanensis	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
G120_Hmactanensis	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A69_Hbacilla	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A70_Hbacilla	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
MRAC1832_Hbacilla	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
N26_Hmactanensis	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
MRAC1820_Hbacilla	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
UF8862_Hmactanensis	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
UF9111_Hmoebii	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
MHE142_Hzacaе	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
G150_Hlentiginosa	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
S71_Htubulosa	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
MRAC1830_Hmoebii	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...
A66_Herinaceus	A-	AT.	...	A..	T..	...	AG.	...
C125_Herinaceus	A-	AT.	...	A..	T..	...	AG.	...
A147_Herinaceus	A-	AT.	...	A..	T..	...	AG.	...
N7_Hpoli	A-	AC.	...	A..	T..	...	AG.	...

G176_Harenicola	A-. AC. -. A.. T.. ... AG. ...
S180_Hatra	A-. A.. ... A.. T.. ... AA. ...
G79_Harenicola	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. .T.
A133_Hcarere	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
A134_Hcarere	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
A135_Hcarere	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
S56_Hedulis	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
A58_Hfloridana	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
MHE105_Hhilla	A-. AT. ... A.. T.. ... AG. ...
S394_Hleucospilota	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
N364_Hfuscocinerea	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
A48_Hsurinamensis	A-G AC. ... A.. T.. ... AG. ...
G340_Hsurinamensis	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
N237_Himitans	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
A52_Himitans	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
A138_Himitans	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
N156_Hlanguens	A-. AT. ... A.. T.. ... AG. ...
N251_Hlanguens	A-. AT. ... A.. T.. ... AG. ...
S61_Hflavomaculata	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
A142_Hflavomaculata	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
A143_Hflavomaculata	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
S244_Hflavomaculata	A-. AT. ... A.. T.. ... AG. ...
A145_Hflavomaculata	A-. AT. ... A.. T.. ... AG. ...
A43_Hpluricuriosa	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...
A51_Himpatiens	A-. AC. ... A.. T.. ... AG. ...

**ANEXO III
MATRIZ CONDENSADA DE DATOS MORFOLÓGICOS**

En el nombre de las especies, la H. corresponde al género *Holothuria* y la I. al género *Isostichopus*.

	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	
<i>H. lubrica</i>	1	0	0	1	0	2	0	1	2	0	2	0,2	2	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. portovallartensis</i>	1	0	0	1	0	2	0	1	2	0	2	0	2	2	1,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. carere</i>	1	0	0	1	0	2	0	1	2	0	2	0,2	2	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. glaberrima</i>	1	0	0	1	0	2	0	2	2,3	0	2	0	2	2	1,2	0	0,1	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. parva</i>	0,1	0	0	1	0	2	0	1	2	0	2	0	2	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. mactanensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	2	0	2	2	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. theeli</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	2	0	0,1,2	0	2	2	1	0,1	1	0,1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. bacilla</i>	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0	2	0	2	2	1	0,1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. erinaceus</i>	0,1	0	0	1	0	2	0	1	2	0	2	0	2	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. sinica</i>	0	0	0	1	0	1	0	2	2	0	2	1	2	2	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. moebii</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	2	0	2	0,1,2	1	2	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. imitans</i>	1	0	0	1	0	2	0	2	2	0	2	0,1,2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	2	3	1
<i>H. surinamensis</i>	1	0	0	1	0	2	0	2	2	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	2	0	2	3	1
<i>H. cinerascens</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0	2	0	0	0	0	1	0,1	0	1	0	1	1	2,3	3	3	3	2	3	2	3	2,3
<i>H. flavomaculata</i>	1	0	1	1	0	2	0	2	2	0	2	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	2	0	2	3	1
<i>H. kefersteini</i>	1	0	0	1	0	2	1	1	2	0	2	0	2	2	1	1	1	1	0	0	1	1	4	3	3	2	3	2	3	3	
<i>H. inornata</i>	1	0	0	1	0	2	1	1	2	0	1,2	0,2	0	0	0	0,1	1	1	0	0	1	1	4	3	3	2	3	2	3	3	
<i>H. edulis</i>	1	0	0	1	1	2	0	1	2	0	1,2	0	0	0	0	0,1	0	1	0	1	1	1	2	2	2	2	4	2	3	2	
<i>H. atra</i>	1	0	0	1	0	2	1	1	2,3	0	2	0	2	1	1	1	0,1	1	0	0	1	1	4	3	5	2	3	2	3	3	
<i>H. leucospilota</i>	1	1	0	1	1	2	0	2	2	0	0	0,1	1	2	-	0	1	0	0	0	1	2	4	3,4	4	2	2	2	2	2,3	
<i>H. floridana</i>	1	0	0	1	1	2	0	1	1,3	0	2	0,2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	3	3	2	3	2	3	2,3	
<i>H. tubulosa</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	2	0	2	0	1	2	-	1	1	0	0	0	1	2	4	3	4	2	2	2	3	3	
<i>H. zacaе</i>	1	0	0	2	1	0	0	2	2	0	0,2	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	1	2	4	4	5	2	2	2	2	3	
<i>H. lentiginosa</i>	1	0	-	1	1	2	0	1	2	0	0,2	0,1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	2	4	4	5	2	2	2	2	3	
<i>H. arenicola</i>	1	1	0	1	1	2	0	1	2	0	2	0,2	2	2	2	0	1	0,1	0	0	1	2	2	3	4	2	2	2	2	3	
<i>H. impatiens</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	2	0	2	0	1	2	1	1	1	0	0	0	1	2	2	4	5	2	2	2	2	3	
<i>H. hilla</i>	1	0	0	1	0	0	1	2	2	0	0	0	1	2	2	0	1	0	0	0	1	2	2	4	5	2	2,3	2	2	3	
<i>H. pluricuriosa</i>	1	0	0	1	1	2	1	2	2	0	0	0	3	2	2	0	0,1	0	0	0	1	1	2	2	2	1	1	1,2	1	1	
<i>I. badionotus</i>	1	0	0	2	1	2	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	-	-	1	1	2	2	4	4	2	3	2	2	3	

	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58
<i>H. lubrica</i>	4	0	0	0	0	0	4	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. portovallartensis</i>	4	0	0	0	0	0	5	2	2,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. carere</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
<i>H. glaberrima</i>	4	0	0	0	0	0	1,2	2	1,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. parva</i>	4	0	0	0	0	0	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. mactanensis</i>	4	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. theeli</i>	4	0	0	0	0	0	5	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. bacilla</i>	4	0	0	0	0	0	4	1	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. erinaceus</i>	4	0	0	0	0	0	5	1	1,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. sinica</i>	4	0	0	0	0	0	5	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>H. moebii</i>	4	0	0	0	0	0	6	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. imitans</i>	4	0	0	0	0	0	1	1	5	0	1	1	1	1	1	1	2	1	2	3	1	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. surinamensis</i>	4	0	0	0	0	0	5	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	2	3	1	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. cinerascens</i>	4	0	0	0	0	0	6	2	1	0	1	1	2	2	3	3	2	2,3	2	3	2,3	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. flavomaculata</i>	4	0	0	0	0	0	3	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	2	3	1	4	0	0	0	0	0	0
<i>H. kefersteini</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	2	1	3	2	2	2	3	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. inornata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	2	2	2	2	2,3	2	3	2,3	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. edulis</i>	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	2	2	2	2	4	2	3	2	3	0	0	0	0	0	1
<i>H. atra</i>	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	3	2	3	4	2	3	2	3	3	3	0	0	0	0	0	1
<i>H. leucospilota</i>	1	2	1	1,2	2	0	0	0	0	0	0	1	3	2	3,4	4	2	2	2	2	2,3	1	2	1	1,2	1,2	1	0
<i>H. floridana</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	2	3	3	2	3	2	3	3	2	0	0	0	0	0	0
<i>H. tubulosa</i>	1	3	2	1	2	0	0	0	0	0	1	2	3	2	3	4	2	2	2	3	3	1	3	2	1	1	2	0
<i>H. zacaе</i>	1	2	1	2	2	0	0	0	0	0	1	1	3	3	4	5	2	2	2	2	3	1	2	1	2	2	1	0
<i>H. lentiginosa</i>	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2	3	2	4	4	2	2	2	2	2,3	1	2	1	1	1	1	0
<i>H. arenicola</i>	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	1	2	2	2	3,4	4	2	2	2	2	2,3	1	1	1	1	1	2	0
<i>H. impatiens</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2	2	2	4	4	2	2	2	2	3	1	1	1	1	1	1	0
<i>H. hilla</i>	1	2	1	2	2	0	0	0	0	0	1	2	2	2	4	4	2	2,3	2	2	3	1	2	1	2	2	1	0
<i>H. pluricuriosa</i>	1	2	1	2	2	0	0	0	0	0	1	1	2	2	2	2	1	1	1,2	1	1	1	2	1	2	2	1	0
<i>I. badionotus</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	1	0	2	2	4	4	2	3	2	2	3	4	0	0	0	0	0	0

	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82
<i>H. lubrica</i>	4	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>H. portovallartensis</i>	5	2	2,4	0	1	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>H. carere</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>H. glaberrima</i>	1,2	2	1,2	0	1	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>H. parva</i>	4	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>H. mactanensis</i>	1	1	1	0	1	0	0,1,2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>H. theeli</i>	5	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>H. bacilla</i>	4	1	1,5	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>H. erinaceus</i>	1,2,5	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>H. sinica</i>	5	1	5	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>H. moebii</i>	6	2	1	0	1	0	1,2,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
<i>H. imitans</i>	1	1	5	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	1	1	1	2	1	4	0	0	0	0	0
<i>H. surinamensis</i>	5	1	1	0	1	0	1	0	0	0	2	1	1	1	1	1	2	1	4	0	0	0	0	0
<i>H. cinerascens</i>	6	2	1	0	1	0	3	0	0	0	1	1	2	2,3	3	3	2	2,3	4	0	0	0	0	0
<i>H. flavomaculata</i>	3	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	2	1	4	0	0	0	0	0
<i>H. kefersteini</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	3	3	3	2	2	3	0	0	0	0	0	0
<i>H. inornata</i>	0	0	0	0	1	0,2	0	0	0	0	1	1	2,3	2	2	2	2	2,3	4	0	0	0	0	0
<i>H. edulis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	2	2	2	3	2	2	4,5	0	0	0	0	0
<i>H. atra</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	2	3	4	3	2	3	3	0	0	0	0	1
<i>H. leucospilota</i>	0	0	0	0	1	0	1	2	2,3	2	1	1	3	3	4	2	1	3	1	1	1	2	1	0
<i>H. floridana</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	2	2	2	3	2	3	2	0	0	0	0	0
<i>H. tubulosa</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	2	3	2	2	2	2	2	5	0	0	0	0	0
<i>H. zacaе</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	3	3	4	5	2	1	3	1,4	2	1	1	1	0
<i>H. lentiginosa</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	3	3	4	4	2	1	3	1,4,5	2	2	1	1	0
<i>H. arenicola</i>	0	0	0	0	1	0,2	1	0	0	0	1	3	2	3	4	2	1	3	1,4	1	1	2	2	0
<i>H. impatiens</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	3	2	4	4	2	1	3	1,4	2	1	1	1	0
<i>H. hilla</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	3	2	4	4	2	1	3	1,4	2	2	2	1	0
<i>H. pluricuriosa</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	1	2	2	2	2	1	3	1,4	2	2	2	1	0
<i>I. badionotus</i>	1	2	1	1	1	0,3	1	1	1	3	1	3	2	4	4	2	1	3	4	0	0	0	0	0

	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105
<i>H. lubrica</i>	4	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	4	2	1	0
<i>H. portovallartensis</i>	2,5	1	2	0,1,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	2,5	1,2	1,2,5	0
<i>H. carere</i>	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>H. glaberrima</i>	1,2	2	1,2	1,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1,2	1,2	1,2	0
<i>H. parva</i>	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	4	1	1	0
<i>H. mactanensis</i>	1	1,2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	1	2	1	0
<i>H. theeli</i>	5	1	2,4	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	5	1	4	0
<i>H. bacilla</i>	4	1	1,6	0,1,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	4	1	6	0
<i>H. erinaceus</i>	1,2,5	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	5	1	1	0
<i>H. sinica</i>	5	1	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	5	1	6	0
<i>H. moebii</i>	6	1,2	1	0,2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	6	1,2	1	0
<i>H. imitans</i>	1	1,2	2,3,5	1,2	3	2	1	1	1	1	1	2	1	4	0	0	0	0	0	1	2	2,6	0
<i>H. surinamensis</i>	5	2	1	2	3	2	1	1	1	1	1	2	1	4	0	0	0	0	0	5	1	1	0
<i>H. cinerascens</i>	2,3,6	2	1	0,1,2	0	1	1	3	2	2	3	2	2	4	0	0	0	0	0	6	2	1	0
<i>H. flavomaculata</i>	3	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1	4	0	0	0	0	0	3	1	1	0
<i>H. kefersteini</i>	0	0	0	2	3	1	1	3	3	3	3	2	3	4	0	0	0	0	0	1	2	1	0
<i>H. inornata</i>	1	1	2	0,2	3	1	1	3	3	3	3	2	3	4,6	0	0	0	0	1	1	1	2	0
<i>H. edulis</i>	1	1	2	1,2	3	1	1	2	2	2	2	2	2,3	1,3,5	0	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>H. atra</i>	0	0	0	1	3	1	1	3	3	4	3	2	3	3,4	0	0	0	0	1	1	2	1,2	0
<i>H. leucospilota</i>	0	0	0	0	3	1	2	3	3	4	2	1	3	0,4	1	1	1	2	0	1	1	1	0
<i>H. floridana</i>	0	0	0	0,1	3	2	1	2	2	2	3	2	3	2,4	0	0	0	0	0	1	2	1	0
<i>H. tubulosa</i>	0	0	0	0	3	1	2	3	3	3	3	2	3	0,6	3	2	1	1	0	0	0	0	0
<i>H. zacaе</i>	1	1	2,3,6	0,1	3	1	3	3	4	5	2,3	1	2,3	4	0	0	0	0	0	1	1	2,3	0
<i>H. lentiginosa</i>	1	2	1,3	0,2	3	1	3	3	4	4	2	1	3	0,4	2	1	1	1	0	1	2	1	0
<i>H. arenicola</i>	1	1,2	3,6	1,2	2	1	3	2	3,4	4	2	1	3	0,4	1	1	1	2	0	1	1,2	3,4	0
<i>H. impatiens</i>	1	2	3	2	2	1	3	2	4	4	2	1	3	0,4,6	1	1	1	1	0	1	2	3	0
<i>H. hilla</i>	1	2	4	1,2	3	1	3	2	4	4	2,3	1	3	0,4	2	1	2	2	0	1	1,2	4,6	0
<i>H. pluricuriosa</i>	1	1	3,6	0,2	1	2	1	2	2	2	2	1	3	0,4	2	1	2	2	0	1	1,2	2,3	0
<i>I. badionotus</i>	1	1	2	0	0	1	3	2	4	4	3	1	3	4	0	0	0	0	0	1	2	1	1

	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118
<i>H. lubrica</i>	2,3,4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>H. portovallartensis</i>	1,2,3	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>H. carere</i>	1,2,3	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>H. glaberrima</i>	2,3	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>H. parva</i>	1,2,3	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>H. mactanensis</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>H. theeli</i>	1,3	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>H. bacilla</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>H. erinaceus</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0,1	0	0
<i>H. sinica</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>H. moebii</i>	1,3	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>H. imitans</i>	1,2,4	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>H. surinamensis</i>	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>H. cinerascens</i>	1,2	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>H. flavomaculata</i>	2,3	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>H. kefersteini</i>	1,3,4	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>H. inornata</i>	3	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>H. edulis</i>	1,3	2	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1
<i>H. atra</i>	2	3	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>H. leucospilota</i>	1	3	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>H. floridana</i>	2,3	3	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>H. tubulosa</i>	3	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>H. zacaе</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>H. lentiginosa</i>	3	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>H. arenicola</i>	2	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>H. impatiens</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>H. hilla</i>	3	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>H. pluricuriosa</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>I. badionotus</i>	1	0	1	1	0	1	0	-	-	-	-	1	1

ANEXO IV

CLAVE DE IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES DEL SUBGÉNERO *Selenkothuria* DEICHMANN, 1958

- 1 Barrotes presentes en la pared del cuerpo.....2
1' Barrotes ausentes de la pared del cuerpo, únicamente presentes en papilas dorsales, anales y de la base de los tentáculos. Barrotes lisos con una o varias perforaciones terminales.....***Holothuria carere* Honey-Escandón & Solís-Marín, 2011**
- 2 Espículas en forma de placa o de barrote liso con borde espinoso o dentado, con perforaciones variables.....3
2' Espículas en forma de barrote con superficie granulada, a menudo con perforaciones terminales y rara vez con perforaciones laterales. Pies ventrales con placas en forma de H. Árboles respiratorios con barrotes lisos.....***Holothuria moebii* Ludwig, 1883**
- 3 Espículas en forma de barrote.....4
3' Espículas en forma de placa y de barrote corto, de tamaño muy grande, con pocos hoyos y margen dentado.....***Holothuria theeli* Deichmann, 1938**
- 4 Barrotes generalmente rectos.....5
4' Barrotes generalmente curvos.....10
- 5 Barrotes generalmente sin perforar.....6
5' Barrotes generalmente perforados.....8
- 6 Barrotes planos y angostos, de bordes sinuosos, rara vez presentan una bifurcación o una perforación terminal. Barrotes presentes en los músculos retractores de la cloaca. Individuos juveniles (< 3cm) presentan pocas mesas en la pared del cuerpo
.....***Holothuria mactanensis* Tan Tiu, 1981**
- 6' Barrotes espinosos.....7
- 7 Barrotes cortos, masivos y gruesos, con espinas cortas y anchas. Barrotes presentes en los músculos retractores de la cloaca.....***Holothuria parva* Krauss in Lampert, 1855**
7' Barrotes alargados y angostos, con espinas largas y anchas, a menudo con una perforación distal o varias laterales. Barrotes presentes en los músculos retractores de la cloaca. Individuos juveniles (< 2cm) presentan pocas mesas en la pared del cuerpo
.....***Holothuria bacilla* Cherbonnier, 1988**
- 8 Barrotes planos largos, perforados distal o lateralmente.....9
8' Barrotes planos cortos, lisos, con pequeñas proyecciones laterales y distales, a menudo con una o más perforaciones distales y varias laterales. Barrotes presentes en los músculos retractores de la cloaca.....***Holothuria erinaceus* Semper, 1878**
- 9 Barrotes con pocos hoyos terminales y numerosos laterales, a menudo sin perforar con proyecciones laterales o espinas dobles. Barrotes ventrales con puntas redondeadas,

proyecciones laterales anchas y pocas perforaciones pequeñas. Barrotes presentes en los músculos retractores de la cloaca.....***Holothuria sinica* Liao, 1980**

9' Barrotes con muchos hoyos terminales y pocos laterales, en general el hoyo terminal central más grande que el resto y pocas proyecciones laterales. Barrotes se ensanchan hacia las porciones terminales.***Holothuria vittalonga* Cherbonnier, 1988**

10 Barrotes con pocas o ninguna perforación.....**11**

10' Barrotes con gran número de pequeñas perforaciones terminales y/o laterales., dando apariencia de encaje; planos, anchos, con bordes dentados, generalmente una cresta presente en el eje del barrote.....***Holothuria portovallartensis* Caso, 1954**

11 Barrotes espinosos, rara vez con extremos perforados. Gran variación en espinas, desde barrotes con poste liso y puntas rugosas, hasta barrotes densamente espinosos
.....***Holothuria lubrica* Selenka, 1867**

11' Barrotes lisos, generalmente perforados en los extremos; a menudo, espinas diminutas en toda la superficie, dando una apariencia rugosa, puntas rugosas
.....***Holothuria glaberrima* Selenka, 1867**