



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(BIOLOGÍA MARINA)

“VARIACIONES MORFOLÓGICAS EN *Ophiactis savignyi* (Müller & Troschel, 1842)
(OPHIUROIDEA: OPHIACTIDAE)”

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:
NOE SALGADO ORTIZ

TUTOR
Dr. FRANCISCO ALONSO SOLÍS MARÍN
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

COMITÉ TUTOR
Dr. MICHEL EDMOND HENDRICKX RENERS
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
Dra. BLANCA ESTELA BUITRÓN SÁNCHEZ
INSTITUTO DE GEOLOGÍA
Dr. ALFREDO LAGUARDA FIGUERAS
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
Dr. ABRAHAM KOBELKOWSKY DÍAZ
FACULTAD DE CIENCIAS

MÉXICO, D. F. ABRIL 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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



VARIACIONES MORFOLÓGICAS EN
Ophiactis savignyi (Müller & Troschel, 1842)
(OPHIUROIDEA: OPHIACTIDAE)

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias

(Biología Marina)

presenta

NOE SALGADO ORTIZ

Director de tesis: Dr. FRANCISCO ALONSO SOLÍS MARÍN

Comité tutorial: Dr. MICHEL EDMOND HENDRICKX RENERS

Dra. BLANCA ESTELA BUITRÓN SÁNCHEZ

Dr. ALFREDO LAGUARDA FIGUERAS

Dr. ABRAHAM KOBELKOWSKY DÍAZ

México, D. F., Abril 2016.

Dedicatorias

A mis padres Genaro Salgado Lazcano y María Isabel Ortiz López que disfrutaban viajar tanto como yo.

A Estefany Pérez Aguilar porque seguimos riendo, odiando, jugando, maldiciendo y sobre todo siendo felices juntos.

A todos los integrantes de mi familia canina y felina quienes son tan inteligentes como para estar siempre de buen humor.

“Ser agradecido con lo que tenemos y con las personas que se cruzan en nuestras vidas es fundamental, ya que la gran mayoría de las cosas que logramos es por las decisiones que tomamos y lo que tenemos es justo lo que nos merecemos”

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la oportunidad de formar parte de ella y fungir como mi segundo hogar.

A todas las Autoridades y miembros del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por su paciencia y ayuda desde el proceso de inscripción hasta el proceso de titulación.

A la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología por haberme apoyado durante mis estudios de maestría y estancia estos dos años.

A mis padres Genaro Salgado Lazcano y María Isabel Ortiz López que son parte esencial en mi formación humana y académica y sin importan lo lejos que nos encontremos en ocasiones siempre los llevo conmigo, en sus hábitos, sus gestos y en las decisiones que tome y de ese modo sé que nunca estaré solo.

A la Química Bacterióloga Parasitóloga de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional: Estefany Pérez Aguilar, con quien la he pasado genial desde hace 9 años y con quien he ido corriendo, caminando y tropezado siempre tomados de la mano.

Al Dr. Francisco A. Solís Marín del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos del ICML-UNAM, por permitirme trabajar a su lado, reírme de sus chistes, desesperarme y disfrutar con el “15th IEC”, pero sobre todo por tener la fortuna de conocer a tan maravilloso homínido que siempre está dispuesto a ayudar y a proponer nuevos retos.

Al Dr. Alfredo Laguarda Figueras del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos del ICML-UNAM, por tener la sabiduría y buen humor que siempre contagia, es un honor y un placer conocer personas con trayectorias tan exitosas y sobre todo por formar parte de su equipo de trabajo.

A los miembros del comité tutorial, el Dr. Michel Edmond Hendrickx Reners, la Dra. Blanca E. Buitrón Sánchez y el Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz por tomarse el tiempo y la

dedicación de revisar este trabajo y hacerle grandes aportaciones, además de aprender un montón de cosas sobre un montón de cosas.

A la M. en C. Alicia de la Luz Durán González, técnico del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos del ICML-UNAM, por recibirme siempre con una sonrisa, facilitarme material necesario para la elaboración de esta tesis y siempre darme ánimos y apoyarme en todo.

Al Dr. T. Chad Walter, al Dr. David Pawson, a la Dra. Cheryl Bright y al Dr. Jon Norenburg del Natural History Museum, Smithsonian Institution de Washington D. C. U.S. A., por todo su apoyo para la realización de este proyecto y hacer agradable mi estancia.

Al Dr. Adam J. Baldinger y Penny Benson del Museum of Comparative Zoology (MCZ), Harvard University, Boston, U. S. A., por su colaboración y amabilidad durante mi estancia.

A la Biól. Yolanda Hornelas Orosco, la M. en C. María Berenit Mendoza Garfias y al Dr. Scott Wittacker, por participar en este proyecto apoyándome con las sesiones de microscopía electrónica y compartir sus historias durante las sesiones.

A la Biól. Susana Guzmán Gómez del laboratorio de microscopía y fotografía de la biodiversidad encargada del área de fotografía multifocal, por participar en este proyecto capacitándome y apoyándome durante las sesiones de microscopía.

Al Dr. Gustav Paulay y a la Dra. Amanda M. Bemis del Florida Museum of Natural History (FLMNH), U. S. A., a la Dra. Lourdes M. Rojas del Yale Peabody Museum of Natural History (YPMNH), U. S. A., al Dr. Tim O'Hara y al Dr. Chris Rowley del Museum of Victoria (MV), Australia y al Dr. Tom Schiøtte del Zoological Museum de Dinamarca de la Universidad de Copenhague (ZMUC), por su colaboración en la búsqueda de material y por los préstamos del mismo.

A la M. en C. Tania Pineda Enríquez por todas sus revisiones, aportaciones y confianza en la realización de este trabajo.

A mi familia canina y felina: Oblina†, Nube†, Apa†, Zeldat†, Silvestronius A†, Silvestronius B†, Wachiminga†, Espiralito†, Chato†, Botas†, Manchas, Canela, Grafita, Lala y Bengala, que siempre han estado conmigo sin importarles si soy inteligente o tonto, rico o pobre y sin embargo todos los días me hacen sentir especial, eso es muy difícil encontrarlo en las personas (modificado de Marley & Me, 2008).

A todos los compañeros del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos del ICML-UNAM: Julio, Andrea, Tania, Quetzali, Caro, Taira, Daniel, Daniela, Axel, Alexa Gualito, Dra. Alexa, Magali, Rebeca, Giovanna, Lili, Paco, Mauricio, Lupita, Armando, Carlos, Paola, Osmar, Ana, Itzel y Diego por compartir conmigo parte de sus vidas.

A mi amigo de toda la vida Onahi y a su esposa Tania con quienes la paso genial.

A mis amigos de toda vida: Onahi, Edson, Ernesto e Ismael, que juntos son “Los hermanos Onahi” y sus padres el Sr. Ismael y a la Sra. Julia con quienes la he pasado de súper lujo y son parte de mi familia.

A toda la familia Pérez que me ha hecho sentir parte de ella y especialmente al Sr. Leonardo, a la Sra. Cristina, a Leonardo y a Cesar.

A mis amigos y a la vez aliados de parranda: Mariana, Fernando, Máyela, Liz, Andrea, Leonardo y Thalía, de los que siempre he estado muy agradecido de haberlos conocido y compartido muchas aventuras y desventuras durante y después de la carrera.

A todos mis amigos de viajes y juergas: Rebeca, Fabián, Marbella, David, Goyo, Jonathan, Beti, Eric, Nayeli y Fabiola que siempre se han portado buena onda, aunque tengan el problema del alcoholismo así se les aprecia.

A mis amigos en Chad's: Luis, William y David porque siempre pasamos buenos ratos y muchas aventuras y desventura en DC y NY junto a nuestro amigo Sai.

A mis amigos brasileños y a toda la gente de “POETS” que siempre me hicieron sentir como en casa.

A Jessica por su gran ayuda en la revisión de mis escritos en inglés, por hacer que mi estancia en el SNMNH fuese genial y hacer el esfuerzo por comprender mi inglés “prehispanico”.

A toda la gente de Jamaica Plain: Melissa, Tom, Ginny, Beth, Kate y demás gente que tuve el honor de conocer en ese maravilloso lugar al cual volveré siempre que pueda.

A mis profesores de la FESI: Felipe y José Luis que siempre me mostraron su apoyo durante la licenciatura y me alentaron a continuar con la maestría.

A mis amigos y compañeros de la maestría: Mariana, Angélica, Alejandro, Sarai y Sergio con quienes continúa “Ñoñeando”.

Resumen

“La especie más común del mundo”, como fue señalada *Ophiactis savignyi* por H. L. Clark en 1946, es un equinodermo de la clase Ophiuroidea, que se caracteriza principalmente por presentar tallas de 3-6 mm en su diámetro del disco, por poseer gran capacidad de regeneración, reproducirse sexual y asexualmente, tener seis brazos y ser tropicopolita. Ligado a esto *O. savignyi* presenta una gran variabilidad morfológica, lo que conlleva a ambigüedades taxonómicas. Por lo tanto, se requiere una descripción detallada con base en las variaciones morfológica: generadas por la regeneración, el crecimiento y los modos de reproducción, para entender su identidad taxonómica. El estudio consistió en la descripción de especímenes de diferentes tallas, regiones y grados de regeneración, empleando caracteres externos y microestructurales internos y externos. Se examinaron 350 especímenes con relación a *O. savignyi*, de los que 18 especímenes corresponden a sinónimos, 36 a especies afines y 296 a especímenes voucher. El material voucher examinado de *O. savignyi* corresponde a siete áreas biogeográficas. El carácter morfológico externo más conspicuo y fiable en la identificación taxonómica de *O. savignyi* reside en los escudos radiales; mayores a un tercio el diámetro del disco. Mediante el análisis de las placas dentales se puede inferir el modo de reproducción y el grado de regeneración. La hexamería en *O. savignyi* está asociada al modo de reproducción asexual, por fisión del disco, que es el principal modo de reproducción (>92%). La fisión del disco ocurre en un plano asimétrico a lo largo del disco y puede presentarse en más de una ocasión en un mismo organismo. La regeneración está principalmente precedida de la fisión y comprende varias etapas. Los especímenes con cinco brazos (>5%) no muestran rasgos de fisión, por lo que podrían ser producto de la reproducción sexual y los de siete brazos (>2%) son producto de una fisión y una regeneración atípica. Durante la regeneración el número de brazos siempre mantiene la misma proporción que la de las mandíbulas. Los especímenes examinados pertenecientes a las siete regiones presentan diferentes rasgos morfológicos, principalmente asociados a las tallas y los grados de regeneración y no a su distribución.

Tabla de contenido

Dedicatorias.....	III
Agradecimientos.....	IV
Resumen	8
Introducción.....	12
Reproducción y regeneración	13
Hábitat	13
Antecedentes.....	7
Historia taxonómica.....	7
Plasticidad reproductiva	9
Sistemática.....	10
Planteamiento del problema	12
Justificación.....	13
Hipótesis.....	13
Objetivos.....	13
General:	13
Específicos:.....	13

Recursos e infraestructura	14
Material y métodos	16
Compilación y revisión de literatura	16
Búsqueda y revisión de ejemplares	16
Microscopia Electrónica de Barrido	18
Resultados.....	20
Material examinado	20
Sinónimos	25
Especies afines.....	26
Especímenes de <i>O. savignyi</i>	27
Morfología externa	29
Morfología microestructural interna y externa.....	32
Fisión y regeneración	35
Fisión primaria.....	38
Fisión múltiple.....	39
Fisión y regeneración atípica.....	45
Porcentaje de fisión	49

Variación en el número de radios	49
Discusión	53
Caracteres taxonómicos externos	53
Caracteres taxonómicos microestructurales	54
Fisión	56
Regeneración	57
Fisión y regeneración atípica	58
Variaciones morfológicas asociadas a las regiones	59
Longitud de estructuras	60
Número de brazos	61
Hexamería	61
Pentamería	61
Heptamería	61
Sinónimos y especies afines	62
Conclusiones	63
Recomendaciones	64
Literatura citada	65

Introducción

“La especie más común del mundo”, como fue señalada *Ophiactis savignyi* (Müller y Troschel, 1842) por H. L. Clark en 1946, es un equinodermo de la clase Ophiuroidea, que se caracteriza principalmente por presentar tallas de 3-6 mm en su diámetro del disco (dd), aunque algunos autores han reportado ejemplares hasta con 11 mm dd (McGobern, 2012). Los principales caracteres diagnósticos externos de esta especie son: de 1-3 papilas laterales orales y una apical, escudos radiales $\geq 1/3$ del diámetro del disco, sin importar la talla, escamas bordeando las aberturas genitales, espinas de los brazos rugosas y anchas en la base, espinas del disco esparcidas en vista dorsal, algunas en la vista ventral (Figuras 1 y 2). Los patrones de coloración son verde brillante y amarillo, con bandas verdes brillante en las placas dorsales y en los escudos radiales tiene un lóbulo distal de color blanquecino (Cherbonnier y Guille, 1978; Hendler et al., 1995; Laguarda-Figueras et al., 2009).

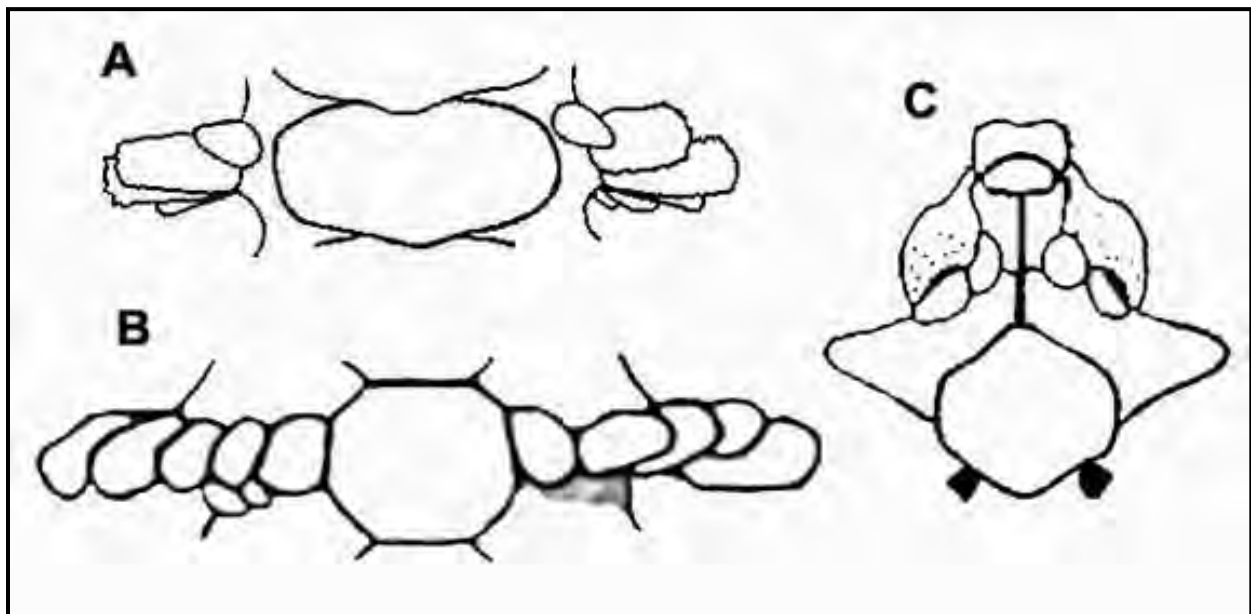


Figura 1. Segmentos de brazos y mandíbula de *O. savignyi*. A. Vista dorsal de un segmento del brazo con espinas; B. Vista ventral de un segmento del brazo con espinas; C. Mandíbula con papilas orales y apical (Tomado de Clark y Rowe, 1971).

Reproducción y regeneración

Ophiactis savignyi tiene la capacidad de reproducirse sexual y asexualmente. En la vía sexual, la fecundación se da externamente por la expulsión sincrónica de esperma por parte del macho y óvulos por parte de la hembra (Emson et al., 1985; McGovern, 2003). La larva ophiopluteus ha sido descrita para esta especie, pero no se han descrito sus estadios durante la metamorfosis (Emson et al., 1985). La reproducción asexual se lleva a cabo por la fisión del disco, en la que el disco se divide en dos partes, y cada segmento regenera las partes faltantes, dando lugar a dos organismos clones (Stöhr et al., 2012). Comúnmente *O. savignyi* posee seis brazos, con una disposición hexámera, aunque se han señalado ejemplares con cinco y siete brazos (Hendler et al., 1995).

Hábitat

Ophiactis savignyi tiene la capacidad de habitar y adaptarse a diferentes ambientes como: los arrecifes de coral, los manglares, las montañas submarinas y las comunidades contaminadas (Clark, 1919). Comúnmente se encuentra sobre, las algas, los corales, entre las rocas, las raíces de mangle y las esponjas (Hendler et al., 1995). No obstante, se ha encontrado en el lodo de los manglares (Hendler y Brugneaux, 2013), aguas de lastre de los barcos y en puertos (Clark, 1919). La distribución de *O. savignyi* se extiende mundialmente a través de la zona tropical y subtropical (Figura 3) y ha sido reportada en profundidades que van desde los 0-500 m (Rowe y Gates, 1995). Algunos autores han atribuido su amplia distribución a las actividades antropogénicas, principalmente debido a la dispersión por medio de por la navegación (Clark, 1919; Roy y Sponer, 2001; Mead et al., 2011).

Ophiactis savignyi es una de las especies más abundantes y se han contabilizado más de 800 individuos (juveniles y adultos) en una sola esponja y puede haber hasta 3,000 individuos por litro de agua (Clark, 1967; Mladenov y Emson, 1988). Estas características de reproducción, dispersión y adaptación le confieren un gran éxito en los procesos de colonización y en su presencia en las comunidades (Roy y Sponer, 2002). Ligado a lo anterior, *O. savignyi* presenta una gran variabilidad morfológica, lo que conlleva a problemas para su identificación

taxonómica. Por este motivo una descripción detallada, con base en las variaciones morfológicas generadas por procesos de regeneración, a lo largo del crecimiento y relacionada con sus modos de reproducción, nos permitiría entender mejor su identidad taxonómica.

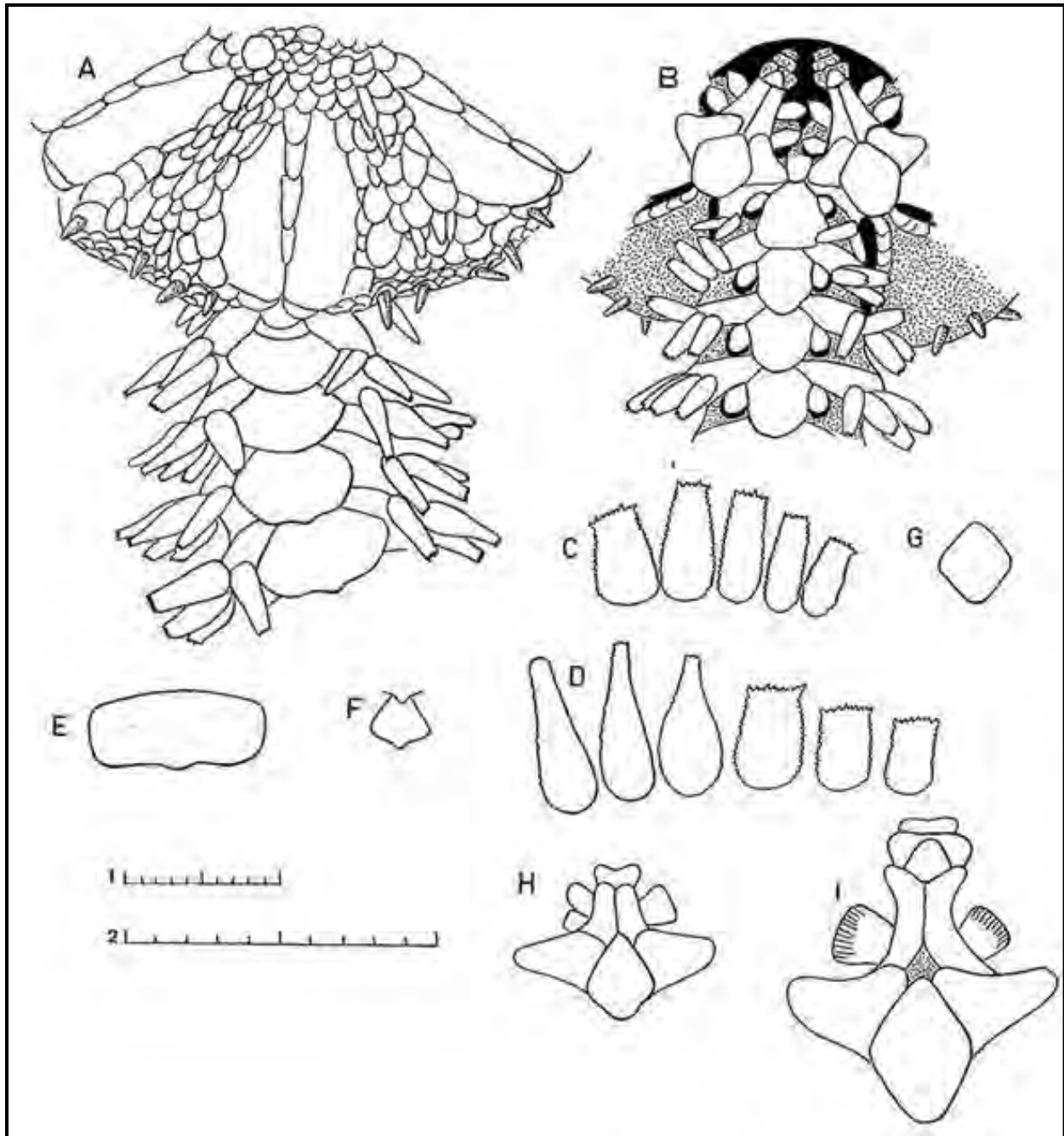


Figura 2. *Ophiactis savignyi*. A. Vista dorsal del disco; B. Vista ventral del disco; C. Espinas del brazo del segmento 20; D. Espinas del brazo del segmento cuatro; E. Placa dorsal del brazo de la vista distal del brazo; F. Placa ventral del brazo de la vista distal del brazo; G. Escudo oral de un ejemplar de 2 mm de dd; H. Mandíbula con una y dos papilas orales; I. Mandíbula de un ejemplar con una papila oral. A, B, D, E, F, escala 1 mm; C, D, G, H, I, escala 2 mm. (Tomado de Cherbonnier y Guille, 1971).



Figura 3. Distribución de *Ophiactis savignyi*. Se señala con puntos amarillos los lugares en donde se tiene registros de la especie (Tomado de <http://www.discoverlife.org/mp/20m?kind=Ophiactis+savignyi>).

Antecedentes

Historia taxonómica

Ophiactis savignyi es una especie con una larga historia taxonómica. Su primer reporte fue documentado por Julio César Savignyi, un naturalista y dibujante Francés en 1808, quien realizó algunos dibujos de ejemplares de *O. savignyi* recolectados frente a las costas de Egipto, ya que no se precisó el lugar (Figura 4). A pesar de ser una especie ampliamente distribuida, no se tiene evidencia del paradero de su material tipo, ya que tal vez nunca se designó. Posteriormente, en 1842, Müller y Troschel, con ayuda de los dibujos hechos por Julio Cesar Savignyi, realizaron la descripción, nombrándola *Ophiolepis savignyi* Müller & Troschel, 1842, en la cual nunca mencionan que dicha descripción haya sido realizada con base en la revisión de especímenes y sin mencionar la designación de material tipo (Müller y Troschel, 1842).

Fue hasta 1867, que Ljungman la transfirió al género *Ophiactis* (Ljungman, 1867), a partir de esta transferencia ha sido sinonimizada en varias ocasiones. Hasta el momento, 14 sinónimos han sido registrados para *O. savignyi* (Söhr, 2007).

Ophiactis savignyi es comúnmente reportada en los listados de invertebrados marinos y desde 1946, H. L. Clark menciona que *O. savignyi* es la especie más común en la zona tropicopolita (Clark, 1946). Cherbonnier y Guille (1987) también enfatizan que *O. savignyi* es una de las especies más frecuentemente encontradas en la zona tropicopolita. Además señalan que esta especie presenta un gran polimorfismo (Cherbonnier y Guille, 1987), concordando con R. Koheler (1905) que relata que “hay que dar a *O. savignyi* un sentido muy amplio” (Koheler, 1905). Aunado a esto, Clark y Rowe (1971) contemplaron que *O. maculosa* Von Martens, 1870, *O. modesta* Brok, 1888, *O. conferta* Koheler, 1905, *O. versicolor* H. L. Clark, 1939, *O. quadripsina* H. L. Clark, 1938 son sinónimos de *O. savignyi* (Clark y Rowe, 1971). Estas suposiciones llevaron a que Cherbonnier y Guille (1987) contrastaran sus observaciones de los especímenes de Madagascar y propusieran los siguientes siete sinónimos: *O. sexradia* (Grube, 1857), *O. reinhardti* Lütken, 1859, *O. maculosa*, *O. conferta*, *O. quadripsina*, *O. versicolor* y *O. modesta* (Cherbonnier y Guille, 1987).

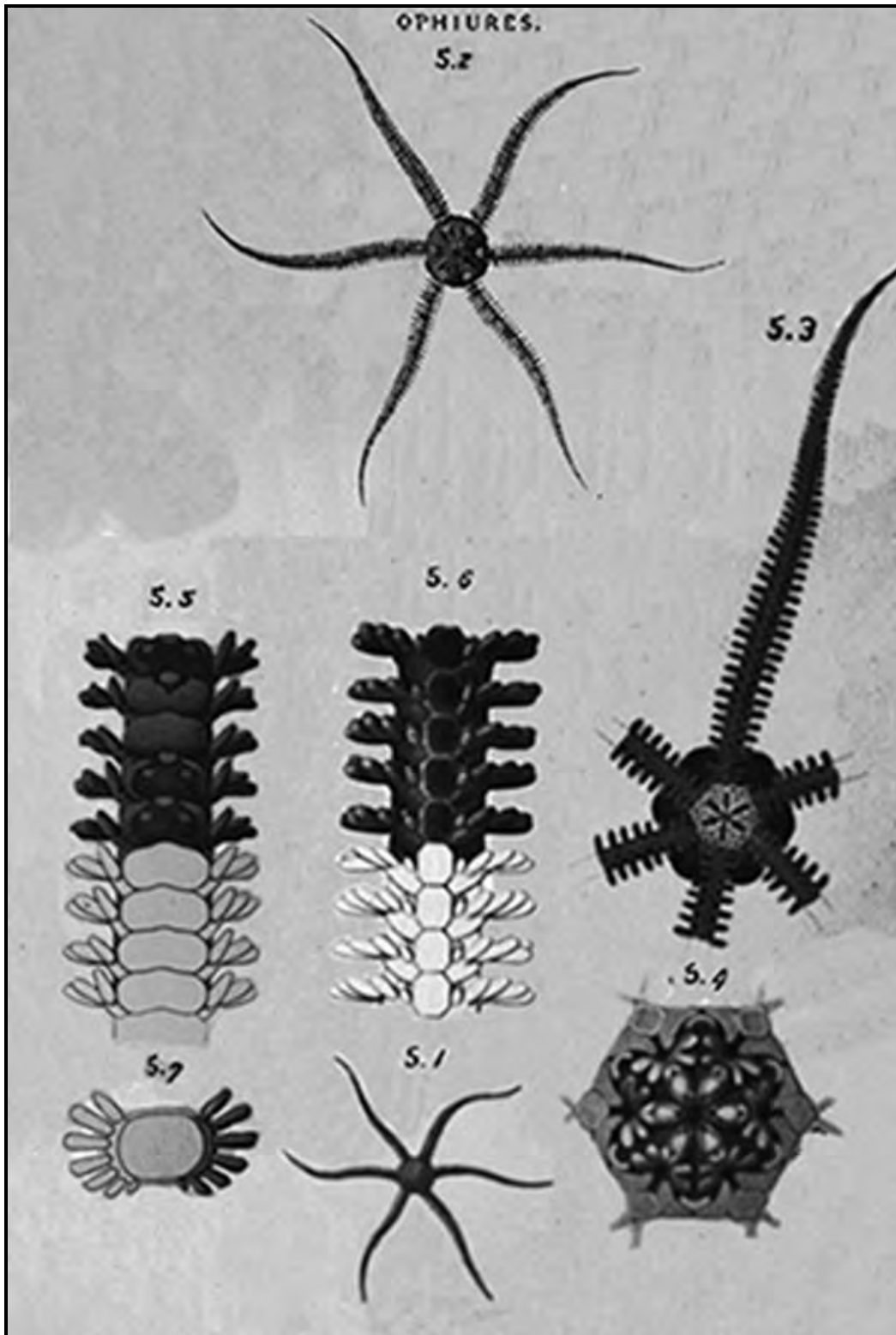


Figura 4. Dibujos originales de *Ophiolepis savignyi* Müller & Troschel, 1842 (Tomados de Savignyi, 1809). 5.1, 5.2, 5.5. Vista dorsal; 5.1. Organismo completo; 5. 2. Organismo ampliado; 5. 5. Detalle del brazo; 5.3, 5.4, 5.6. Vista ventral; 5.3. Detalle de uno de los brazos y disco; 5.4. Detalle de la boca; 5.6. Detalle del brazo; 5.7. Vista interna de un elemento del brazo con espinas.

Más tarde, Hendler et al. (1995) mencionan que muchas de las especies del género *Ophiactis* son fácilmente confundidas con *O. savignyi*, como el ejemplo de *O. mulleri* Lütken, 1856, nombre que a su vez probablemente ha sido citado como *O. cyanosticta* H. L. Clark, 1918 y *O. maculosa*. Otra especie con la que probablemente ha sido confundida es *O. lyman* Ljungman, 1871, ya que lo único que distingue a *O. savignyi* de las demás especies es que las espinas en el disco son ventrales periféricas y tienen un afilamiento hialino en la punta, pero estas pueden estar ausentes o rotas (Hendler et al., 1995). Otra forma de diferenciarlas es por su distribución geográfica, pero debido a la amplia que es ésta y porque comúnmente se encuentra junto a otras especies morfológicamente similares, sería muy difícil diferenciarlas (Hendler et al., 1995).

Ophiactis savignyi ha presentado muchas discrepancias taxonómicas a lo largo de su historia taxonómica, y aún las sigue presentando, debido a su amplia distribución, pequeño tamaño, capacidades de reproducción sexual y asexual y gran capacidad regenerativa. Debido a esto ha generado una alta variación en su morfología.

Plasticidad reproductiva

Unos de los trabajos que ha intentado vislumbrar las estrategias reproductivas y la dinámica de las poblaciones de *O. savignyi* es el de Chao y Tsai (1995), en el que se enfatiza que tanto la reproducción sexual como asexual son exitosas para la especie y éstas serán más o menos frecuentes dependiendo de la época del año y estas estrategias reproductivas podrían explicar la amplia distribución y la gran abundancia de la especie en las zonas tropicales y subtropicales. También proponen una clasificación de como “separar y diferenciar” a los especímenes recientemente divididos, en regeneración e intactos, información muy importante para tener consideración de estas variaciones en la identificación morfológica de la especie (Chao y Tsai, 1995).

Otro trabajo que hace referencia a las estrategias reproductivas de *O. savignyi* es el de McGovern (2002a). En este trabajo se relacionan la reproducción sexual y asexual, con el sexo y la talla (diámetro del disco) de los organismos. Sus resultados mostraron que la reproducción

sexual y asexual son exitosas y se incrementan en cierta época del año. El mismo autor encontró que no existe una diferencia significativa entre el tamaño de los machos y de las hembras en relación con las gónadas maduras, mencionando que probablemente los individuos inmaduros sexualmente muestran una mayor aptitud para reproducirse asexualmente por fisión. También hace énfasis en que la vía de reproducción que tome puede ser debida a los recursos alimenticios y la selección natural, ya que estos factores podrían influenciar la dirección de la energía y facultad para optar por una u otra vía de reproducción (McGovern, 2002a).

McGovern (2002b) estudia la dispersión en la proporción de sexos y la reproducción clonal, señalando la dominancia de machos en la división por fisión (reproducción asexual) y reportando que la fisiparidad en hembras maduras es casi nula, atribuyéndolo a la posible pérdida de madurez. También, plantea la posibilidad que las diferencias en las proporciones de machos y hembras tienen importancia ecológica e implicaciones evolutivas, incluyendo efectos sobre la dirección y los forzamientos de selección (McGovern, 2002b).

Un año más tarde McGovern (2003) estudia la plasticidad reproductiva de *O. savignyi*, señalando que las vías de reproducción asexual y asexual están asociadas a la presencia de pareja y que, debido a esto, los organismos de esta especie optaran por una u otra vía de reproducción dependiendo de lo antes mencionado. También, explica que la reproducción asexual, por fisión, aumenta en más de cuatro veces cuando solo hay individuos de un solo sexo y la probabilidad de clonación es mayor en machos que en hembras, pero los clones en hembras son sexualmente maduras en mayor proporción (McGovern, 2003).

Sistemática

Pocos trabajos han contribuido a esclarecer la identidad taxonómica de *O. savignyi*. Uno de ellos es el de Roy y Sponer (2001) en el que realizaron un estudio molecular (genes mitocondriales COI) de filogeografía, para saber si había evidencias de un aislamiento en las poblaciones de *O. savignyi* que habitaban en algas y esponjas, de los océanos Pacífico, Índico y Atlántico, generadas por la barrera geográfica del istmo de Panamá (formada hace aproximadamente tres millones de años). Inesperadamente, sus resultados filogenéticos no mostraron patrones filogeográficos, en relación con la formación del istmo de Panamá y por el

contrario sugerían una reciente mezcla genética, o a que tal vez esto se debía a una división ecológica entre las muestras tomadas de algas y esponjas (Roy y Sponer, 2001). Atribuyeron los resultados de los patrones filogeográficos, a las actividades de transportación generadas por los barcos, ya que esta actividad antropogénica ayudaría a entender (en parte) la estrecha relación genética y amplia distribución de las diferentes poblaciones de *O. savignyi*. Además, agregan que preliminarmente realizaron microscopia electrónica de barrido (datos no publicados), pero tampoco pudieron encontrar diferencias sólidas entre las poblaciones ya que tal vez se trate de especies crípticas.

Más tarde Roy y Sponer (2002) realizaron un estudio de biogeografía y estructura poblacional de *O. savignyi* en la zona tropical, para intentar explicar las discrepancias filogeográficas de *O. savignyi*, partiendo de las hipótesis de la formación del istmo de Panamá y mediación antropogénica, ya que esta última podría reflejaría una dispersión reciente. Para ello recolectaron muestras de esta especie a lo largo de la zona tropical. Después, analizaron genes mitocondriales COI de cada una de las muestras recolectadas, para distinguir las diferencias entre las poblaciones y determinar de dónde provenían originalmente los especímenes. Sus resultados mostraron una baja diversidad de genes y nucleótidos (fuerte estructura genética) intrapoblacional de las muestras analizadas en los océanos Pacífico, Atlántico e Índico. Asimismo, estas diferencias genéticas no son lo suficientemente distantes, para atribuir las al asilamiento de la especie por el cierre del istmo de Panamá, lo que sugiere una reciente dispersión a larga distancia y mezcla intrapoblacional. Roy y Sponer (2002) concluyeron que las barreras geográficas y las limitantes fisiológicas de la especie para dispersarse por medio de las corrientes, no soportan los resultados, por lo que sugieren una dispersión artificial por medio del agua de lastre de los barcos (Roy y Sponer, 2002).

Stöhr (2007) en la base de datos “World Ophiuroidea database” (<http://www.marinespecies.org/ophiuroidea/aphia.php?p=taxdetails&id=125122>), que es la base de datos más completa en la que se cita la bibliografía original de los sinónimos de *Ophiactis savignyi*, hace referencia a los diferentes sinónimos por las que ha pasado a través de su historia taxonómica, presentando 14 sinónimos: *Ophiactis brocki* de Lorient, 1893, *Ophiactis conferta*, *Ophiactis incisa* v. Martens, 1870, *Ophiactis krebsii* Lütken, 1856, *Ophiactis maculosa*, *Ophiactis quadrispina*, *Ophiactis reinhardtii*, *Ophiactis reinhardtii* Lütken, 1859, *Ophiactis*

sexradia, *Ophiactis sixradia* Lütken, 1853, *Ophiactis versicolor*, *Ophiactis virescens* Lütken, 1856, *Ophiolepis savignyi*, *Ophiolepis sexradia* Grube, 1857. Este vasto número de sinónimos muestra que esta especie aún carece de una identidad taxonómica sólida.

Planteamiento del problema

Aunque existen diversos trabajos acerca de la dinámica poblacional, de los patrones y modos de reproducción de *Ophiactis savignyi* (Chao y Tsai, 1995; McGovern, 2002a; McGovern, 2002b; McGovern, 2003), aún falta la documentación morfológica detallada de las variaciones en la historia de vida de esta especie, ya que los trabajos realizados hasta el momento han tenido varias dificultades en la determinación de su identidad taxonómica.

Algunos autores han sugerido que quizá se trate de una especie críptica (Roy y Sponer, 2001; Roy y Sponer, 2002; Clark, 1919), pero aún no lo han podido sustentar. Además, la historia taxonómica de la especie ha sido muy inestable, ya que ha sido descrita con diferentes nombres y comúnmente es confundida con otras especies (Hendler et al., 1995). Incluso los trabajos moleculares propuestos hasta la fecha no han podido resolver los problemas de la identidad taxonómica de *O. savignyi* (Roy y Sponer, 2001, 2002). Además, se requiere una descripción detallada de las variaciones morfológicas, que contemple los cambios de forma presentes en su historia de vida, para proponer así caracteres de importancia taxonómica que ayuden a corroborar la identidad taxonómica de la misma.

Justificación

En la actualidad los trabajos morfológicos de *O. savignyi* son escasos e incompletos, a pesar de ser una de las especies de equinodermos más comunes del mundo. Por consiguiente, es importante realizar una descripción detallada de las variaciones morfológicas internas y externas asociadas a las estrategias de reproducción, regeneración y crecimiento; lo anterior servirá para hacer distinciones fenotípicas potenciales, ayudando así a entender la identidad taxonómica de la especie.

Hipótesis

Las estrategias de reproducción, regeneración y de crecimiento así como la amplia distribución de *Ophiactis savignyi* generan una gran variación de caracteres morfológicos, por lo que la documentación detallada de estas variaciones delimitaría caracteres conservados sustanciales en la identidad taxonómica de la misma.

Objetivos

General:

- Definir caracteres taxonómicos para la determinación taxonómica de *Ophiactis savignyi*, con base en sus variaciones morfológicas.

Específicos:

- Describir la morfología asociada con la regeneración.
- Documentar las relaciones observadas entre el número de brazos y el modo de reproducción.
- Describir la morfología en organismos de diferentes tallas.
- Describir las relaciones observadas en organismos de diferentes regiones.

Recursos e infraestructura

El proyecto se desarrolló en el Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos (LSEE) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), bajo la tutoría del Dr. Francisco Alonso Solís Marín, investigador titular B del ICML y responsable de la Colección Nacional de Equinodermos (ICMyL-CNE) “Dra. Ma. Elena Caso Muñoz”. Asimismo, parte del trabajo se realizó en el Departamento de Zoología de invertebrados del Smithsonian National Museum of Natural History (SNMNH), Washington DC, U. S. A., con la colaboración del Dr. David L. Pawson y T. Chad Walter y en el Museum of Comparative Zoology (MCZ), Harvard University, Boston, U.S.A., con la colaboración del Dr. Adam J. Baldinger y Penny Benson.

En dichas instalaciones se contó con el material necesario para la elaboración de este proyecto como: microscopio estereoscópico, cristalería, solventes, equipo de disección, Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), equipo de cómputo con internet y bibliografía. Adicionalmente, el SNMNH, facilitó la adquisición de especímenes en préstamo de otras colecciones: Florida Museum of Natural History (FLMNH), U. S. A., Yale Peabody Museum of Natural History (YPMNH), U. S. A., Museum of Victoria (MV), Australia y el Zoological Museum de la Universidad de Copenhague (ZMUC), Dinamarca.

Las fotografías tomadas con el Microscopio Multifocal (MM) fueron obtenidas en el área de digitalización de imágenes del Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (II) del Instituto de Biología (IB) de la UNAM, con el apoyo de la Bióloga Susana Guzmán Gómez, encargada del laboratorio. Las fotografías de MEB se tomaron con ayuda del el servicio académico de Microscopía Electrónica de Barrido, que se encuentra en el ICML, Instituto de Biología (IB), UNAM y en el SNMNH. Además, se contó el apoyo proporcionado por los responsables de los laboratorios de microscopia electrónica: Yolanda Hornelas Orozco, Berenit Mendoza Garfias y Scott Whittaker, respectivamente.

Para la complementación y enriquecimiento del estudio, se realizó una visita al SNMNH por 99 días, por lo que se solicitó el apoyo de la Beca Mixta en el Extranjero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) para estancias en el extranjero, con la cual se

cubrió parte de los gastos. En este mismo periodo que comprendió la beca mixta, también se realizó una estancia en el MCZ, por un periodo de 20 días, para revisar el material de diferentes regiones del mundo y el material tipo allí depositado.

Material y métodos

Compilación y revisión de literatura

La elaboración de este trabajo comenzó con la compilación y revisión detallada de documentación de literatura especializada, para conocer a los especímenes descritos como *O. savignyi*. Además, se consultó la base de datos electrónica “World Ophiuroidea database” (<http://www.marinespecies.org/ophiuroida/aphia.php?p=taxdetails&id=125122>) (Stöhr, 2007), en la cual se cita la literatura de las descripciones originales, la información taxonómica y la información geográfica de *O. savignyi*. También, allí se encuentran algunas notas, ligas de otras bases de datos y literatura relacionada. La revisión de la literatura se realizó de forma detallada, incluyendo sinónimos, tanto objetivos como subjetivos, consultando la literatura original de las descripciones de estas. Con base en esta revisión se realizó una lista de los caracteres morfológicos para cada sinónimo subjetiva presentando, al mismo tiempo, la descripción de los organismos revisados.

Búsqueda y revisión de ejemplares

Posteriormente se realizó la búsqueda del material tipo, no tipo (voucher) y material de especies afines con *O. savignyi* depositados en las colecciones científicas de los museos. En los casos que no se tuvo acceso a estos, se compiló toda la literatura posible, para generar una descripción lo más detallada posible. De los especímenes examinados se documentó como la fisión y la regeneración afectan la morfología, con el objetivo de documentar las variaciones morfológicas.

En cuanto a los ejemplares “voucher” de *O. savignyi*, se seleccionaron lotes húmedos y secos, de diferentes zonas de distribución geográfica, a lo largo de la zona tropical y subtropical, de estos lotes se seleccionaron submuestras, eligiendo especímenes con los brazos y el disco integro, de diferentes tallas, diferente número de brazos y grados de regeneración (Figura 5). Cabe mencionar que algunos lotes solo contaban con pocos organismos, incluso uno solo, y en mal estado, pero al ser las únicas muestras de esas regiones también se examinaron.

Adicionalmente, se examinaron especies afines que frecuentemente son mencionadas en la literatura. De los ejemplares examinados se registró (Tabla 1):

- a) Diámetro del disco: definido como la distancia del borde distal de un par de escudos radiales hasta el borde del inter-radio opuesto, medido sobre las fotografías obtenidas con el microscopio estereoscópico, con ayuda del programa ImageJ v.1.47c (Rasband, 1997-2012).
- b) Número de brazos: suma total de brazos, regenerados y conservados.
- c) Signos de regeneración: especímenes con escudos radiales de menor longitud en relación, con los escudos radiales normales, es decir sin regeneración.
- d) División reciente: especímenes en los que aún no se observa regeneración, por ser muy reciente su división. .
- e) Características intactas: sin signos de regeneración y con el disco intacto (Chao y Tsai, 1995).

Además, todos los especímenes se fotografiaron con una cámara digital (Canon PowerShot SD1100), enfocando los principales caracteres en la vista ventral y dorsal (Tabla 1). De igual forma, se tomaron algunas fotografías de alta calidad con el microscopio multifocal (MM) Nikon Super CoolScan 5000 de especímenes de *O. savignyi*, con la finalidad de realizar una descripción más detallada.

Tabla 1. Caracteres documentados en de los especímenes examinados de *Ophiactis savignyi* (internos y externos).

Caracteres	
Internos y/o microestructurales	Externos
Espinass de los brazos: morfología	Disco: forma y diámetro
Dientes y papilas: morfología y disposición	Escamas del disco: disposición y forma
Escudos orales: vistas interna, externa y morfología	Espinass del disco: presencia, ausencia y disposición
Placas dentales: vista interna, externa y morfología	Escudos radiales: disposición y número

Vértebra: vistas adradial y abradial y morfología	Placas dorsales del brazo: disposición y forma
Placas genitales adradiales: morfología	Escamas tentaculares: número y morfología
Placas genitales abradiales: morfología	Placas ventrales del brazo: disposición
Placas laterales del brazo: vistas interna, externa y morfología de estructuras	Aberturas genitales: presencia y ausencia de escamas en el borde
Placas ventrales de los brazos: vista interna, externa y morfología	Espinas del brazo: disposición, número y forma
Placas dorsal de los brazos: vistas interna y externa	Papilas orales: forma y número
Escudos radiales: vistas interna, externa y morfología	Disco: signos de regeneración
Espinas del disco: tallas y morfología	Brazos: signos de regeneración
Mandíbulas: vistas adradial y abradial y morfología de estructuras	Mandíbulas: signos de regeneración

Microscopia Electrónica de Barrido

Adicionalmente, 35 especímenes de *O. savignyi* pertenecientes a diferentes regiones, tallas y grados de regeneración, fueron fotografiados empleando tres equipos de microscopia electrónica de barrido (MEB): el JEOL JSM6360LV (ICMyL), el Olympus SZX12-MDU (SNMNH) y el Philips XL-30 (IB).

De los especímenes seleccionados, primero el organismo completo fue tratado con hipoclorito de sodio comercial (NaClO, Clorox®), diluido con agua (concentraciones y tiempos de exposición dependiendo del tamaño del organismo), para remover únicamente la epidermis del ejemplar y evitar que se desarticulara. Posteriormente, se realizó un lavado con agua y después con alcohol ([70%]), seguido a esto se secaron a la intemperie (por dos horas aproximadamente), una vez secos, los ejemplares completos se montaron en pernos de aluminio, fijándolos ligeramente a los pernos de aluminio con cinta adhesiva conductiva, ya que se fotografió ambas vistas (dorsal y ventral) de cada ejemplar. Una vez tomadas las fotografías del organismo completo, se desmontaron de los pernos de aluminio, cuidando no dañar al ejemplar y se procedió a desarticular al organismo para obtener los elementos esqueléticos, para lograr esto se repitió el proceso de exposición al hipoclorito de sodio (pero en concentraciones mayores) para remover el tejido, enjuagado, secado y montaje de las estructuras esqueléticas en los pernos de aluminio para

fotografiarse. La selección de los elementos esqueléticos fotografiados se hizo siguiendo la metodología propuesta por Stöhr et al. (2013): quienes recomiendan fotografiar la parte media de los brazos (segmentos 4-10 \approx), por ser los segmentos más homogéneos en tamaño. Los elementos esqueléticos que se tomaron en cuenta fueron: placas dorsales, placas laterales, placas ventrales, vértebras y espinas del brazo; escudos radiales, escudos orales, escamas, espinas del disco; placas adorales, abradiales, dentales, mandíbulas, dientes, escudos orales y adorales.

Las mediciones de los organismos (diámetro del disco, largo de los brazos y longitudes de los elementos esqueléticos) se realizaron sobre las imágenes obtenidas mediante los diferentes métodos y herramientas mencionas anteriormente, con ayuda del software ImageJ v.1.47c (Rasband, 1997-2012).

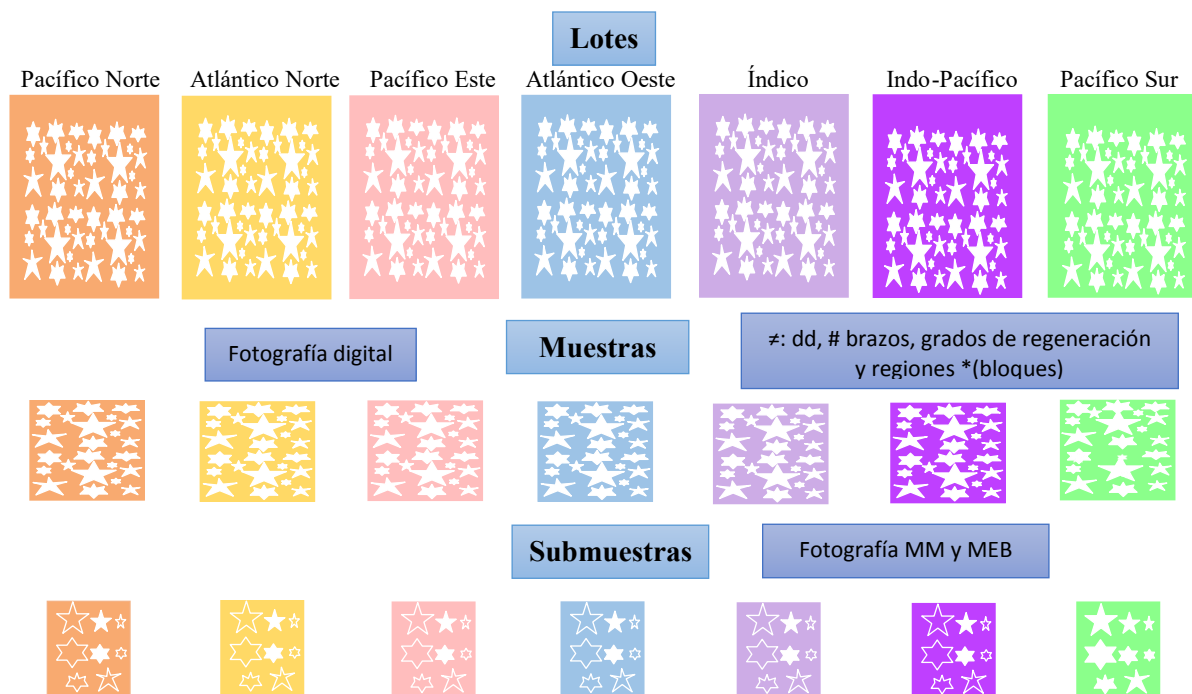


Figura 5. Método de selección de las muestras de los especímenes (voucher) de *O. savignyi* examinados en este estudio. Los colores representan a cada una de las regiones de donde provinieron los especímenes y las respectivas muestras y submuestras examinadas. dd, diámetro del disco; MM, microscopia multifocal; MEB, microscopia electrónica de barrido.

Resultados

Material examinado

Se examinaron un total de 350 especímenes, contando material tipo, material voucher (296 ejemplares), ejemplares de especies sinónimos (18 ejemplares) y especímenes afines (36 ejemplares) a *O. savignyi* (Figura 6, Tabla 2). Los especímenes examinados pertenecen a siete áreas de la zona tropical y subtropical (Figura 7).



Figura 6. Total de especímenes examinados de *O. savignyi* (voucher, 296 especímenes), sinónimos (voucher y material tipo, 18 especímenes) y especímenes afines (voucher y material tipo, 36 especímenes).

Tabla 2. Material examinado (*especímenes afines; **sinónimos).

Especies	Museo	No. Catálogo	Material	No. De ejemplares
<i>O. savignyi</i>	FLMNH	6326	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	FLMNH	905	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	FLMNH	5395	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	FLMNH	10363	Voucher	1

<i>O. savignyi</i>	FLMNH	200	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	FLMNH	96	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	FLMNH	12754	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	MV	94486	Voucher	6
<i>O. savignyi</i>	MV	17125	Voucher	6
<i>O. savignyi</i>	MV	166029	Voucher	6
<i>O. savignyi</i>	MV	95343	Voucher	6
<i>O. savignyi</i>	MV	96375	Voucher	9
<i>O. savignyi</i>	MCZ	1204	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	MCZ	5710	Voucher	2
<i>O. savignyi</i>	MCZ	5633	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	MCZ	5631	Voucher	2
<i>O. savignyi</i>	MCZ	5431	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	MCZ	5629	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	MCZ	1194	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	MCZ	6786	Voucher	2
<i>O. savignyi</i>	MCZ	1195	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	MCZ	5022	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	MCZ	5023	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	MCZ	4566	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	MCZ	1199	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	MCZ	4485	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	MCZ	3477	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	MCZ	4486	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	MCZ	3734	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	MCZ	1200	Voucher	5
<i>O. savignyi</i>	MCZ	3962	Voucher	6
<i>O. savignyi</i>	MCZ	5036	Voucher	5
<i>O. savignyi</i>	MCZ	5021	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	MCZ	5028	Voucher	11
<i>O. savignyi</i>	MCZ	1202	Voucher	4
<i>O. savignyi</i>	MCZ	6033	Voucher	4
<i>O. savignyi</i>	MCZ	4552	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	MCZ	3566	Voucher	9
<i>O. savignyi</i>	MCZ	1220	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	MCZ	5577	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	YPMNH	1182	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	YPMNH	7400	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	YPMNH	1524	Voucher	8
<i>O. savignyi</i>	YPMNH	7403	Voucher	11
<i>O. savignyi</i>	YPMNH	7003	Voucher	13
<i>O. savignyi</i>	SNMNH	17741	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	SNMNH	12755	Voucher	10
<i>O. savignyi</i>	SNMNH	5856	Voucher	2
<i>O. savignyi</i>	SNMNH	3827	Voucher	4
<i>O. savignyi</i>	SNMNH	33899	Voucher	9
<i>O. savignyi</i>	SNMNH	33705	Voucher	6
<i>O. savignyi</i>	SNMNH	21359	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	SNMNH	21360	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	SNMNH	15437	Voucher	7
<i>O. savignyi</i>	SNMNH	15439	Voucher	5

<i>O. savignyi</i>	SNMNH	17742	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	SNMNH	7569	Voucher	5
<i>O. savignyi</i>	CNE	9069	Voucher	4
<i>O. savignyi</i>	CNE	7155	Voucher	6
<i>O. savignyi</i>	CNE	8911	Voucher	5
<i>O. savignyi</i>	CNE	10514	Voucher	5
<i>O. savignyi</i>	CNE	9558	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	CNE	10383	Voucher	1
<i>O. savignyi</i>	CNE	9091	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	CNE	2193	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	CNE	3047	Voucher	3
<i>O. savignyi</i>	CNE	3058	Voucher	2
<i>O. savignyi</i>	CNE	1036	Voucher	2
<i>O. savignyi</i>	CNE	3050	Voucher	6
<i>O. savignyi</i>	CNE	8903	Voucher	2
<i>O. savignyi</i>	CNE	S/NC	Voucher	37
<i>*O. modesta</i>	FLMNH	6687	Voucher	2
<i>Ophiactis</i> sp.	FLMNH	3138	Voucher	4
<i>Ophiactis</i> sp.	FLMNH	3198	Voucher	1
<i>Ophiactis</i> sp.	FLMNH	4147	Voucher	3
<i>Ophiactis</i> sp.	FLMNH	11100	Voucher	1
<i>Ophiactis</i> sp.	FLMNH	12011	Voucher	1
<i>Ophiactis</i> sp.	FLMNH	1671	Voucher	1
<i>Ophiactis</i> sp.	FLMNH	2133	Voucher	1
<i>*O. macrolepidota</i>	MV	111930	Voucher	5
<i>*O. macrolepidota</i>	MV	99738	Voucher	6
<i>*O. quadrispina</i>	MCZ	1225	Holotipo	1
<i>*O. quadrispina</i>	MCZ	3926	Paratipo	1
<i>*O. acosmeta</i>	ZMUC	72	Paratipo	1
<i>*O. muelleri</i>	ZMUC	421	Sintipo	5
<i>*O. mulleri</i>	YPMNH	7403	Voucher	1
<i>*O. simplex</i>	CNE	10383	Voucher	2
<i>*O. simplex</i>	MCZ	1221	Sintipo	1
<i>**O. incisa</i>	MCZ	1196	Sintipo	1
<i>**O. reinhardtii</i>	ZMUC	426	Sintipo	4
<i>**O. virescens</i>	ZMUC	411	Sintipo	3
<i>**O. savignyi</i> var. <i>lutea</i> .	MZC	5038	Holotipo	1
<i>**O. savignyi</i> var. <i>lutea</i> .	MCZ	5039	Paratipo	7
<i>**O. krebsii</i>	ZMUC	420	Sintipo	1
<i>**O. versicolor</i>	MCZ	6036	Paratipo	1

Todos los especímenes examinados fueron fotografiados y se obtuvieron más de 4, 500 fotografías digitales. Además, se obtuvieron 88 fotografías con el MM, para ilustrar estructuras de importancia taxonómica (caracteres externos), de las vistas ventral y dorsal (Figura 8).

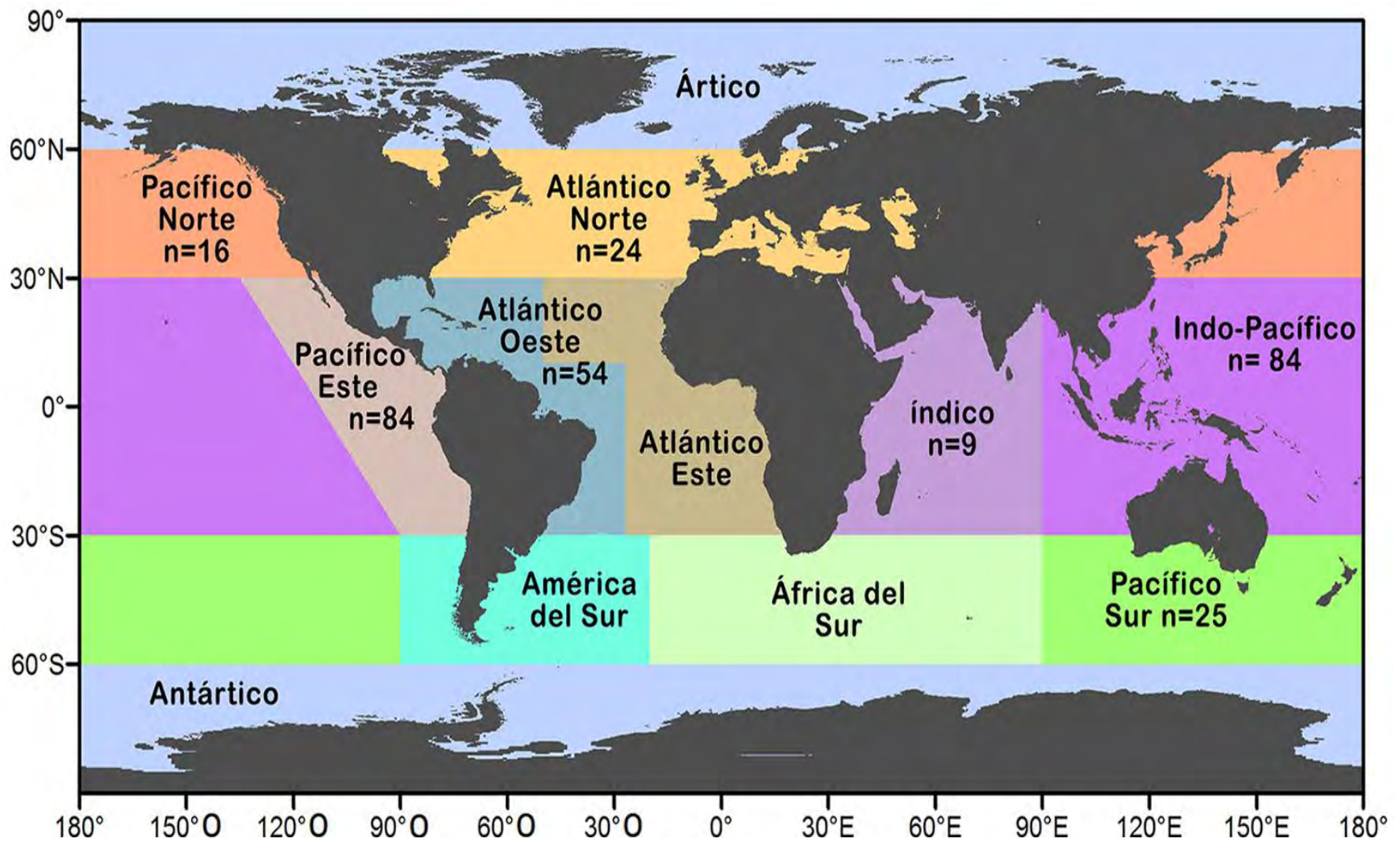


Figura 7. Regiones de procedencia de los especímenes (voucher) de *O. savignyi* examinados durante el estudio. n= número de muestras examinadas (Modificado de Stöhr, 2012).

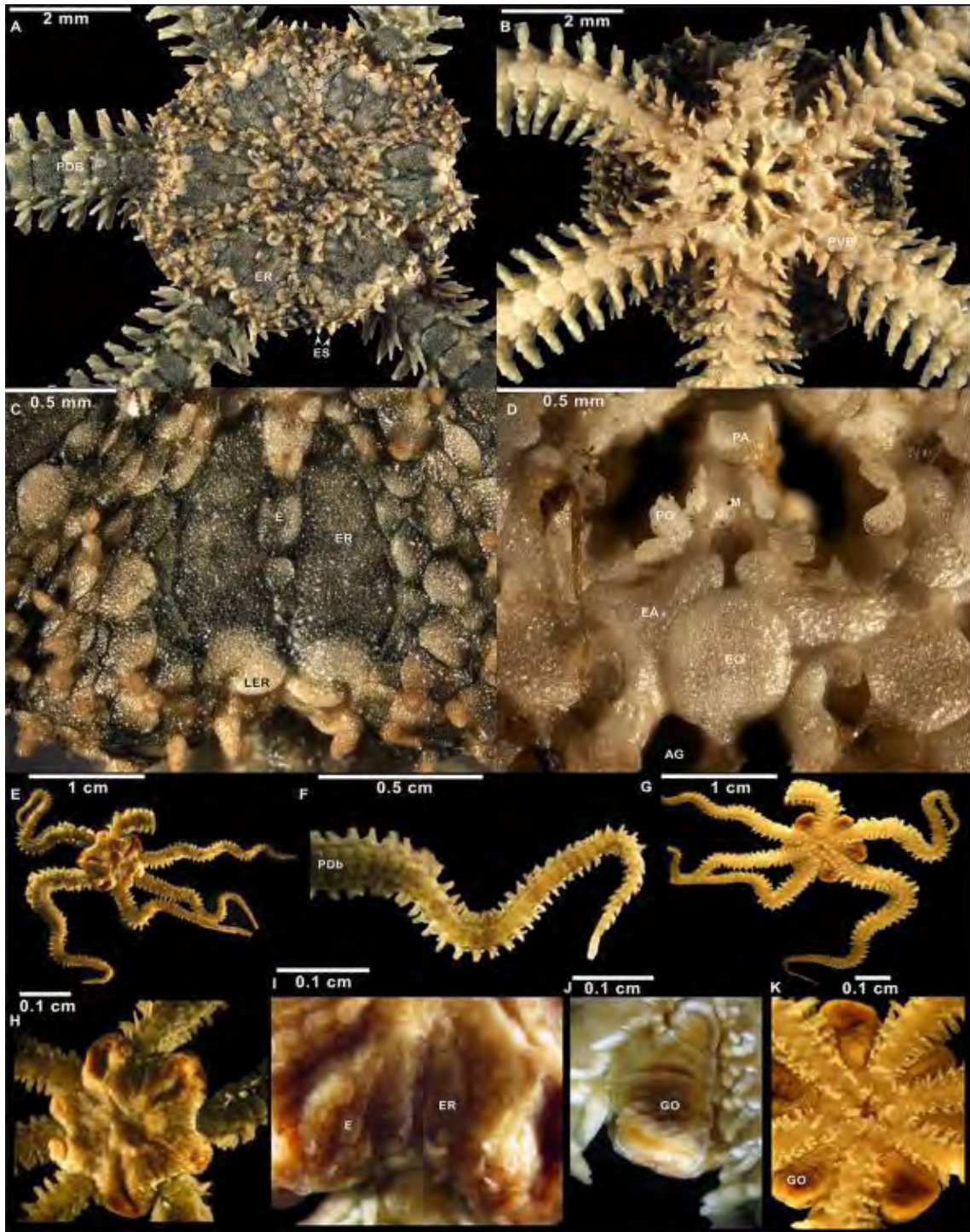


Figura 8. Morfología externa de especímenes (voucher) *O. savignyi* (Pacífico Este, Chamela, México). Imágenes de MM. A, C, E, F, H, I. Vista dorsal; B, D, G, J, K. Vista ventral; A, B. Detalles del disco y brazos; C. Escudos radiales y escamas; D. Detalle de la mandíbula; E, G. Organismo completo; F. Brazo; H, K. Detalles del disco y brazos; I. Detalle de escudos radiales; J. Detalles de un interrradio; AG, abertura genital; E, escama; EA, escudo adoral; EO, escudo oral; ER, escudos radiales; ES, espinas del disco; GO, gónada; LER, lóbulo del escudo radial; M, mandíbula; PA, papila apical; PDB, placa dorsal del brazo; PO, papila oral; PVD, placa ventral del brazo.

Sinónimos

De los 13 sinónimos registradas por Stöhr (2007) para *O. savignyi*, seis fueron revisadas utilizando el material tipo y las descripciones originales, tres fueron estudiadas empleando únicamente las descripciones originales y en el caso de tres de ellas no se tuvo acceso ni al material tipo, ni a las descripciones originales, las seis especies con las cuales se pudo examinar el material tipo fueron fotografiadas (Figura 9).

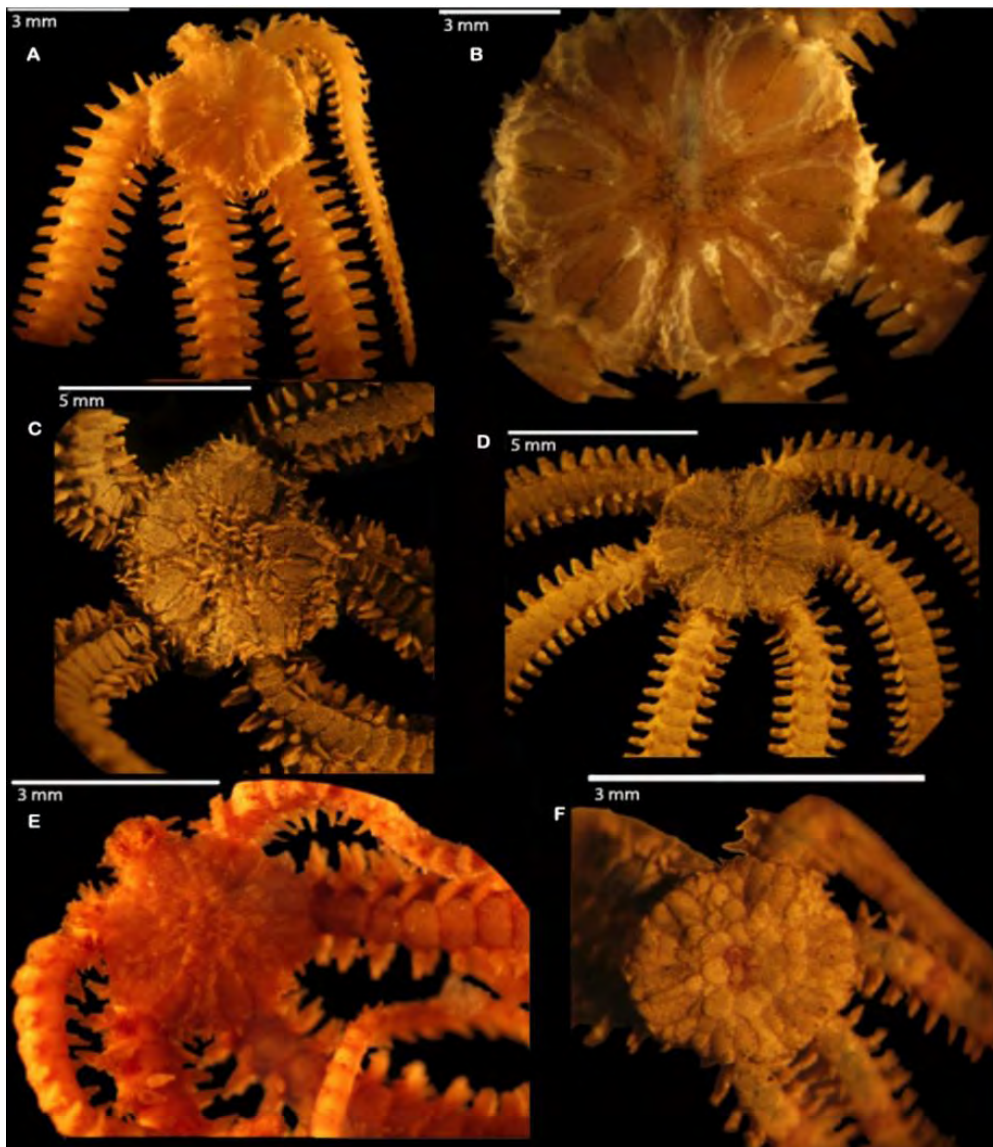


Figura 9. Sinónimos de *O. savignyi*. Vista dorsal. A. *O. reinhardtii* Lütken, 1859 (ZMUC-4262, sintipo); B. *O. virescens* Lütken, 1856 (ZMUC-411, sintipo); C. *O. incisa* v. Martens, 1870 (MCZ-1196, sintipo); D. *O. savignyi* var. *lutea* H. L. Clark, 1938 (MZC-5038, holotipo); E. *O. krebsii* Lütken, 1856 (ZMUC-420, sintipo); F. *O. versicolor* H.L. Clark, 1939 (MCZ-60 36, paratipo).

Especies afines

La mayoría de las especies afines mencionadas en la literatura fueron revisadas. En total se examinaron y fotografiaron ocho especies afines a *O. savignyi* (Figura 10).

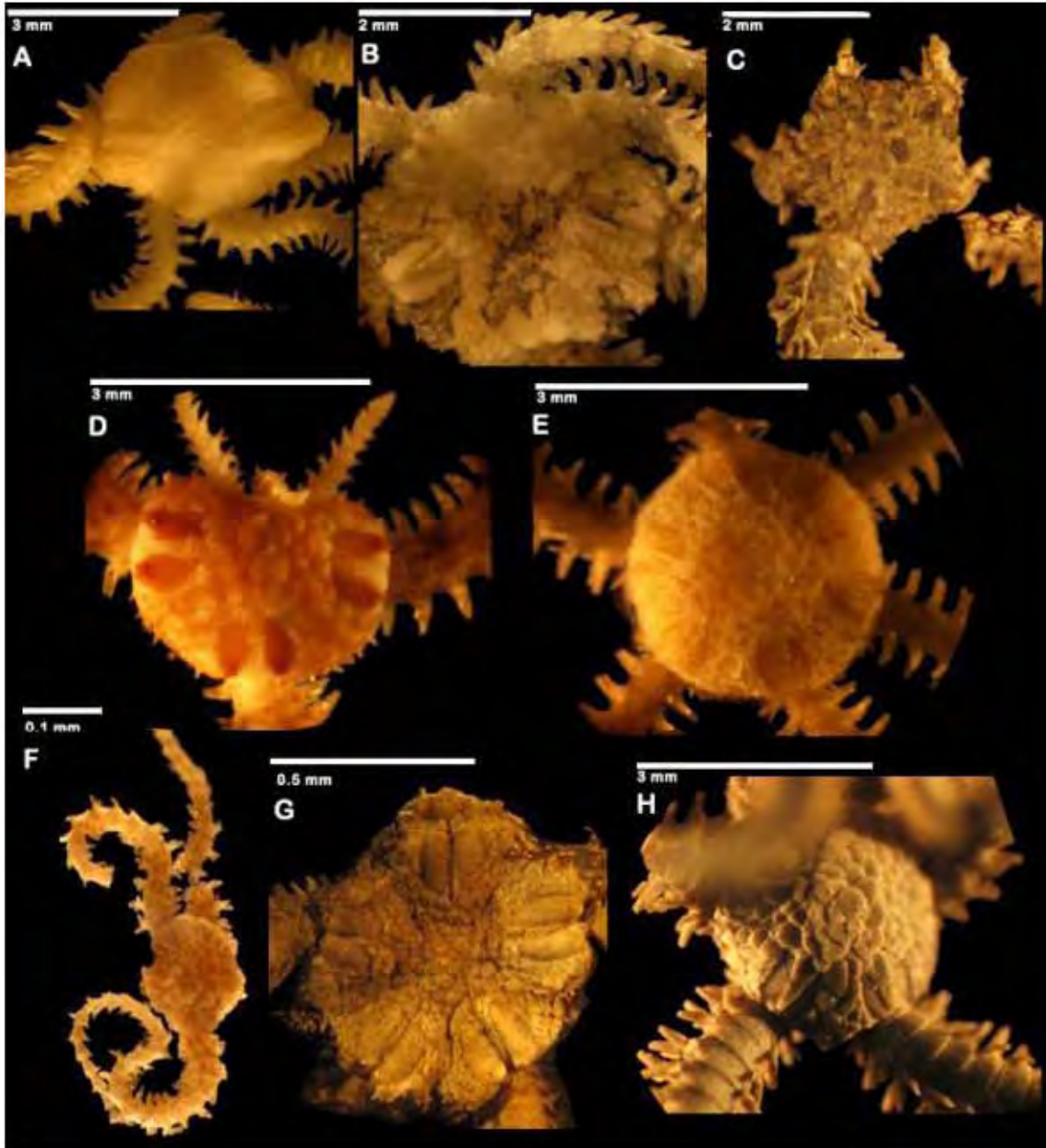


Figura 10. Especies afines comúnmente confundidas con *O. savignyi*. Vista dorsal. A. *O. muelleri* Lütken, 1856 (ZMUC-421: sintipo); B. *Ophiactis* sp.; C. *O. simplex* (LeConte, 1851) (MCZ-1221: sintipo); D. *O. modesta* Brock, 1888 (FLMNH-6687); E. *O. macrolepidota* Marktanner-Turneretscher, 1887 (MV-99738); F. *O. mulleri* Lütken (YPMNH-7403); G. *O. quadrispina* H.L. Clark, 1915 (MCZ-1225: holotipo); H. *O. acosmeta* H.L. Clark, 1938 (ZMUC-72: paratipo).

Especímenes de *O. savignyi*

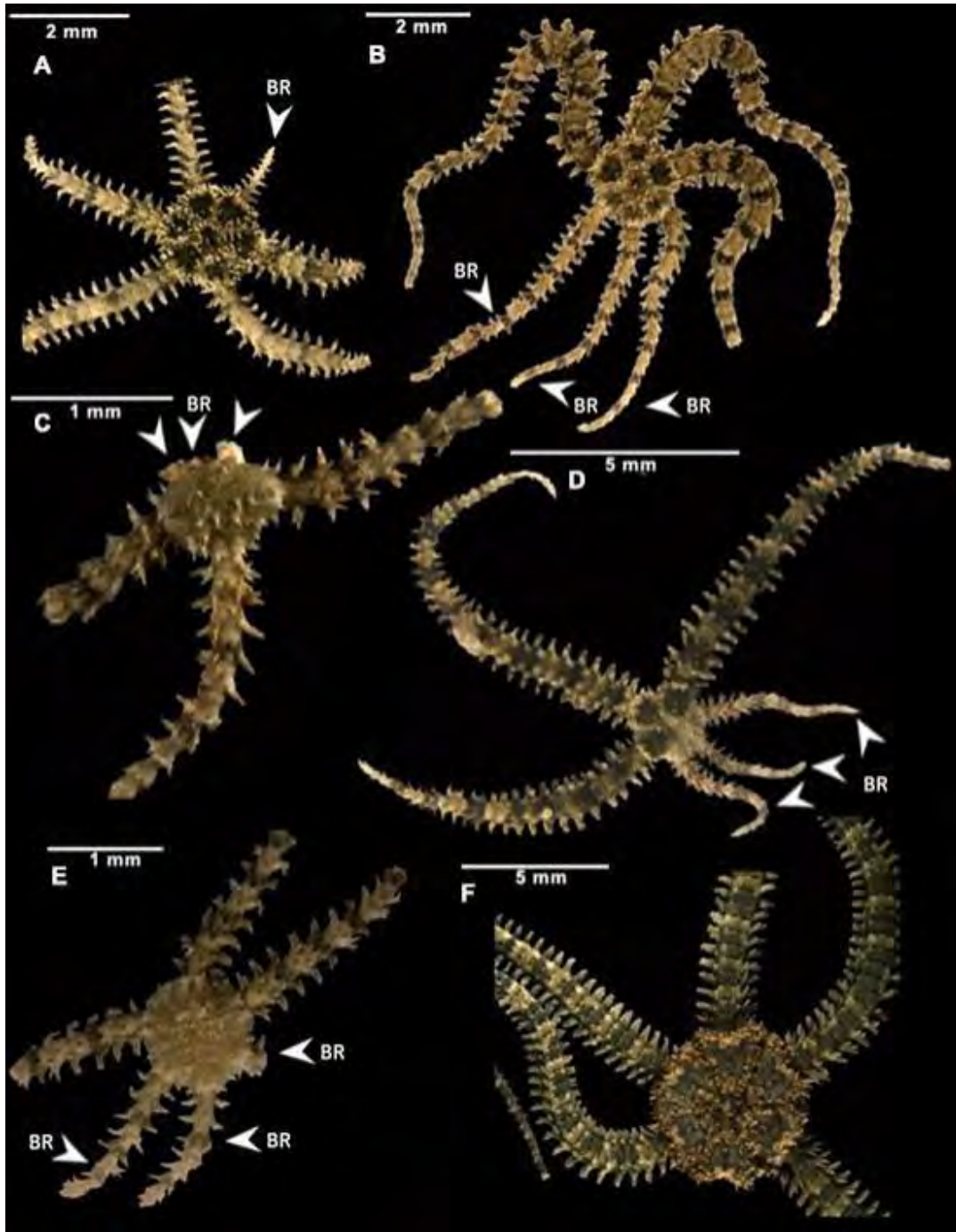


Figura 11. Variaciones Morfología asociada a la regeneración y tallas en *O. savignyi* (Pacífico Este, Chamela, México). . Imágenes de MM. Vista dorsal de organismos con diferentes tallas y grados de regeneración. A. Especímen con uno de los brazos en regeneración; B. Especímen con tres brazos en regeneración media; C. Especímen con tres en regeneración y espinas del disco muy pronunciadas; D. Especímen con tres brazos en regeneración reciente; E. Especímen con tres brazos en regeneración reciente y talla baja; F. Especímen con tres de los brazos en regeneración y talla baja. Br, Brazo regenerado.

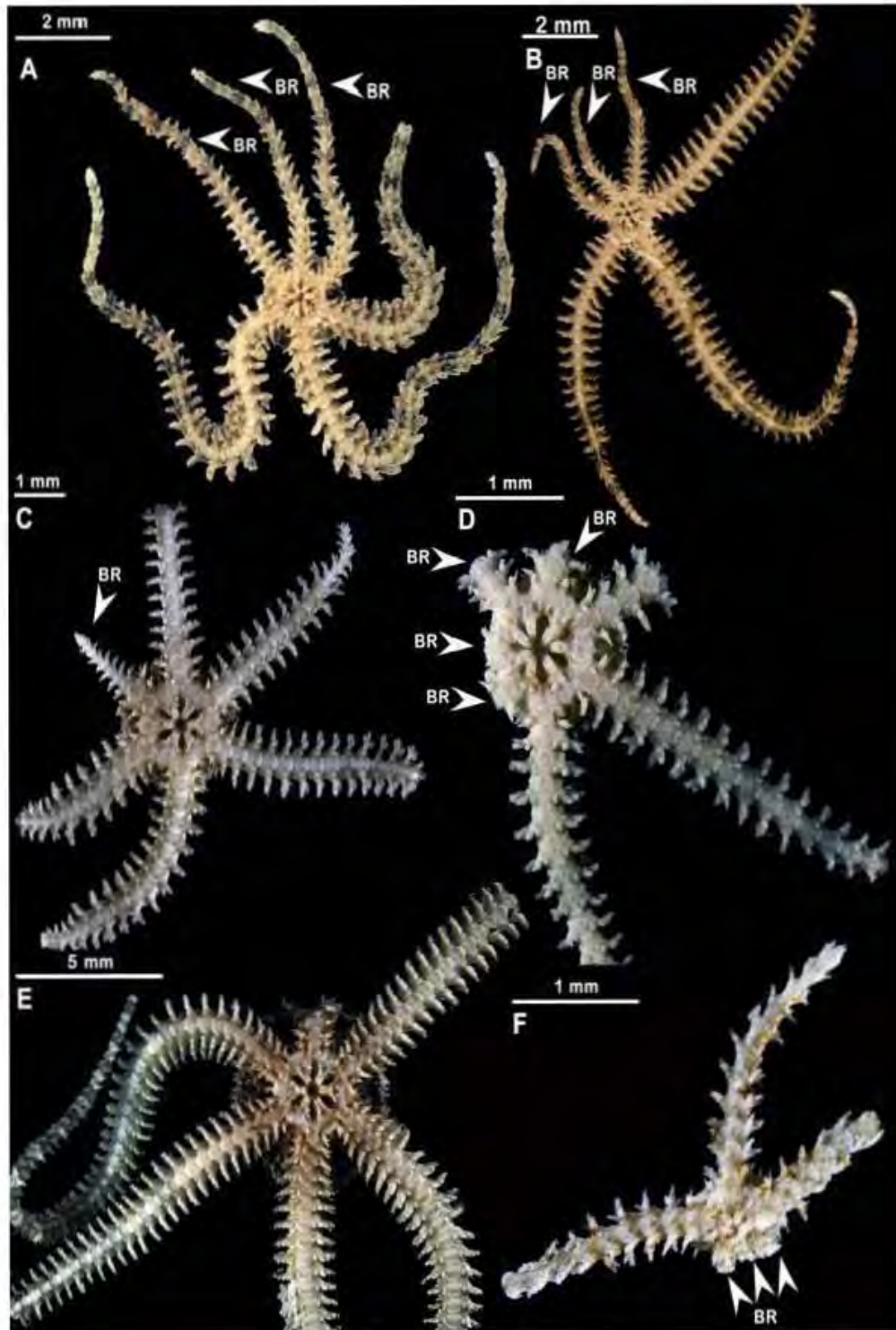


Figura 12. Variaciones Morfología asociada a la regeneración y tallas en *O. savignyi* (Pacífico Este, Chamela, México). Imágenes de MM. Vista ventral. A. Espécimen con tres brazos en regeneración avanzada; B. Espécimen con tres brazos en regeneración media; C. Espécimen con un brazos en regeneración; D. Espécimen con siete brazos y con rasgos visibles de regeneración; E. Espécimen sin rasgos externos visibles de regeneración y talla alta; F. Espécimen con tres brazos en regeneración y talla baja. Br, Brazo regenerado.

Los especímenes de *O. savignyi* además que fueron fotografiados con una cámara digital, también fueron fotografiaron con el MM (Figuras 11, 12). Estos especímenes pertenecen a la localidad de Chamela, México (Pacífico Este), en los que se observan variaciones morfológicas conspicuas. Estos especímenes están albergados en la CNE (sin número de catálogo).

Morfología externa

Vista dorsal

En las fotografías de *O. savignyi* tomadas con el MM se observan con mayor detalle las estructuras externas de la vista dorsal como, las placas dorsales del brazo (Figura 8 A, F), las placas de la parte media son dos veces más largas que anchas, con un lóbulo en la parte distal y con coloraciones verde pardo y obscuro. Las placas dorsales en regeneración muestran formas triangulares y presentan un lóbulo distal que está ligeramente marcado o ausente (Figura 13 T, U). Las escamas del disco presentan formas ovales y las tallas son del orden de apenas un par de centenas de micrómetros de diámetro (Figura 8 C). Las escamas del disco ubicadas sobre los radios del disco son más grandes, alargadas y regularmente las coloraciones son más claras que las escamas situadas en la parte que rodea los escudos radiales. La primera escama del disco entre los escudos radiales, parte proximal, siempre es más larga y ancha que cualquiera escama del disco, la segunda es más angosta y puntiaguda, la tercera y cuarta, si es que hay cuarta, son más angostas. Las escamas del disco que se encuentran en proceso de regeneración son más pequeñas, menos definidas en forma y muy descoloridas. Las espinas del disco (Figura 8 A) son poco abundantes y están dispersas a lo largo de la vista dorsal disco, aunque algunos ejemplares las presentan en la vista ventral. Las espinas del disco localizadas en la parte en regeneración son más alargadas, puntiagudas e hialinas en comparación a las de la parte central. Las placas laterales de la parte media del brazo presentan forma de luna cuarto menguante, donde el extremo dorsal de la placa es ligeramente más corto que el ventral, la parte media es más ancha y en parte externa del aplaca se insertan las espinas de los brazos. Las placas laterales en regeneración son más angostas a lo largo, evidentemente más anchas en la parte media, los bordes ventral y proximal son más redondeados y soportan menos espinas. Las espinas de las parte media de los brazos son más anchas en la base que en la parte distal, muy rugosas, con puntas hialinas muy marcadas en la borde distal, regularmente cinco en número, pero hasta siete se han contado.

Algunas espinas de los brazos ubicadas en la parte distal del brazo, regularmente la primera de la de la vista ventral, presentan forma de semi-gancho. Las espinas del brazo de la parte en proceso de regeneración son menos robustas pero más rugosas, con la misma forma y regularmente tres en número (Figura 13 K, L).

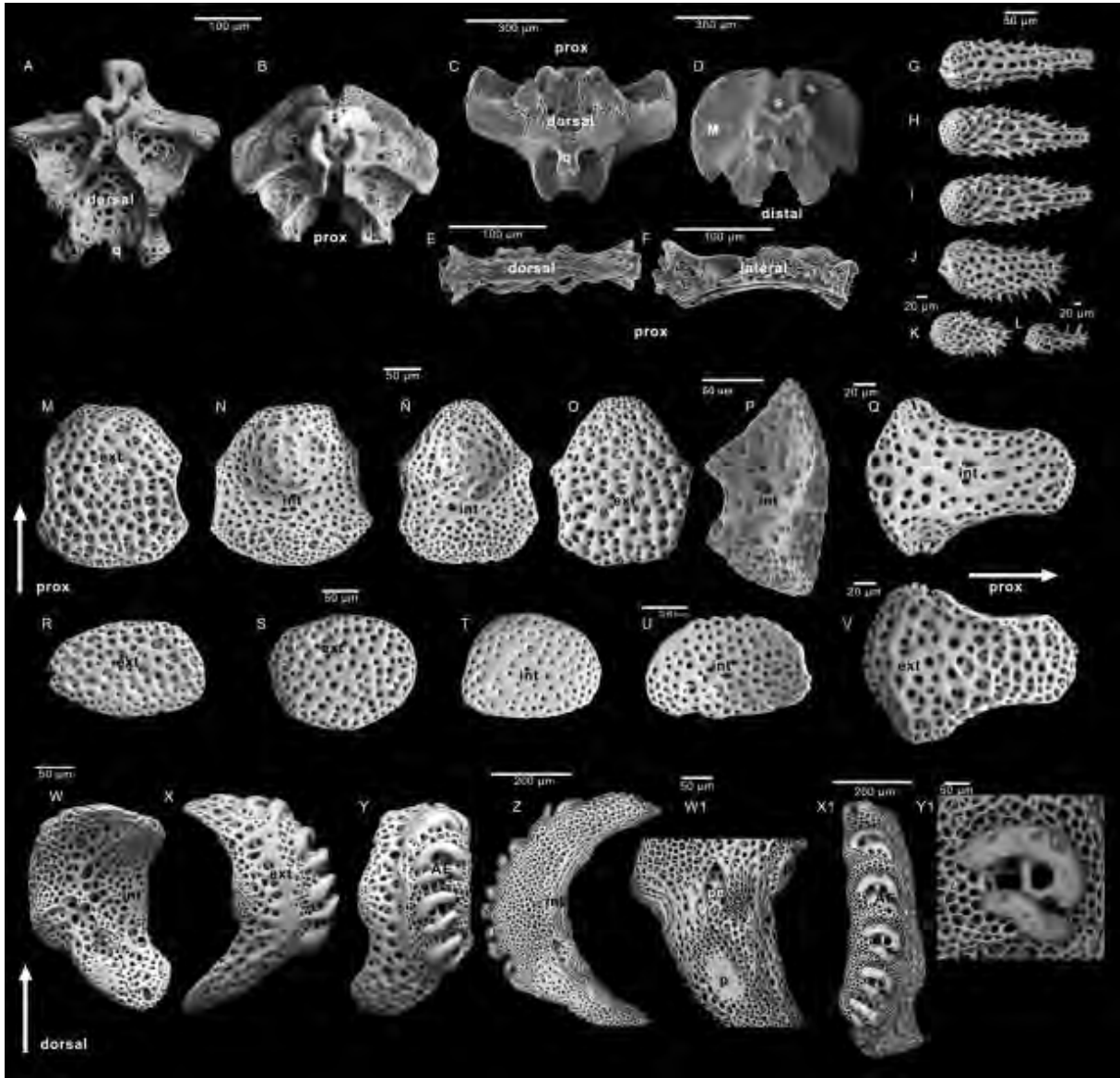


Figura 13. Elementos esqueléticos del brazo. Imágenes de MEB. *O. savignyi*. A-F. Vértebras; G-L. Espinas; M-O. Placas ventrales; Q-V. Placas dorsales; W-Y1. Placas laterales. AE, articulación de la espina; ext, externo; int, interno; M, área de inserción del músculo; p, prolongación; pe, perforación interna; q, quilla; s, surco.

Los escudos radiales están dispuestos en pares, con una longitud aproximada de un tercio del diámetro del disco, forma oblonga, presentan lóbulos en la parte distal muy marcados con una

coloración blanca, en contraste al resto del escudo, que es más oscura y una espina muy ancha y corta debajo de estos (Figura 8 C, I). Los escudos radiales que se encuentran en proceso de regeneración presentan una coloración casi blanquecina, son más pequeños y sus longitudes varían de un tercio a un cuarto e diámetro del disco.

Vista Ventral

Las principales estructuras de la vista ventral son: las placas ventrales ubicadas en la parte media del brazo muestran seis caras, son más anchas en la parte distal, la base es redondeada, los bordes laterales bicóncavos y en forma de trapecio en la parte distal (Figura 8 B). Las placas ventrales que se encuentran en proceso de regeneración son ligeramente más largas que anchas, la base distal es ligeramente más plana, la parte proximal en forma de flecha (Figura 13 Ñ-P), tienen una escama tentacular a cada lado, la coloración es ligeramente oscura en la parte media de la placa. Las escamas tentaculares son planas, oblongas y con los bordes redondeados. Los escudos orales tienen formas romboidales, la parte proximal es redondeada y la parte distal puntiaguda. Los escudos radiales que están en proceso de regeneración son más alargados y más pequeños que los escudos adórale (Figura 8 D). Los escudos adórale están dispuestos en pares, rodeando la parte proximal del escudo oral por debajo de este, su forma es triangular, los bordes son redondeados y ligeramente deprimidos en la parte central de cada borde (Figura 8 D). Los escudos adórale que están en proceso de regeneración son más alargados en la parte donde rodea al escudo oral. Las papilas laterales orales son planas, oblongas, de una a tres en número a cada lado de la vista ventral de las mandíbulas. Presenta una sola papila oral apical (Figura 8 B) homóloga al primer diente y más pequeña que los demás dientes (Figura 8 D). Las papilas laterales orales ubicadas en la parte en proceso de regeneración son más pequeñas, comúnmente solo se observa una a cada lado de la mandíbula y una apical. Los dientes son rectangulares y aplanados en el borde proximal. Los dientes que están en la parte en proceso de regeneración son difíciles de observar por su pequeño tamaño. Las hendiduras genitales comúnmente están rodeadas por las escamas del disco (Figura 8 B). Las hendiduras genitales de la parte en proceso de regeneración son difíciles de observar ya que comúnmente se encuentran cerradas. Las espinas del disco ubicadas sobre la vista ventral son muy escasas.

Morfología microestructural interna y externa

Vista dorsal externa

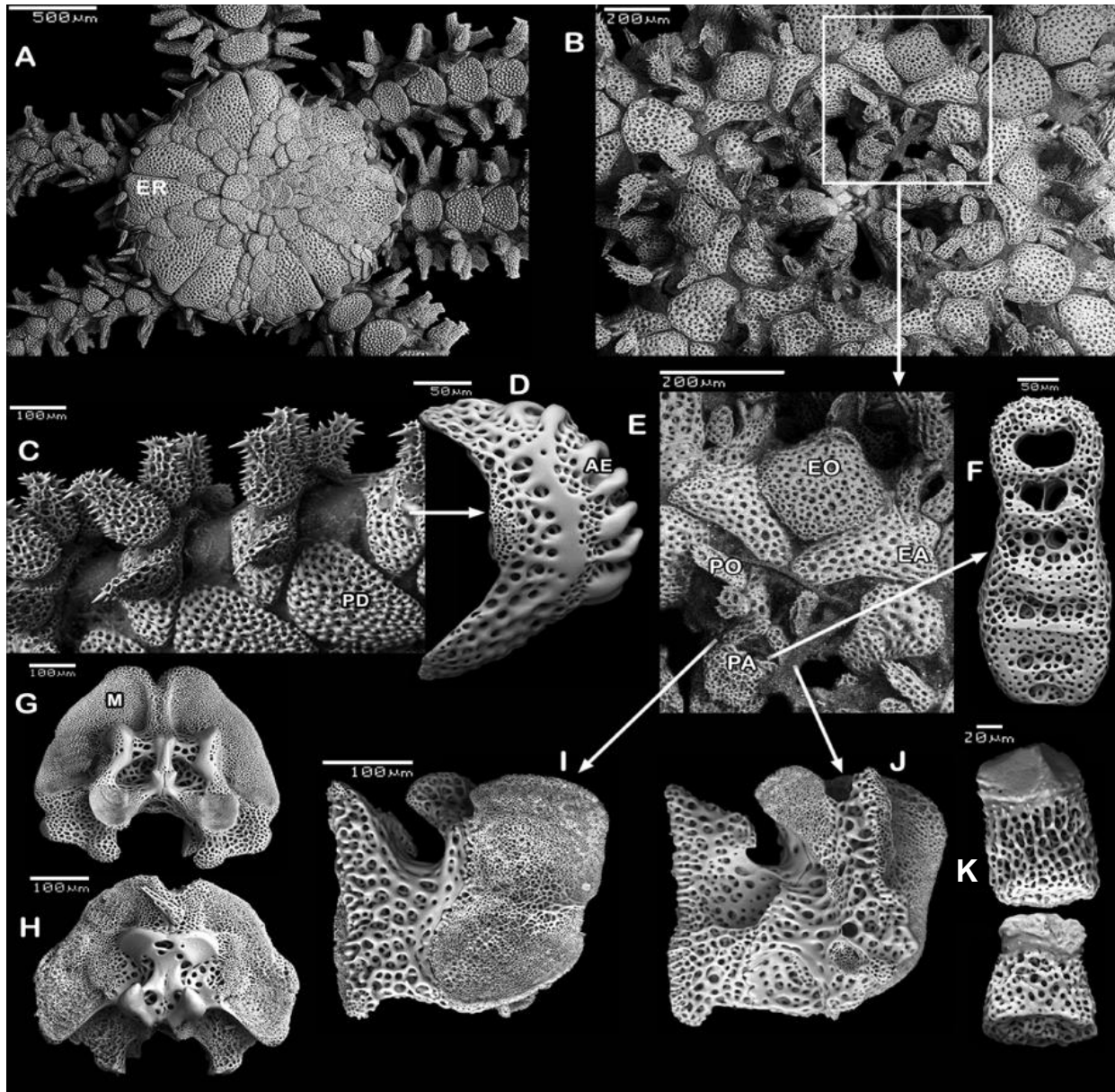


Figura 14. Elementos esqueléticos de *O. savignyi* (Pacífico Este, Chamela, México). Imágenes de MEB. A. Vista dorsal del disco y brazos; B. Vista ventral del disco y brazos; C. Vista dorsolateral del brazo; D. Placa lateral del brazo; E. Detalle de la una mandíbula; F. Placa dental (vista externa); G, H. Vértebras de los brazos; G. Vista proximal; H. Vista distal; I, J. Mandíbula (mitades); I. Vista adradial; J. Vista abradial; K. Dientes. AE, articulación de la espina; EA, escudos adorales; EO, Escudos orales; ER, escudos radiales; M, inserción del músculo; PA, papila apical; PD, placas dorsales; PO, papila oral.

Los caracteres microestructurales externos de la vista dorsal fueron: Las placas dorsales del brazo en forma de ovalo, levemente cóncavas-convexas en los bordes, con un lóbulo distal

ligeramente marcado en la parte media, la vista dorsal es más porosa y rugosa que la de la vista ventral (Figura 13 R, S).

Vistas Ventral e Interna

Las placas ventrales de los brazos pertenecientes a los segmentos medios tiene forma casi hexagonal, solo la parte proximal es más afilada, los bordes tienen forma cóncavo-convexa y están deprimidas en la vista proximal ventral donde se superpone a la placa más vieja (Figura 13 M-P). Las escamas tentaculares se presentan en pares, una a cada costado de las placas ventrales, son planas y rebasan ligeramente el largo de las placas ventrales. Las vértebras están rodeadas a los costados por un par de placas laterales, en la vista dorsal por una placa dorsal y en la vista ventral por una placa ventral. La parte distal de la vértebra presenta una elevación que es donde se une con la parte proximal de la vértebra contigua (Figura 13 A-D). Las vértebras en regeneración son mucho más largas que anchas y más pequeñas (Figura 13 E, F).

Las placas dentales son oblongas, ligeramente convexas en los bordes laterales y presenta surcos y orificios en la vista dorsal de la cara adradial donde se insertan los dientes, regularmente seis en organismos adultos (Figura 15 M, N, O). Las placas dentales que están en proceso de regeneración presentan solo una perforación y menor cantidad de surcos. Los dientes son rectangulares, la punta es muy rugosa, la papila apical es más corta, plana y con el borde distal romo (Figura 15 P, Q). Los dientes que están en proceso de regeneración son más cortos y angostos. Las mandíbulas están conformadas por dos segmentos, cada uno de los segmentos tiene casi el mismo ancho que largo y en la parte media de la vista dorsal presenta una bifurcación. La vista adradial de cada segmento es mayormente lisa, solo en el borde distal es poroso (Figura 15 L). En la vista abradial de cada segmento de mandíbula se observan pliegues en forma de tiras en el borde distal, donde se encuentran unidas las placas dentales, y una elevación en forma de línea rugosa donde se unen los dos segmentos que conforman una mandíbula (Figura 15 Ñ). Las mandíbulas que están en proceso de regeneración presentan segmentos más alargados y el borde distal es más angosto. Las papilas orales laterales son planas, más angostas en la base y la punta presenta bordes ligeramente rugosos (Figura 14 E, B). Las papilas laterales orales en proceso de regeneración son

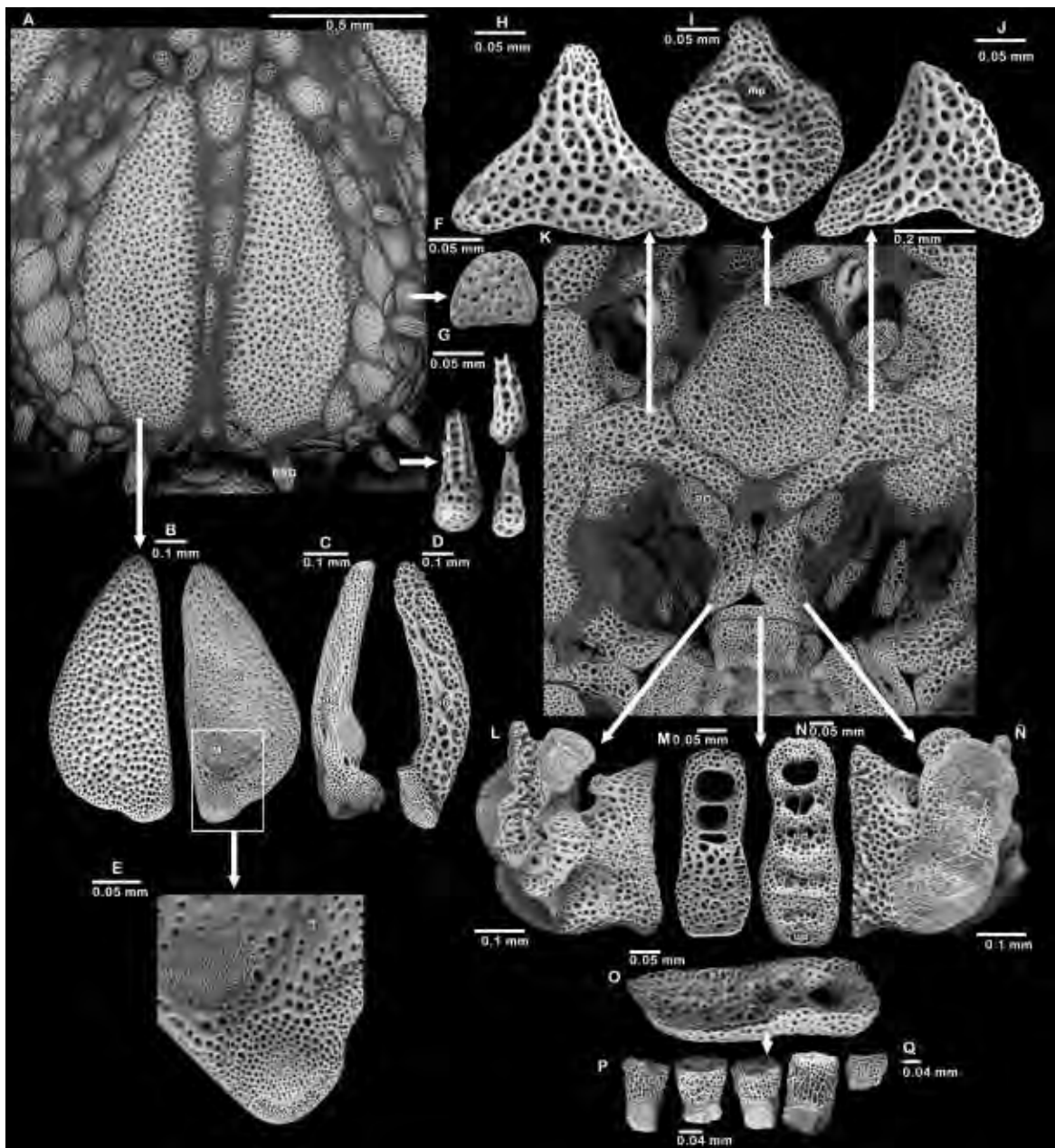


Figura 15. Microestructuras dorsales, ventrales e internas. Imágenes de MEB. *O. savignyi* (Chamela, México, Pacífico Este). A, B. Escudos radiales; C, D. Placas genitales; E. Detalle de escudo radial; F. Escama del disco; G. Espinas del disco; H, J. Escudos adorales; I. Escudo oral; K. Detalles de la mandíbula; L, Ñ. Mitad de las mandíbulas; L. Vista adradial; Ñ. Vista abradial; M, N, O. Placas dentales; M. Vista abradial; N. vista adradial; O. Vista lateral –abradial; P. Dientes; Q. Papila oral. ve, vista externa; vi, vista interna; M, área de inserción de los músculos; lv, lóbulo ventral; mp, madreporita; ad, adradial; ab, abradial; ud, unión de los dientes; up, unión de la papila; ESD, espina del disco.

más pequeñas y están muy juntas, lo que da impresión de ser una sola. Los escudos orales son romboidales, el borde distal tiene forma de punta redondeada. En la vista ventral de uno de los escudos orales se observa una perforación grande, que no atraviesa por completo el escudo y está ligeramente más orientada a la parte distal, lo parece ser la madreporita (Figura 15 K). Los

escudos orales en proceso de regeneración son más pequeños y ligeramente oblongos (Figura 14 E). Los escudos adorales son triangulares y están comprimidos en los bordes donde se postra el escudo oral (Figura 15 H, J). Los que están en proceso de regeneración son más grandes que el escudo oral (Figura 14 E).

Fisión y regeneración

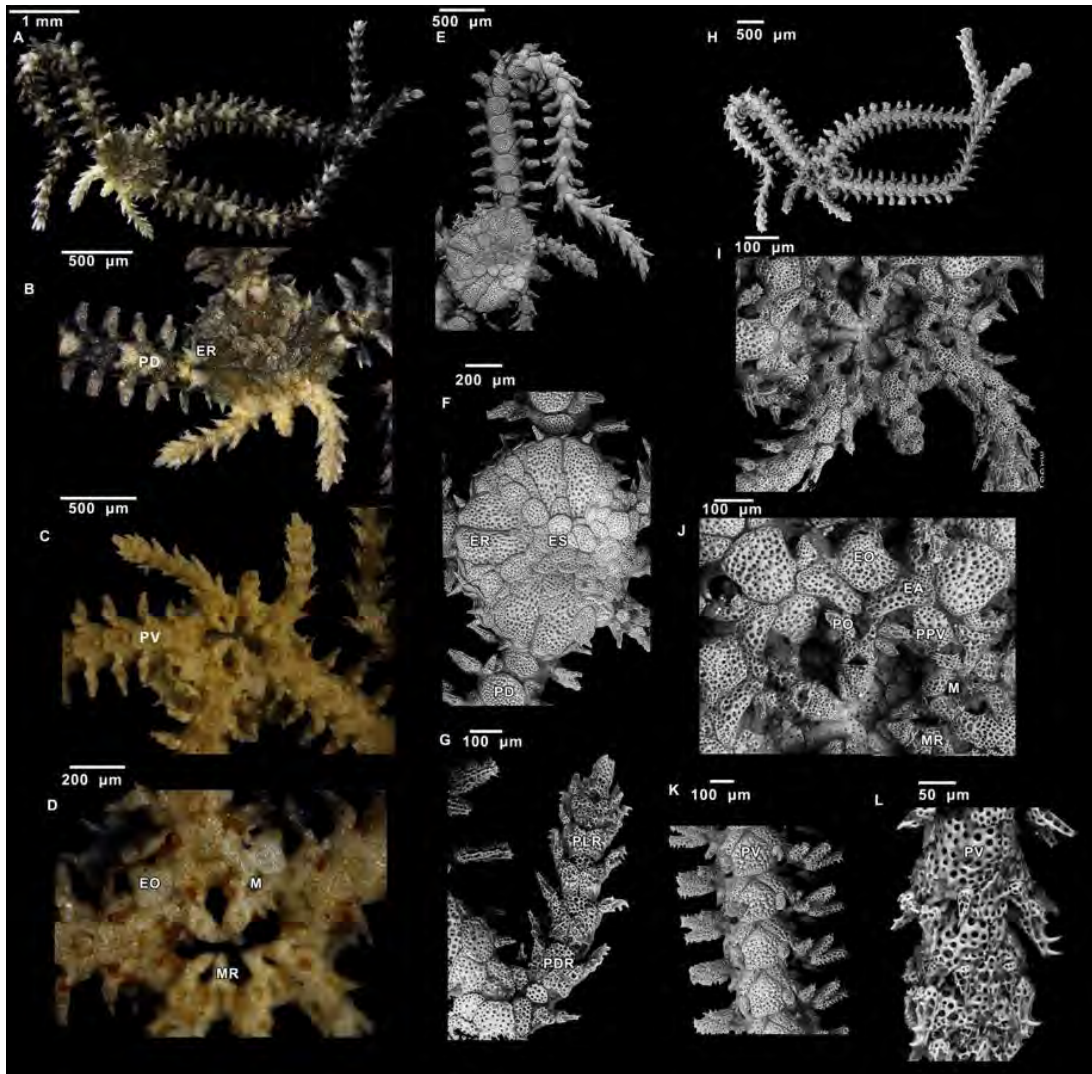


Figura 16. Regeneración en *O. savignyi* (Pacífico Este, Chamela, México). A-D. Imágenes de MM; A, B. Vista dorsal; A. Organismo completo; B. Detalles del disco y brazos; C, D. Vista ventral; C. Detalles del disco y brazos; D. Detalles de la boca; E-L. Imágenes de MEB; E-G. Vista dorsal; E. Organismo completo; F. Detalles del disco y brazos; G. Brazo en regeneración; H-L. Vista ventral; H. Organismo completo; I. Detalles del disco y brazos; J. Detalles de la boca; K: Brazo; L. Brazo en regeneración. EA, Escudos adorales; EO, escudos orales; ER, escudos radiales; ES, escamas del disco; M, mandíbulas; MR, mandíbulas en regeneración; PDR, placas dorsal en regeneración; PD, placas dorsales; PLR, placas laterales en regeneración; PO, papilas orales; PPV, placas ventrales primarias; PV, placas ventrales.

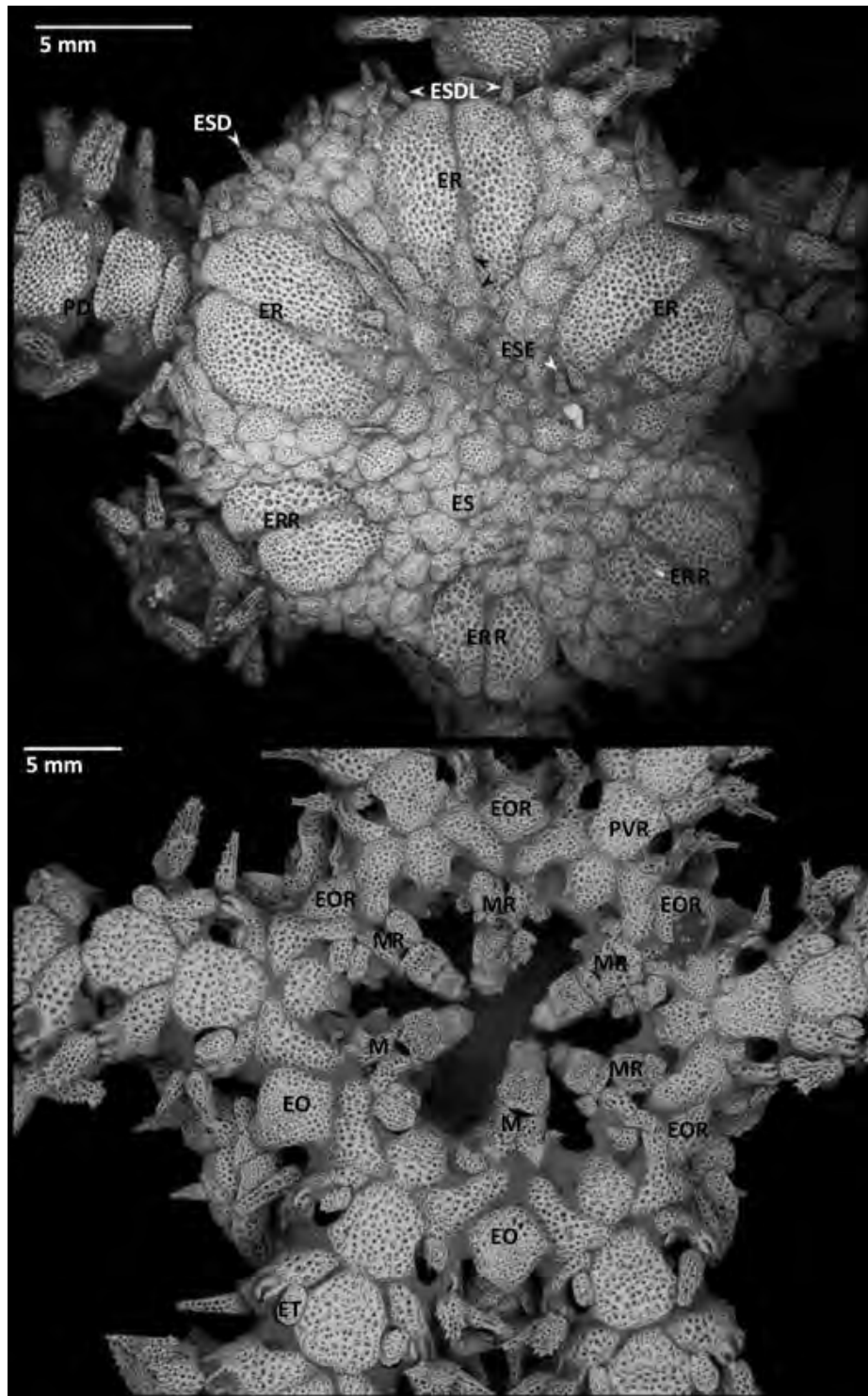


Figura 17. Detalles de la vista ventral y dorsal del disco en regeneración de *O. savignyi*. Imágenes de MEB. A. Detalles de la vista dorsal del disco (MV-96486, Indo-Pacífico). B. Detalles de la vista ventral del disco (MCZ- 1195, Índico). EO, escudos orales; EOR, escudos orales en regeneración; ER, escudos radiales; ERR, escudos radiales en regeneración; ET, escama tentacular; ES, escama del disco; ESDL, espina debajo del lóbulo del escudo radial; ESD, espina discal; M, mandíbula; MR, mandíbula en regeneración; PD, placa dorsal del brazo; PDR, placa dorsal del brazo en regeneración.

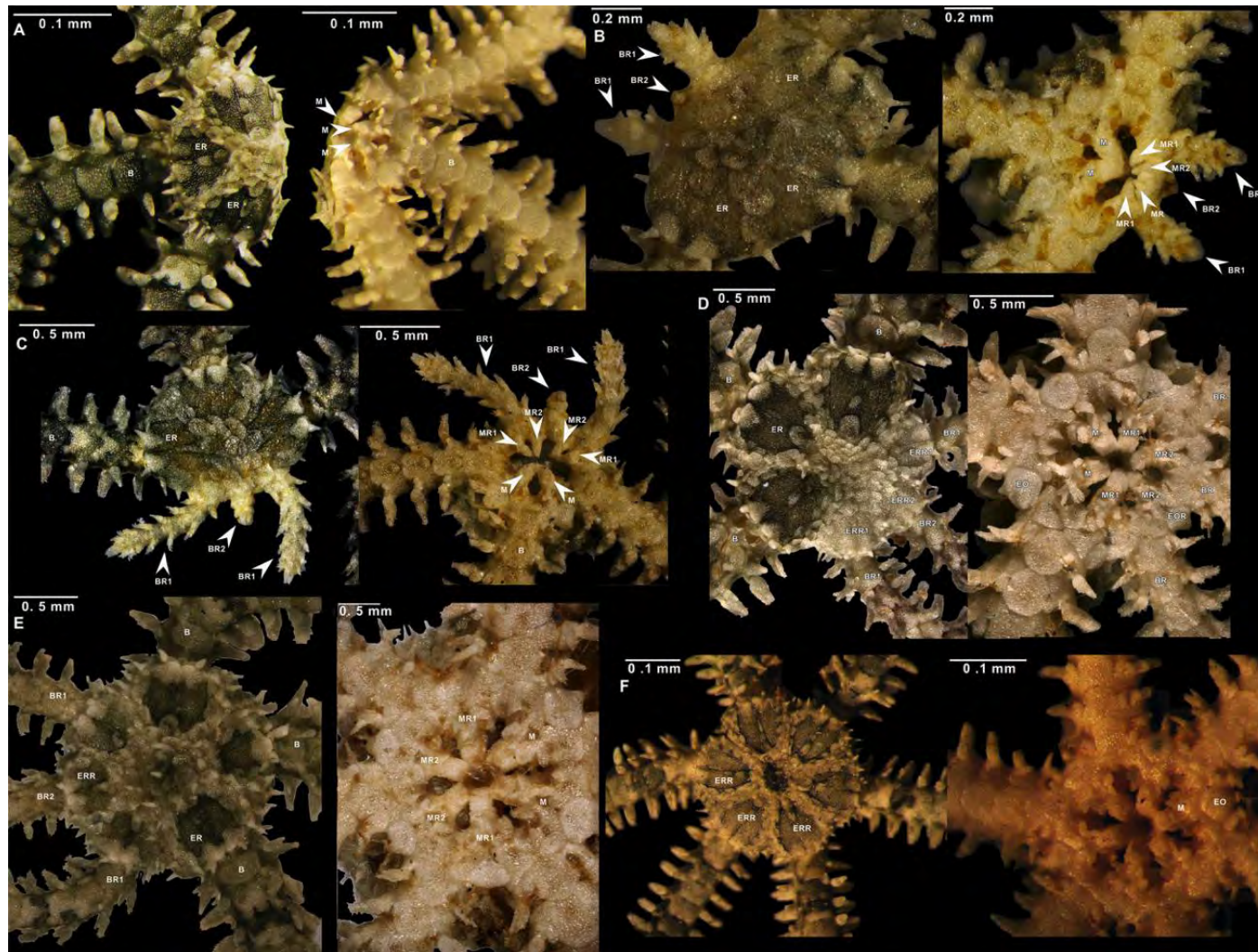


Figura 18. Variaciones a través de los grados de regeneración en *O. savignyi*. A. Vista ventral (derecha), vista dorsal (izquierda). A. fisión reciente, aun sin regeneración; B. Regeneración de brazos primarios, brote de brazo secundario y mandíbulas; C. Regeneración de brazos y mandíbulas; D. Brote de escudos radiales; E. Regeneración parcial de todas las estructuras; F. Regeneración de todas las estructuras. B, brazo; BR, brazo en regeneración; BR1, brazo en regeneración primario; BR2, brazo en regeneración secundario; ER, escudo radial; ERR, escudo radial regenerado; EO, escudo oral; M, mandíbula; MR1, mandíbula regenerada primaria; MR2, mandíbula regenerada secundaria.

Por otra parte, los organismos con grados de regeneración avanzados precedidos de la fisión, en la que han regenerado casi por completo sus estructuras faltantes, resulta complicado observar rasgos de regeneración externa y conspicua a simple vista e incluso lo es al examinarlos bajo el microscopio estereoscópico. En estos casos, fue posible distinguir el grado de regeneración obteniendo imágenes de MEB de las placas dentales, en las que se midió el largo y con ello se infirió que las placas más cortas eran las que habían sido producto de la regeneración (Figura 21).

Fisión primaria

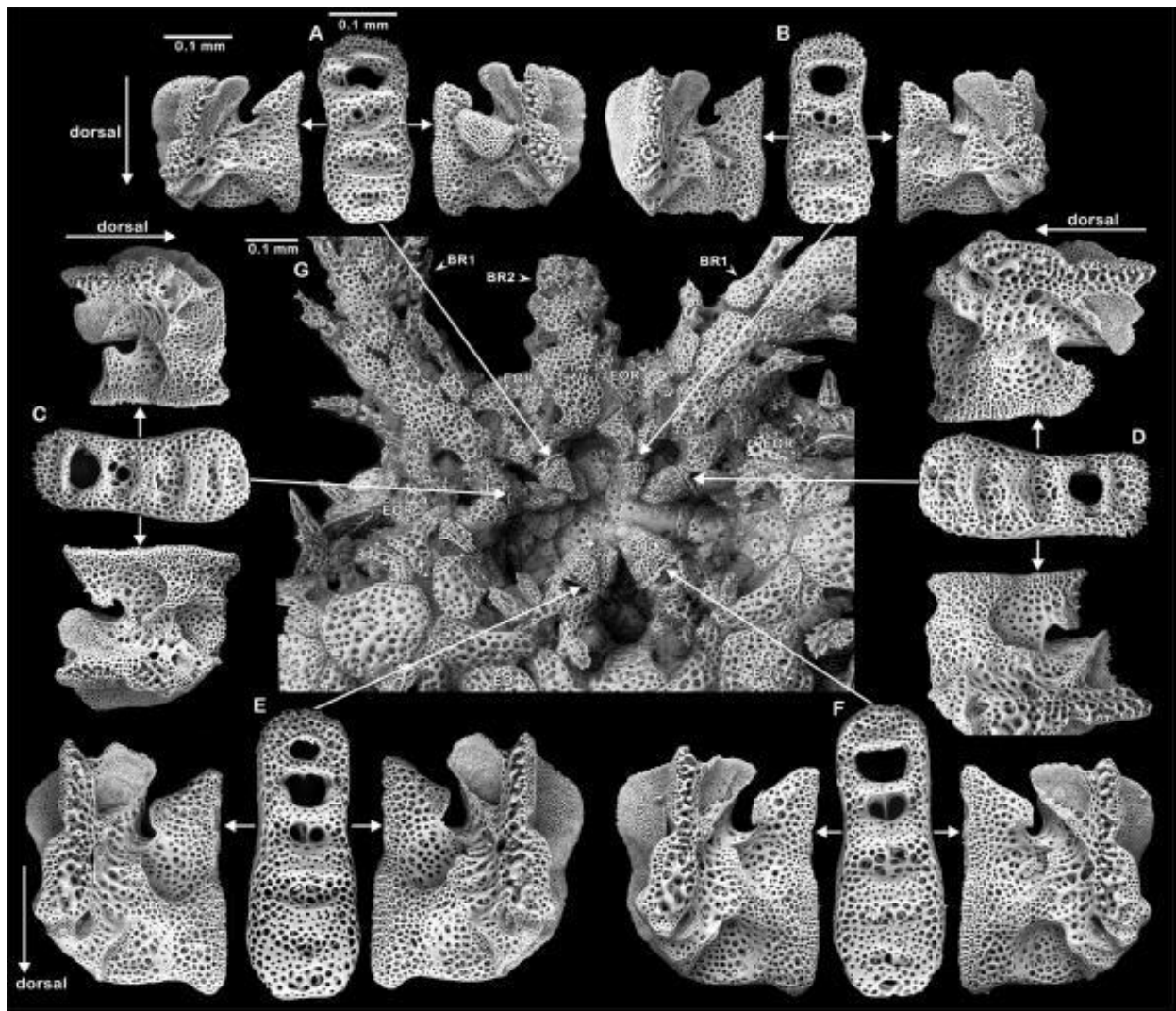


Figura 19. Conjunto de placas dentales y mandíbulas resultado de la reproducción por fisión. Imágenes de MEB. *O. savignyi* (Chamela, México, Pacífico Este) A-D. Ternas regeneradas; E-F. Ternas más antiguas; A, B. Regeneración secundaria; C, D. Regeneración primaria; G. Detalle del disco y brazos (vista ventral) Mandíbulas (costados), vista adradial; Placas dentales (centro), vista abradial; BR1, brazo regenerado primario; BR2, brazo regenerado secundario; EO, escudos orales; EOR, escudos orales regenerados.

La regeneración precedida de la reproducción por fisión en organismos hexámeros comprende varias etapas. Primero, el disco se fisiona en un plano que corre a través un par de inter-radios opuestos, resultando en la parte dorsal tres pares de escudos radiales y tres brazos. En la vista ventral solo se mantienen dos mandíbulas. Posteriormente, cada una de las dos fracciones regenera dos brazos contiguos a los viejos y en medio de estos se regenera un tercero, a la vez que se regeneran dos mandíbulas contiguas a las viejas y después otro par entre estas (Figuras 20 y 21 B). En total cada fracción del disco regenera tres brazos, tres pares de escudos radiales y cuatro mandíbulas (con sus respectivas estructuras adjuntas), esto debido a que durante la fisión se disipa un par de mandíbulas. Finalmente, se obtienen dos organismos (Figura 22).

En las placas dentales se observa claramente el mecanismo de fisión, antes mencionado, por primera vez (Figura 26). En estas microestructuras relativamente fáciles de obtener, en comparación a las mandíbulas, al medir el largo de las placas se obtienen los siguientes resultados: dos placas que son las que se mantienen durante la fisión y son las que poseen las mayores longitudes; dos placas que se regeneraron primero con longitudes menores a las que se mantuvieron durante la fisión; y dos placas que se regeneraron secundariamente, seguidas de la regeneración de las que regeneraron primero con longitudes menores a estas. Por lo que se tiene dos placas grandes, dos medianas y dos pequeñas (Figura 25).

Fisión múltiple

Algunos organismos presentan longitudes diferentes en los seis brazos, en los seis pares de escudos radiales y en las seis mandíbulas. Esta discrepancia de tallas en relación a un organismo que se ha reproducido por fisión por vez primera o partiendo que todas las estructuras mantienen las mismas tallas proporcionales, se observa externamente en los escudos radiales (Figura 18 E) y con mayor claridad en las mandíbulas y placas dentales (Figura 19). Estas observaciones pueden explicarse si se supone que el organismo ha sufrido más de una fisión antes de haber regenerado por completo todas sus estructuras durante su primera fisión, o durante una de sus fisiones, ya que sería muy complicado saber cuántas fisiones ha sufrido el organismo. El mecanismo que comprende dos fisiones (F2) parte de un organismo que se va a fisionar por vez primera: comienza cuando el disco se fisiona en un plano que corre a través un par de

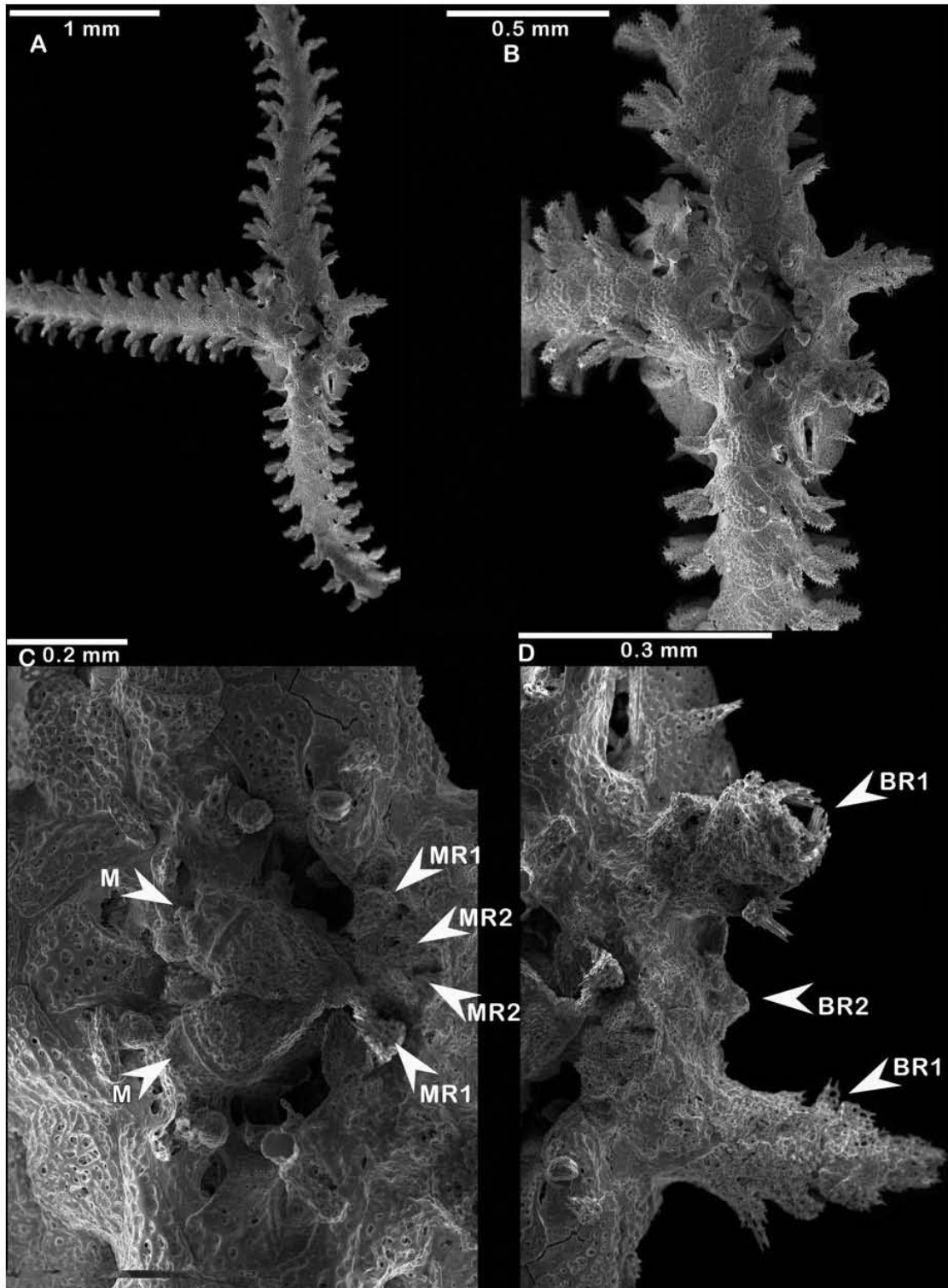



Figura 20. Regeneración de la boca y brazos en *O. savignyi* (Pacífico Este, Chamela, México). Imágenes de MEB. A. Vista ventral del organismo completo; B. Detalles de la boca; C. Detalles de las mandíbulas; D. Detalles de los brazos regenerando. BR1, brazo regenerado primario; BR2, brazo regenerado secundario; M, mandíbula; MR1, mandíbula regenerada primaria; MR1, mandíbula regenerada secundaria.

interradios opuestos, dando como resultado dos fracciones, cada fracción conserva tres pares de escudos radiales y tres brazos en la vista dorsal y en la vista ventral solo se mantienen dos mandíbulas. Posteriormente, cada una de las dos fracciones regenera dos brazos contiguos a los viejos y en medio de este se regenera un tercero, a la vez que se regeneran dos mandíbulas contiguas a las viejas y después otro par entre estas. En la segunda fisión el disco se vuelve a dividir en dos fracciones en un plano diferente al primero y nuevamente da como resultado en cada una de las dos fracciones tres pares de escudos radiales y tres brazos en la vista dorsal y en la vista ventral dos mandíbulas. A continuación cada una de las dos nuevas fracciones regenera dos brazos contiguos a los viejos y en medio de este se regenera un tercero, a la vez que se regeneran dos mandíbulas contiguas a las viejas y después otro par entre estas. Finalmente se obtiene al menos en una de las fracciones un organismo con una mandíbula con la mayor longitud, seguida de una de menor longitud a esta y cuatro mandíbulas regeneradas en las que dos de ellas presentan tallas menores a las últimas mencionadas (conservadas) y las últimas dos con las tallas menores. Este mismo proceso ocurre con las placas dentales, en las que se observa más claramente las diferencias en las longitudes (Figura 21). También se obtienen dos brazos con las mayores tallas, seguido por otro de menor talla que estos. De los tres brazos regenerados, dos de ellos presentan longitudes iguales y son los que se regeneran primero y el que regenera al último, entre estos dos, presenta una menor longitud. El mismo proceso ocurre con los pares de escudos radiales (Tabla 3, Figura 23).

Tabla 3. Número, talla y procedencia de las estructuras regeneradas en el mecanismo de fisión múltiple. Regeneración primaria; 1ria; regeneración secundaria; 2ria; primera fisión; 1F; segunda fisión, 2F; X, sin regeneración. El signo positivo en la parte superior flecha indica la mayor talla y el signo negativo en la parte inferior menor talla.

Mandíbulas	P. dentales	E. radiales	Brazos	Tallas	Regeneración
1	1	2	2		X
1	1	1	1		1ria-1F
2	2	2	2		1ria-2F
2	2	1	1		2ria-2F

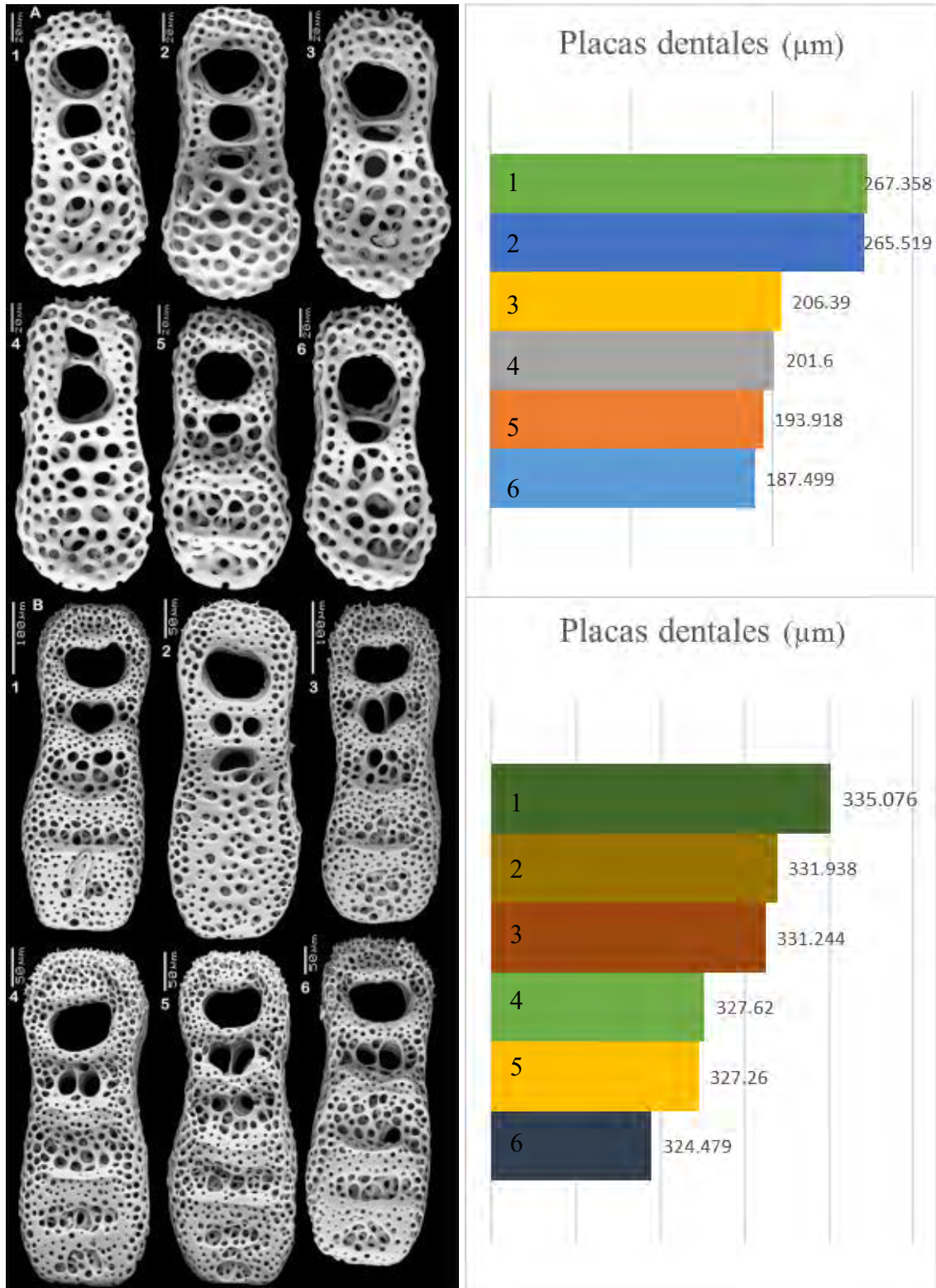


Figura 21. Largo de las seis placas dentales de un par de organismos de *O. savignyi* producto de la reproducción fisión (Pacífico Este, Chamela, México). A. Regeneración por primera vez (F1); B. Regeneración múltiple (F2). Los números en las imágenes corresponden con cada número de la barra (derecha).

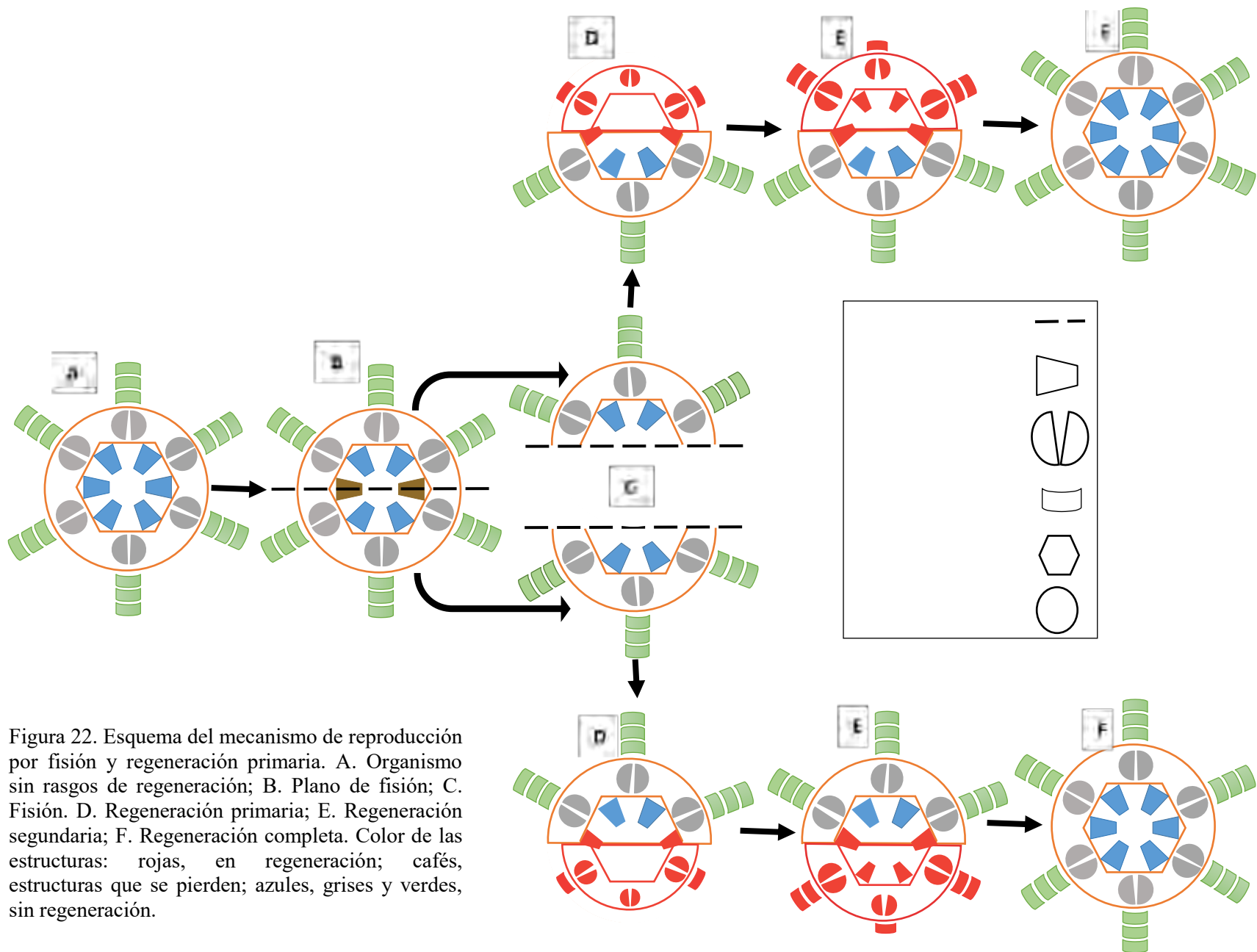


Figura 22. Esquema del mecanismo de reproducción por fisión y regeneración primaria. A. Organismo sin rasgos de regeneración; B. Plano de fisión; C. Fisión. D. Regeneración primaria; E. Regeneración secundaria; F. Regeneración completa. Color de las estructuras: rojas, en regeneración; cafés, estructuras que se pierden; azules, grises y verdes, sin regeneración.

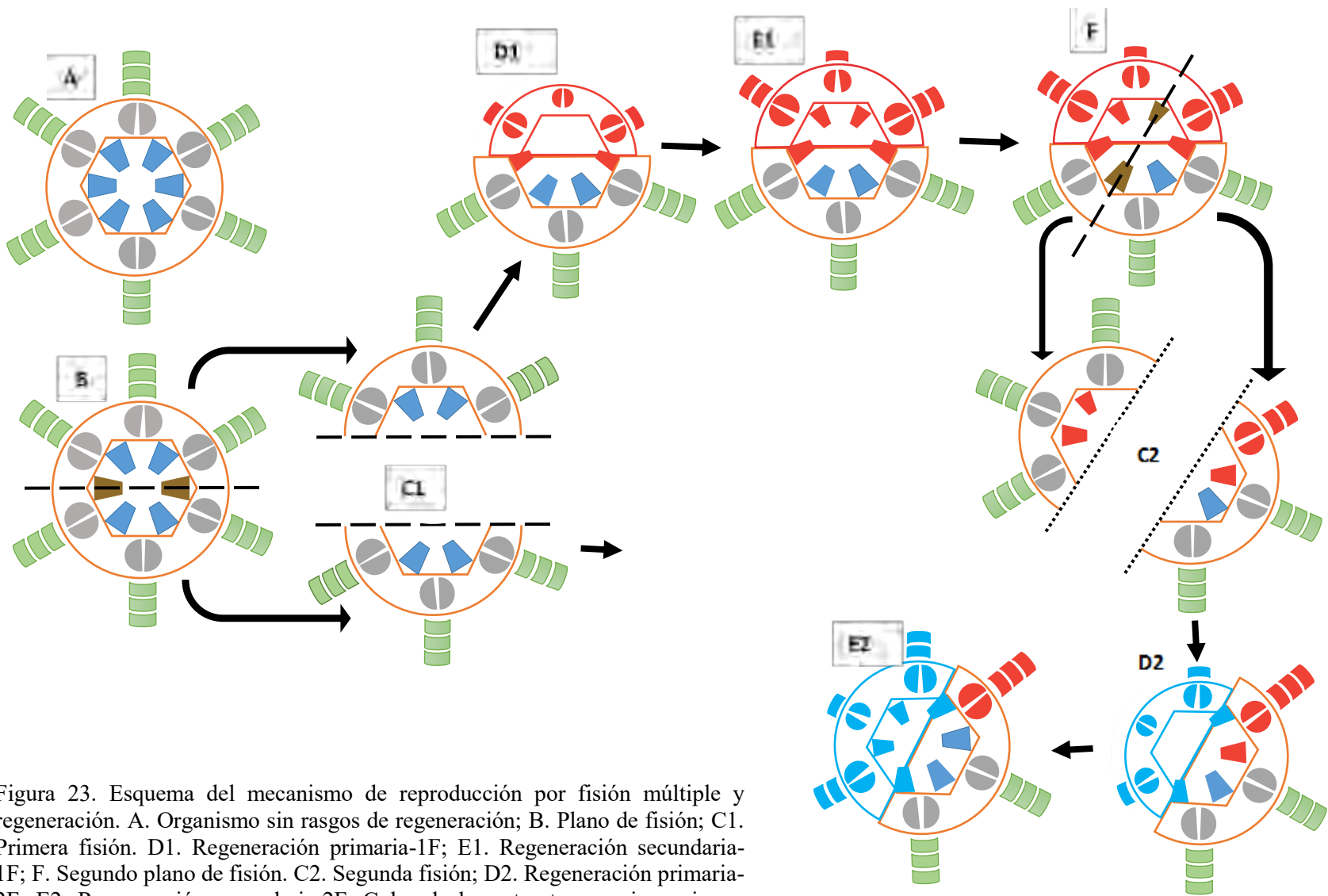


Figura 23. Esquema del mecanismo de reproducción por fisión múltiple y regeneración. A. Organismo sin rasgos de regeneración; B. Plano de fisión; C1. Primera fisión. D1. Regeneración primaria-1F; E1. Regeneración secundaria-1F; F. Segundo plano de fisión. C2. Segunda fisión; D2. Regeneración primaria-2F; E2. Regeneración secundaria-2F. Color de las estructuras: rojas, primera regeneración; azules cielo, segunda regeneración; cafés, estructuras que se pierden; azules, grises y verdes, sin regeneración; 1F, primera fisión; 2F, segunda fisión.

Fisión y regeneración atípica

Algunos organismos (menos del 5%) muestran fisiones y regeneraciones atípicas. En la fisión atípica los organismos se fisionan en un plano diferente al anteriormente mencionado (típica), lo que da como resultado a un organismo que mantiene tres mandíbulas y no dos, como en la fisión típica. Durante el proceso de regeneración atípica, se producen cuatro mandíbulas y cuatro brazos en lugar de tres como en la típica, Resultando un organismo con siete brazos y siete mandíbulas. Además, es característico de estos organismos presentar uno de los escudos radiales de manera impar (Figura 24 A).

Una variante del caso anterior es cuando un organismo mantiene tres brazos, tres escudos radiales y cuatro mandíbulas. Durante la regeneración el organismo regenera cuatro brazos, pero a diferencia del caso anterior, solo regenera tres mandíbulas (Figura 24 D).

Los escudos radiales unitarios son el caso más frecuente, incluso aparecen en organismos con seis brazos, en los que las demás estructuras son las típicas de un organismo hexámero (Figura 25 E).

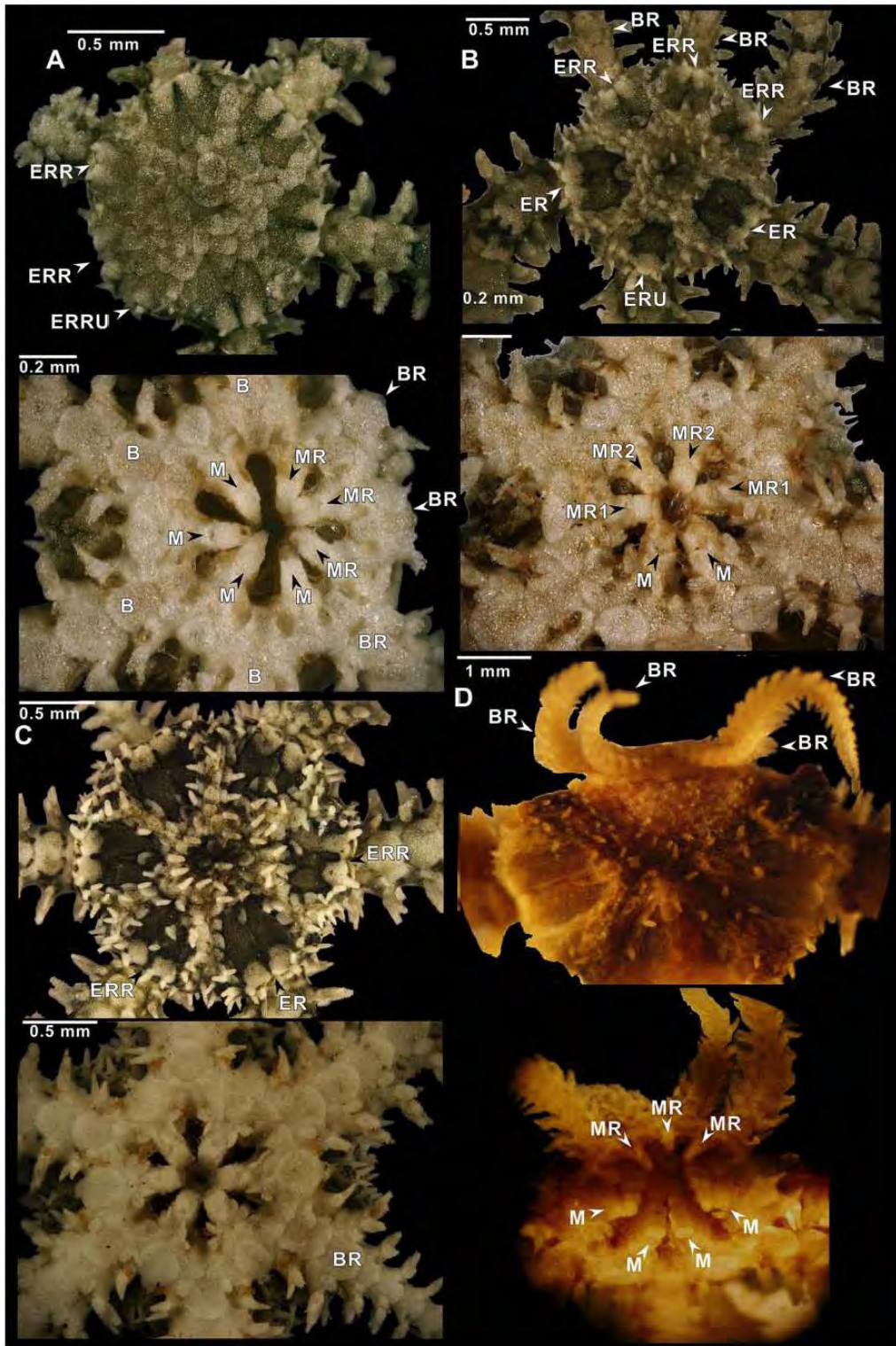


Figura 24. Fisión y regeneración atípica en *O. savignyi* en organismos con diferente número de brazos. Vista dorsal imagen superior, vista ventral, imagen inferior. A. Organismo regenerando 4 brazos; B. Organismo con escudo unitario; C. Organismo con escudos radiales de diferentes tallas; D. Organismo regenerando cuatro brazos. B, brazos; Br, brazos regenerados; Er, escudos radiales; ERR, escudos radiales regenerados; ERRU, escudos radiales regenerado unitarios; M, mandíbulas; MR, mandíbulas regeneradas.

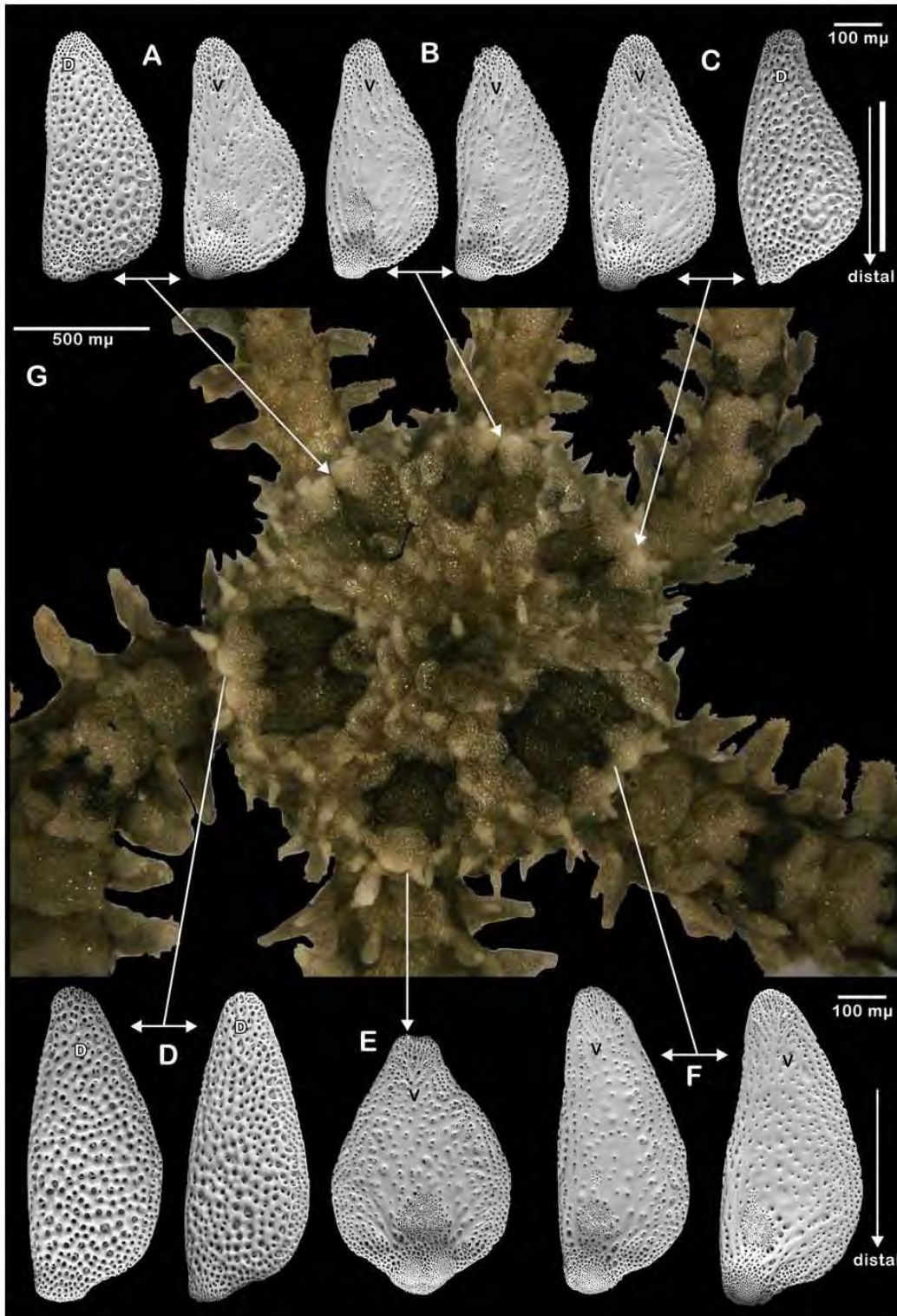


Figura 25. Conjunto de escudos radiales de un organismo de *O. savignyi* producto de la fisión (Chamela, México, Pacífico Este). Imágenes de MEB. A, C. Pares de escudos regenerados primarios; B. Par de escudos regenerados secundarios; D, F. Pares de escudos sin regenerar; E. Escudo unitario; G. Vista dorsal del disco. V, ventral; D, dorsal.

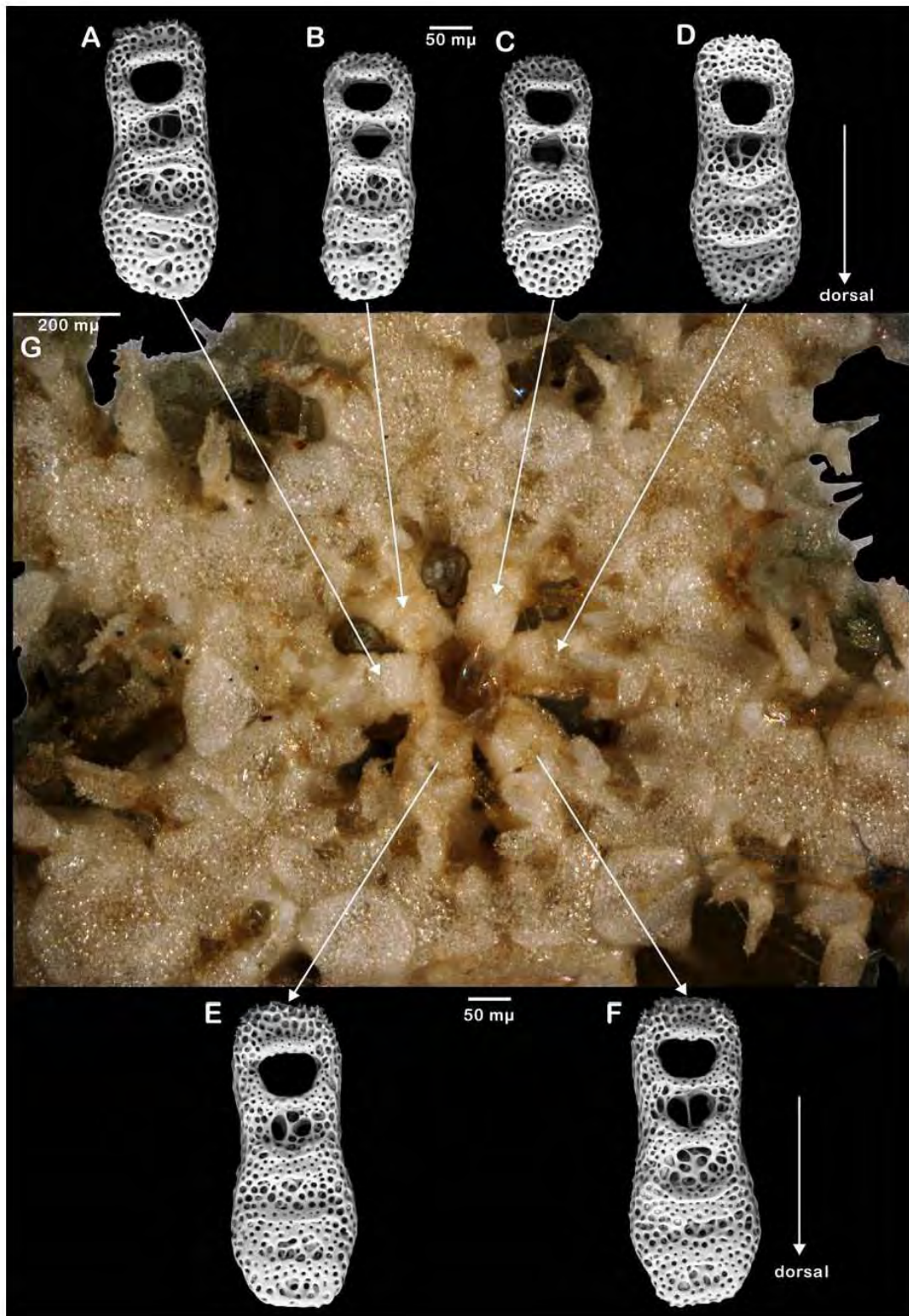


Figura 26. Conjunto de seis placas dentales de un organismo de *O. savignyi* producto de la fisión (Chamela, México, Pacífico Este). Imágenes de MEB.). A, D. Placas regeneradas primarias; B, C. Placas regeneradas secundarias; E, F. Placas sin regenerar; G. Vista ventral del disco.

Porcentaje de fisión

La reproducción por fisión se presenta en todas las regiones estudiadas, con un porcentaje media mayor al 40% de los 296 especímenes voucher examinados. En el Pacífico Este, Pacífico Norte e Índico la reproducción por fisión presenta valores de casi un 80%.

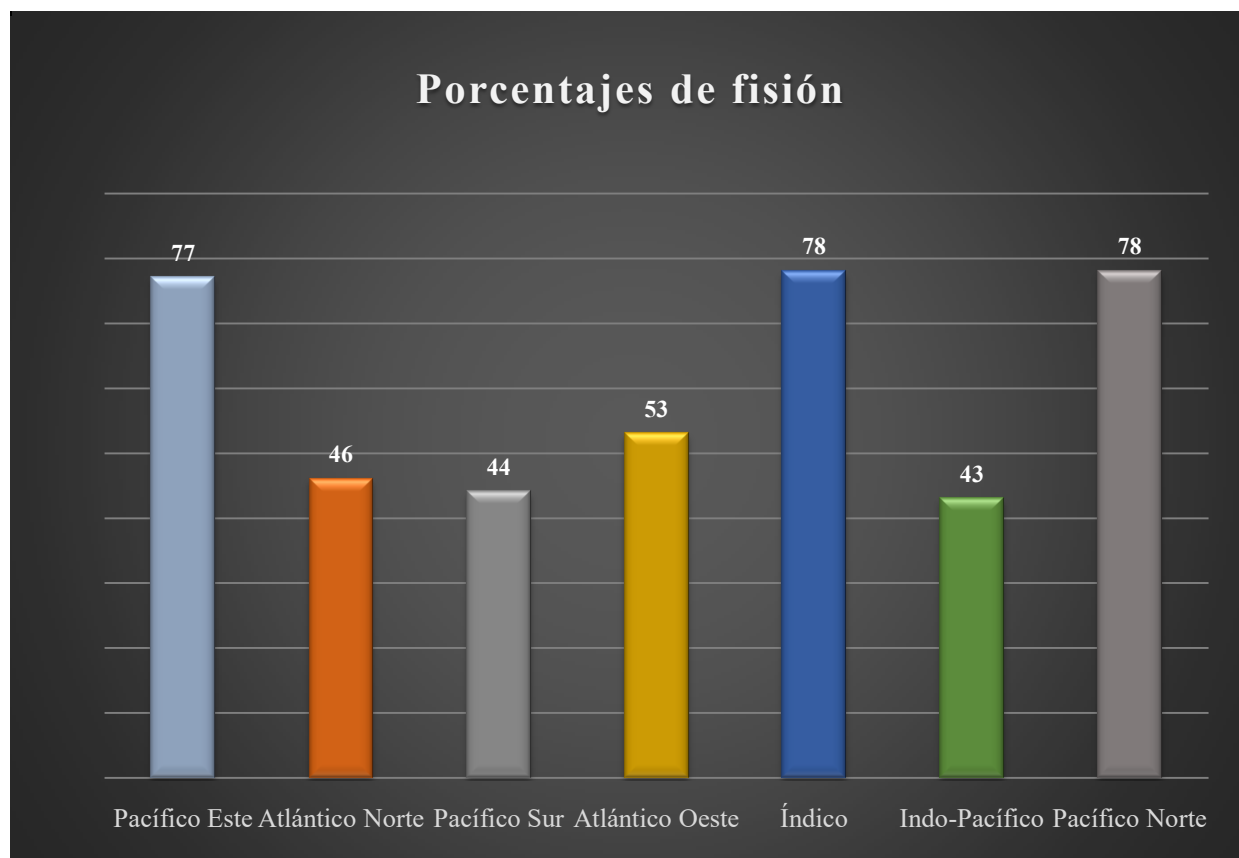


Figura 27. Porcentajes de la reproducción por fisión de cada una de las regiones de procedencia de los especímenes (voucher) de *O. savignyi* examinados en este estudio.

Variación en el número de radios

Hexamería

Los especímenes hexámeros dominados ampliamente con valores mayores al 92% de los 296 especímenes voucher examinados. En varias regiones alcanzan el 100% como: el Pacífico Este, Atlántico Norte e Índico. El resto de las regiones supera el 80% (Figuras 28, 29 C, D).

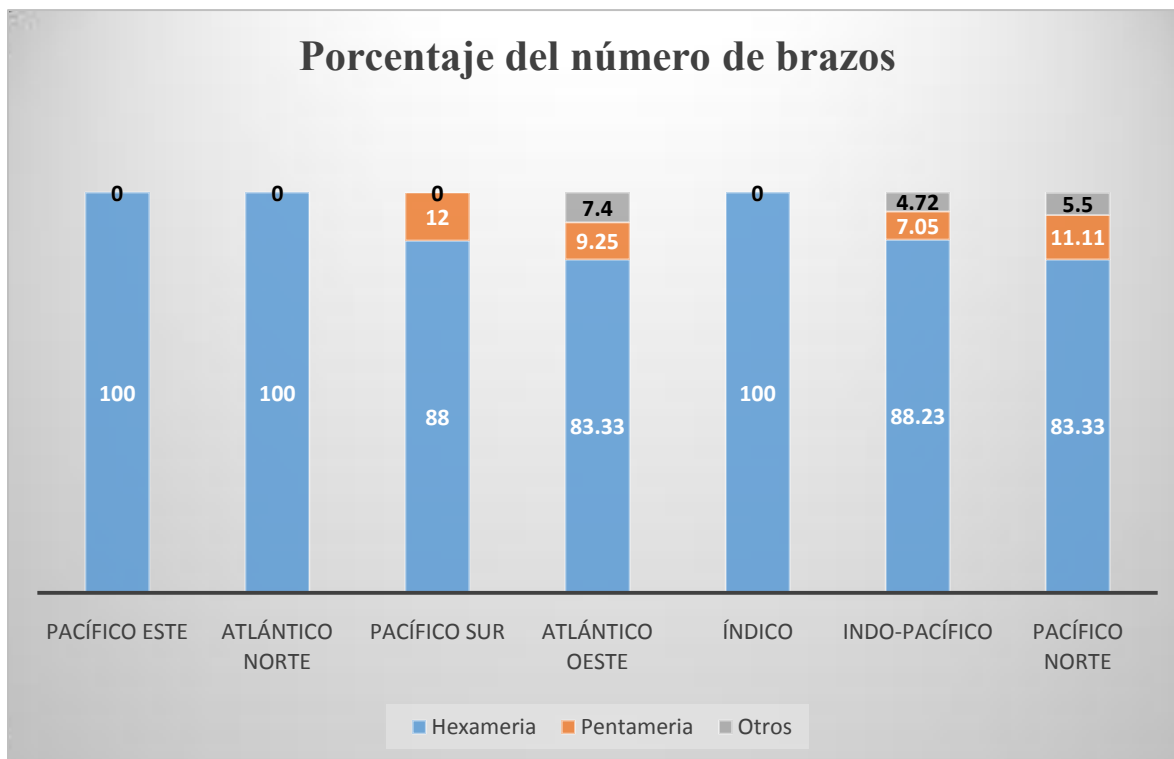


Figura 28. Porcentajes de especímenes con cinco, seis o con otro número de brazos de cada una de las regiones de procedencia de los especímenes (voucher) de *O. savignyi* examinados en este estudio.

Pentamería

Aunque no son raros los especímenes con cinco brazos, son poco comunes y apenas superan el 5% de los 296 especímenes voucher examinados. Regiones como el Pacífico Este, Atlántico Norte e Índico presentaron especímenes con pentamería. Solamente las regiones del Pacífico Sur, Atlántico Oeste, Indo-Pacífico y Pacífico Norte presentan especímenes con pentamería (Figuras 28 y 29 E, F).

Otros

Los especímenes con un número diferente a cinco o seis brazos, fueron muy raros, con una media en el porcentaje de apenas del 2.51% de los 296 especímenes voucher examinados. En esta categoría están representados los organismos con solo tres brazos, sin ningún grado de regeneración y de los que no se puede calcular cuál sería el número de brazos resultantes durante

la regeneración. También, están tomados en cuenta los organismos con siete brazos (Figuras 28, 29 A, B).

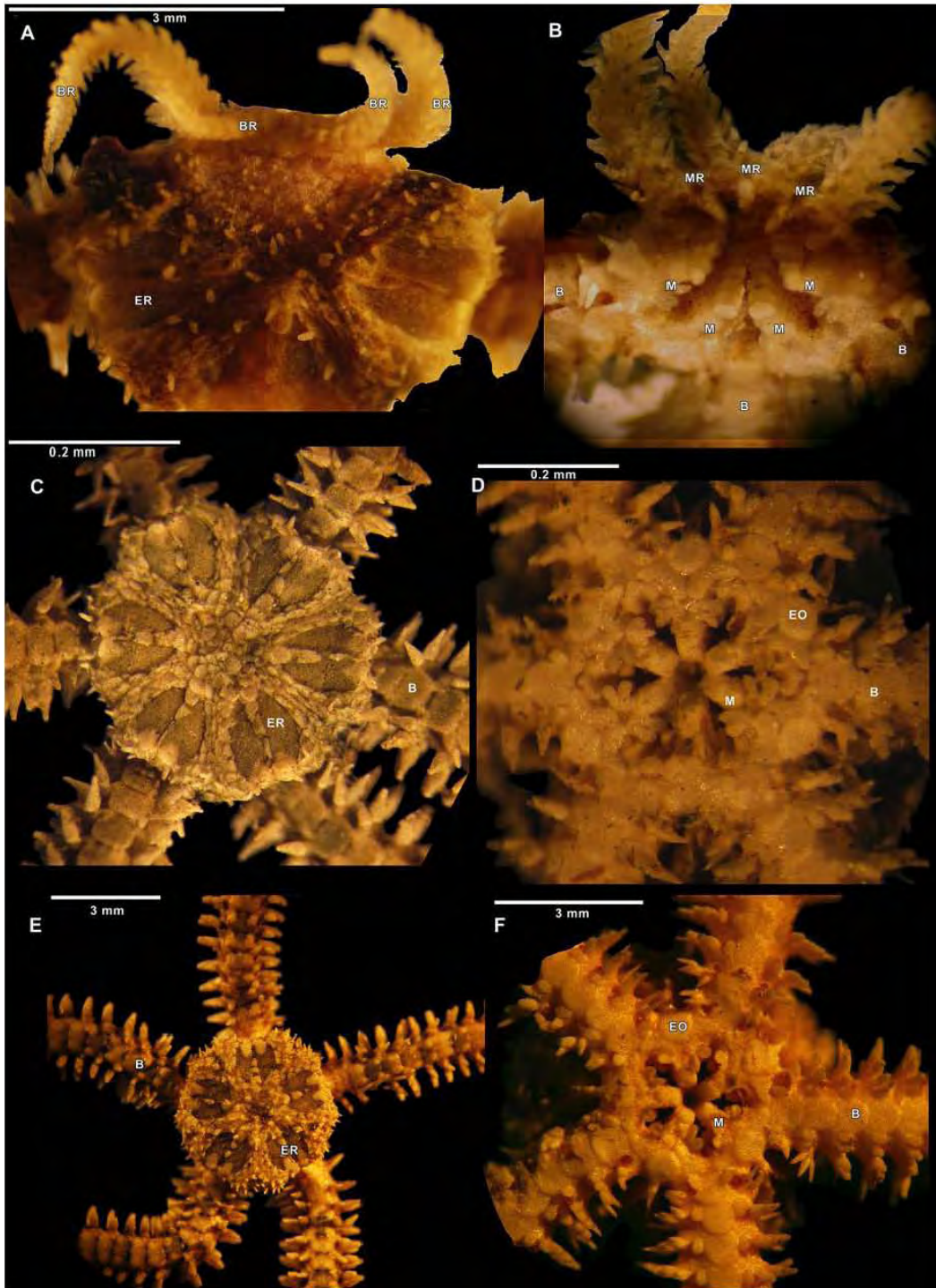


Figura 29. Variaciones en el número de brazos en los especímenes voucher de *O. savignyi*. A, C, E. Vista dorsal; B, D, F. Vista ventral. A, B. Organismos con 7 brazos; C, D. Organismos con seis brazos; E, F. Organismo con cinco brazos. EO, escudos orales; B, brazos; BR, brazos regenerados; ER, escudos radiales; M, mandíbulas; MR, mandíbulas regeneradas.

Tallas

La talla de los especímenes examinados es la longitud que hay entre un par de inter-radios opuestos, medidas en la vista ventral del disco y representa el diámetro del disco (dd). El intervalo de tallas va de 0.09-6.60 mm y la media es de 1.38 mm, los especímenes del Pacífico Norte y Pacífico Sur son los que presentaron los intervalos de tallas más reducidos, 0.09-0.52 mm y 0.20-2.00 mm respectivamente. Por el contrario los especímenes del Indo-Pacífico y Atlántico Oeste presentan los intervalos más amplios, 0.10-6.60 mm y 0.12-6.40 mm respectivamente (Figura 30).

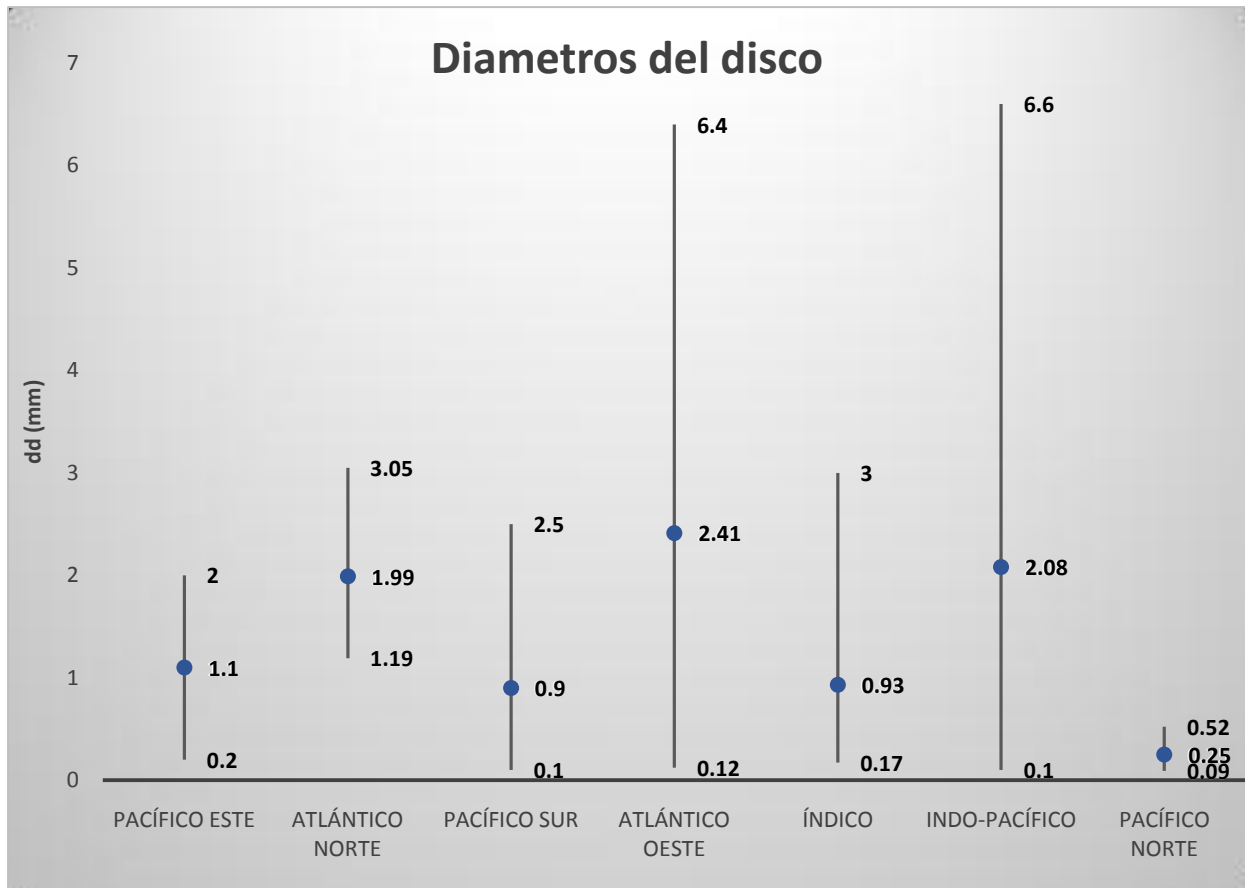


Figura 30. Intervalos del diámetro del disco de cada una de las regiones de procedencia de los especímenes (voucher) de *O. savignyi* examinados en este estudio. Se indican los valores máximos, medios y mínimos obtenidos con el material examinado procedente de cada una de las regiones. Valores superiores, máximos; valores centrales, medias; valores inferiores, mínimos.

Discusión

Caracteres taxonómicos externos

Del total de especímenes examinados (n=350), tomando en cuenta los ejemplares sinónimos (n=18) y especímenes afines (n=36), se observó que los caracteres morfológicos externos y más conspicuos son: la longitud relativa de los escudos radiales ($\geq 1/3$) comparativamente con diámetro del disco, la forma oblonga, su disposición contigua (pares), la presencia de escamas largas entre ellos y la presencia de un lóbulo en la parte distal donde se tocan los escudos, Estos son los caracteres más conspicuo, fiable y práctico en vías a la determinación taxonómica de *O. savignyi*.

Varios caracteres morfológicos externos que se han ido sumando a través de la historia como el número de papilas orales laterales (1-3), espinas del disco dispersas, patrones de coloración verdosa, blanquecina y amarillenta en diferentes partes del disco y brazos, numero de espinas del brazo (3-7), formas de los escudos orales y adorales, también son caracteres que contribuyen a la determinación taxonómica de *O. savignyi* (Clark y Rowe, 1971; Cherbonnier y Guille, 1978; Hendler et al., 1995). A pesar de lo anterior, estos caracteres pueden estar ausentes, disminuidos, degradados y algunos de ellos pueden confundirse con los de otras especies y causar ambigüedades taxonómicas ya que no son caracteres diacríticos en *O. savignyi*.

La ausencia de caracteres, como las espinas del disco, aunque no es común, puede presentarse en algunos especímenes de tallas pequeñas y/o condición húmeda, en los que son difíciles de apreciarse. El número de papilas es un caracter que comúnmente está degradado por la fragilidad de estas. Sumado a esto, las papilas orales son muy difíciles de observar en organismos húmedos y de tallas pequeñas y solamente son discernibles empleando el microscopio estereoscópico. Inclusive, esto también es complicado de observar con imágenes de MEB en organismos que presentan las papilas orales rotas, en las que solo se observa parte de ellas.

Por lo anteriormente mencionado, las características de los escudos radiales son el único caracter morfológico que normalmente se mantiene en especímenes de diferente tamaño, grado

de regeneración, localidad y práctico de examinar en relación a las demás estructuras morfológicas externas antes mencionadas. Una de las complicaciones de emplear los escudos radiales como caracter morfológico cien por ciento fiable, se presenta en organismos de tallas muy pequeñas (≤ 2 mm dd), los que presentan escudos radiales poco desarrollados $\leq 1/3$ dd.

Caracteres taxonómicos microestructurales

El empleo de caracteres microestructurales, ha ido aumentando a medida que se presentan ambigüedades taxonómicas generadas por la sobrevaloración de caracteres empleados en la sistemática tradicional de los ofiuroideos (Martynov, 2010). Actualmente, la mayoría de los estudios taxonómicos emplean caracteres microestructurales internos y externos. Aunque, diferentes microestructuras han sido empleadas para la determinación taxonómica en *O. savignyi*, éstas han sido externas y macroestructurales (Clark y Rowe, 1971; Cherbonnier y Guille, 1978). Debido a que esta especie es muy pequeña, es muy difícil observar estructuras en el orden de milímetros, incluso micrómetros, y solo mediante el empleo de la MEB se ha podido emplear caracteres microestructurales externos e internos y con ello esclarecer y reforzar las descripciones, así como explorar nuevos caracteres (Hendler y Peck, 1988; Martynov, 2010; Stöhr et al., 2012).

Algunas microestructuras internas tales como las placas dentales y las mandíbulas, son relativamente fáciles de obtener y de fotografía y dan evidencias del grado de regeneración del organismo, además que podrían ser empleadas como estructuras taxonómicas importantes, ya que han dado resultado para separar familias y géneros (Devaney, 1970; Martynov, 2010), e incluso, cabe la posibilidad que puedan ser empleadas para separar especies. Las placas dentales son relativamente fáciles de obtener en comparación a las mandíbulas, ya que un organismo hexámero presenta solo seis placas dentales y su morfología es simple: forma rectangular, con pocos relieves, hendiduras conspicuas perpendiculares al largo de la de la placa, inclusive en placas recién regeneradas son caracteres conspicuos. Por otra parte, las mandíbulas son más numerosas, seis pares que se traducen a 12 mitades. Otra desventaja es la morfología, ya que presenta varias formas y relieves que son complicados de analizar, además se obtienen las mismas conclusiones que al emplear las placas dentales al realizar cálculos en el grado de

regeneración e inferencia en el modo de reproducción, ya que son estructuras que están unidas y regeneran al mismo tiempo.

Solo en un trabajo se han empleado caracteres microestructurales en el estudio taxonómico del género *Ophiactis* (Martynov, 2010). Aunque en este estudio solo se incluyó a *Ophiactis* sp., es de suma importancia para realizar comparaciones con *O. savignyi*. En esta comparación con *Ophiactis* sp. se observan variaciones en las placas dentales, en particular las formas y las perforaciones donde se insertan los dientes y la papila. En el caso de *O. savignyi* estas placas son rectangulares, el borde proximal es casi plano y el distal es redondeado, mostrando una clara forma bicóncava en el borde lateral a lo largo de la placa. En *Ophiactis* sp. el borde lateral a lo largo de la placa es casi plano, la forma de las cuencas perforadas distales es elíptica y de igual tamaño y la forma de los bordes distal y proximal son convexos. Estas diferencias apoyan la posibilidad de emplear las placas dentales como caracter taxonómico importante en la identificación taxonómica de *O. savignyi*, aunque se debe profundizar más en esto, ya que la talla de los especímenes (dd) también generan variaciones en la forma de éstas placas.

Otra microestructura interna que se analizó fue la placa genita adradial, la cual tiene forma de bastón, muestra una prolongación en la superficie de la articulación y un cóndilo bastante redondeado. Comparando las placas genitales adradiales de *O. abyssicola* (Martynov, 2010), éstas muestran ciertas diferencias en la superficie de la articulación, pero en general es una microestructura poco estudiada, de difícil apreciación y de complicado montaje para su observación con técnicas de MEB.

Las placas laterales son de las más empleadas y estudiadas en trabajos taxonómicos (Martynov, 2010; Thuy y Stöhr, 2011), aunque algunas veces es difícil de encontrar diferencias significativas. Las placas laterales de *O. savignyi* presentan una forma de luna en cuarto menguante, con la parte ventral más alargada y delgada, la articulación de la espina presenta un par de lóbulos semicirculares, uno más amplio que el otro. Comparativamente, en la especie *O. abyssicola* y *Ophiactis* sp. estas tienen formas de medio anillo, con los bordes más planos, pero las articulaciones de la espina son muy similares; además, estas placas presentan diferentes formas dependiendo del segmento en el que se encuentren, por lo cual se tendrían que

homogenizar las tallas de los organismos a analizar para poder compararlas y disminuir diferencias probables debido a las tallas.

Los escudos radiales también podrían ser empleados como caracteres importantes, para la determinación taxonómica de la especie en cuestión y de otras especies, a pesar de que pocos trabajos apenas los mencionan superficialmente (Stöhr et al., 2012). Estas estructuras son de morfología simple y son fáciles de analizar, ya que son prácticamente planas.

Fisión

El porcentaje medio de especímenes examinados externamente en los que se observaron rasgos de fisión es de apenas un poco más del 40%, pero el porcentaje de especímenes con hexamería supera el 92%. Esta diferencia de casi el 50% se debe principalmente a que en muchos de los especímenes hexámeros es complejo inferir si fueron producto de la fisión, ya que sus estructuras externas mayores (brazos, escudos radiales y mandíbulas) parecen tener las mismas tallas proporcionales. Pero mediante el análisis de fotografías obtenidas con el MEB, midiendo la longitud de algunas estructuras (placas dentales y mandíbulas), se puede discernir e inferir si fueron o no producto de la reproducción por fisión.

La fisión del disco se da en un par de interradios opuestos, pero esto no significa que sea exactamente a la mitad del disco, ya que no hay un plano consistente durante la división (Emson y Wilkie, 1980). Los resultados obtenidos al medir las placas dentales y las mandíbulas sugieren que hay al menos dos mecanismos en los que se lleva a cabo la fisión: el primero fue denominado “fisión típica” (F1) y ocurre en organismos productos de la reproducción sexual, en los que se parte de la premisa que todas sus estructuras tienen el mismo tamaño proporcional. Este mecanismo se basó en las mediciones obtenidas de la longitud de las placas dentales y observaciones de escudos radiales y brazos. Durante la fisión el organismo genera dos partes del disco: en la parte ventral, cada parte mantiene un par de placas dentales con longitudes iguales; en la vista dorsal, cada parte mantienen tres brazos y tres pares de escudos radiales con longitudes iguales proporcionales, por lo que cada parte mantiene un par de placas dentales, en la vista ventral, tres brazos y tres pares de escudos radiales. La evidencia anterior sugiere que el plano de fisión no es consistente, ya que si fuera consistente el plano de fusión, el organismo mantendría

tres brazos, tres pares de escudos radiales y tres mandíbulas, pero la pérdida de un par de mandíbulas durante la fisión genera esta inconsistencia. Sin embargo, se documentó especímenes que después de la fisión conservaban, en la vista ventral, un par de mandíbulas con diferentes longitudes y en la vista dorsal, un par de brazos con el mismo tamaño y otro con menor longitud a sus contiguos y lo mismo se presentaba en los escudos radiales. Por lo que el mecanismo de fisión típica no lo explica. Una alternativa que explica estas observaciones es un mecanismo de “fisión múltiple” (F2) (Yamazi, 1950; Hyman, 1995; Mladenov et al., 1983) en el que el organismo se ha fisionado por lo menos dos veces antes de haber homogenizado el tamaño de sus diferentes estructuras (Chao y Tsai, 1995). Este mecanismo comienza cuando un espécimen presenta sus estructuras de las mismas tallas proporcionales, como en F1. Una vez que cada una de las dos partes ha regenerado las estructuras faltantes, tres brazos, tres pares de escudos radiales y cuatro mandíbulas, sin haber alcanzado la misma talla que las que conservaron ocurre la segunda fisión, en un plano diferente al que lo hizo la primera vez. El resultado es que, en uno de los dos organismos que procede de la fisión, se observan dos mandíbulas contiguas, las que se conservaron durante la segunda fisión con diferentes tallas y un par de escudos radiales con diferente talla al de sus otros dos y lo mismo ocurre con los brazos.

Regeneración

Seguido de la fisión, los organismos regeneran las partes faltantes y lo más conspicuo es la regeneración de los brazos, comúnmente tres brazos, proceso en el cual primero dos brazos crecen en el borde del disco y un tercero crece entre estos (Clark, 1914). Algunas veces se encuentran organismos con brazos de diferentes grados de regeneración intercalados con los normales, pero esto solo podría tratarse de la regeneración de un solo brazo y no estaría asociado a la regeneración por fisión.

Las estructuras que más evidencian a los individuos de *O. savignyi* que han sido producto de la reproducción por fisión, son los brazos, las mandíbulas y los escudos radiales, los cuales pueden observarse con el microscopio estereoscópico e inclusive a simple vista en especímenes de tallas grandes (≥ 3 mm dd), siempre y cuando la regeneración no había comenzado todavía o no había sido muy avanzada. En los caso de organismos en los que la regeneración no ha

comenzado, se observaron organismos con solo tres brazos, tres pares de escudos radiales y un par de mandíbulas, características distintivas de la reproducción por fisión en organismos hexámeros. En los casos en los que la regeneración era avanzada se observaron en los organismos hexámeros que casi todas sus estructuras habían alcanzado la misma talla, en relación a las estructuras (brazos, mandíbulas, escudos radiales etc.) que se habían conservaron (sin regenerar), por lo que es muy difícil y poco confiable inferir si fueron producto de la reproducción por fisión, con el solo hecho de examinar al organismo externamente.

La MEB es una herramienta alternativa que ayudó a inferir si el espécimen era o no producto de la fisión, e incluso, se podría calcular el grado de regeneración. Más de la mitad de los organismos presenta algún grado de regeneración; sin embargo calcular este grado de regeneración es poco certero y problemático cuando se realiza por el método tradicional, empleando la proporción del dd y la longitud de los brazos (Chao y Tsai, 1995), porque en la gran mayoría de los casos los lotes de colecciones los brazos están rotos e incompletos por lo que resulta difícil establecer un grado de regeneración con datos incompletos los brazos están rotos.

Empleando imágenes de MEB de microestructuras, se tiene la ventaja de calcular el grado de regeneración con mayor certeza. La complicación de emplear las placas dentales y mandíbulas es que para medir el grado de regeneración con mayor precisión es necesario desfragmentar al organismo. En algunos casos, en los que la regeneración no es muy avanzada, se puede estimar el grado de regeneración sin tener que desfragmentar al organismo, midiendo la longitud de los escudos radiales, con resultados similares como cuando se emplean placas dentales y mandíbulas.

Las placas dentales, mandíbulas y escudos radiales son estructuras con las que se puede calcular el grado de regeneración. Las placas dentales son las más fáciles de emplear para calcular el grado de regeneración, midiendo el largo de la placa y comparando estas longitudes con las que han regenerado.

Fisión y regeneración atípica

Este tipo de fisión en *O. savignyi* solo se presenta en casos muy particulares y parece ser lo contrario a que debería ser una fisión típica. El disco se fisiona en un plano simétrico,

resultando dos partes, cada una con tres brazos tres pares de escudos radiales y tres mandíbulas. Teniendo que regenerar tres mandíbulas, tres brazos y tres pares de escudos radiales para generar un organismo hexámero, pero en vez de eso regenera cuatro mandíbulas y cuatro brazos, resultando un organismo heptámero (siete radios). Los escudos radiales también están acomodados de manera heptámera pero uno de esos radios presenta un solo escudo radial.

Otro caso particular es en el cual el organismo se fisiona en un plano asimétrico, pero la simetría se presenta en estructuras de la vista ventral y dorsal. En este caso una parte del organismo mantiene cuatros brazos, cuatro pares de escudos radiales y tres mandíbulas. Y regenera tres brazos y cuatro mandíbulas, pero solo dos pares de escudos radiales y un unitario.

Los escudos unitarios también se han observado en algunos casos en organismo con hexamería, lo que da la posibilidad a que este organismo sea producto de una fisión de un organismo heptámero, pero también podría ser solo un error durante la regeneración de estos ya que hay casos donde se observan hasta dos escudos unitarios.

La única constante durante la regeneración es que siempre se encuentra el mismo número de mandíbulas y brazos, por lo que un organismo que conserva, después de la fisión, tres brazos y cuatro mandíbulas, regenerará cuatro brazos y tres mandíbulas y mantendrá la misma proporción de brazos y mandíbulas. Por otra parte, si el organismo conserva cuatro brazos y cuatro mandíbulas regenerará tres brazos y tres mandíbulas.

Variaciones morfológicas asociadas a las regiones

Los especímenes examinados lo largo de las siete regiones presentan diferentes rasgos morfológicos, principalmente asociados a las tallas y grados de regeneración, que a su distribución. Las regiones del Pacífico Este e Indo-Pacífico representan más del 50% de los especímenes examinados, por lo que los datos obtenidos de las demás regiones están sesgados y las comparaciones son poco objetivas. El número de papilas orales, la presencia o ausencia de las espinas del disco y las mediciones del dd son las principales características que se discuten como caracteres morfológicos específicos (Clark y Rowe, 1971; Cherbonnier y Guille, 1978; Hendler et al., 1995; Gondim et al., 2010). Pero las especies del género *Ophiactis* son muy similares, las

tallas muy pequeñas. Además, se suma a las complicaciones de identificación que posiblemente se trata un complejo de especies críptico (Roy y Sponer, 2002), por lo que los datos mostrados en este estudio apoyarían esta teoría, ya que los caracteres morfológicos externos no son suficientes para separar a *O. savignyi* de las demás especies. Al mismo tiempo, al ser *O. savignyi* la especie tipo del género y *Ophiactis* el género tipo de la familia, ambas categorías son afectadas por lo que se puede concluir acerca de *O. savignyi* hasta el taxón de familia. Los datos microestructurales internos y externos abren una brecha para establecer caracteres diagnóstico diacríticos y aunque son aún muy pocos los estudios, este trabajo se suma al esfuerzo por resolver estas ambigüedades taxonómicas.

Longitud de estructuras

La longitud del diámetro del disco que se documentó en *O. savignyi* fue desde 0.09-6.60 mm, los especímenes mayores a 5 mm son relativamente raros (Hendler et al., 1995), por lo que los especímenes de 11.5 mm dd (McGovern, 2002a) parecen indicar que se trata de una mala identificación, ya que *O. savignyi* cohabita con otras especies del mismo género y puede ser fácilmente confundida (Mladenov y Emson, 1988; Hendler y Littman, 1986).

Como anteriormente se mencionó, las tallas de los escudos radiales son de aproximadamente 1/3 comparativamente el diámetro del disco y son el carácter más conspicuo ya que se observan claramente en la mayoría de los especímenes. Pero en ningún caso las tallas de estos excedieron la mitad del dd (Hendler et al., 1995; Mladenov y Sponer, 2001), hecho que causaría que los escudos se sobrepusieran unos a otros o sobrepasaran el dd, lo que indica que estas mediciones están sobrestimadas.

Muchos de los especímenes examinados presentan un grado de degradación tal que imposibilita la determinación de estos. Por lo que el uso de caracteres como la longitud de los brazos en relación a la del dd, sin embargo es un carácter muy poco fiable ya que comúnmente los brazos se encuentran rotos y/o en regeneración (Chao y Tsai, 1995; Hendler et al., 1995).

Número de brazos

Hexamería

Los Especímenes con seis brazos fueron muy comunes 274 de 296 examinados, de los cuales menos de la mitad (~40%) mostraron rasgos de fisión externa cuando fueron examinados externamente, pero cuando se examinaron internamente en algunos (~30 especímenes) se observaron rasgos de fisión. Estos resultados sugieren una asociación de los organismos hexámeros con la reproducción asexual por fisión.

Pentamería

Apenas 15 de 296 especímenes examinados presentan cinco brazos lo que podría indicar que sean producto de la reproducción sexual (Hendler et al., 1995), ya que no muestran rasgos de fisión. Además, no se han seguido los estadios de la metamorfosis de la larva Ophioplutes, para comprobar si la reproducción asexual genera organismos con seis o cinco brazos (Mortensen, 1931).

Regiones tales como el Pacífico Este, Atlántico Norte e Índico no se ha señalado la presencia de especímenes con pentamería. Solamente en las regiones del Pacífico Sur, Atlántico Oeste, Indo-Pacífico y Pacífico Norte presentaron especímenes con pentamería, probablemente debido a que el número de especímenes revisados en esas áreas fue menor.

Heptamería

Especímenes con siete brazos son muy raros (7 de 296 especímenes) y estos solo se presentan cuando el plano de fisión es diferente al que ocurre con los especímenes hexámeros. Se observa en organismos que, después de la fisión, conservan cuatro mandíbulas y regeneran solo tres, por lo que el número de brazos que regenerará será igual al de las mandíbulas.

Sinónimos y especies afines

Ophiactis savignyi es una especie que ha sido comúnmente confundida y sinonimizada a lo largo de su historia taxonómica con otras especies del género *Ophiactis* (Hendler loca., 1995), inclusive fue inicialmente descrita como *Ophiolepis savignyi*. Una de la modificación más reciente al listado de sinonimias es la validación de la especie *O. quadrispina* (Hoareau y Boissin, 2010), modificación soportada con datos moleculares, además que la morfología externa es bastante evidente, sobre todo en la forma de los escudos radiales. Otra modificación a la lista es la adición de *Ophiactis savignyi* var. *lutea* H. L. Clark, 1938. Las observaciones realizadas al examinar el holotipo de *Ophiactis versicolor*, que también es sinónimo de *O. savignyi* (Cherbonnier y Guille, 1978), sugieren que no debería serlo por los siguientes motivos: ya que los escudos radiales son $<1/3$ del dd; las escamas del disco son muy grandes ($\sim 1/2$ el área de los escudos radiales); y las espinas de los brazos son lisas, casi del mismo ancho en la base que en la punta y tres en número. Una sola papila oral a cada lado de la mandíbula, grande y redondeada en la punta, casi del mismo ancho que largo. Coloración blanquecina, con una mancha roja en el centro del disco y bandas de color verde, blanco y rojo en las placas dorsales de los brazos.

Conclusiones

Los escudos radiales son el único caracter morfológico fiable para la identificación taxonómica de *O. savignyi*, es un caracter práctico de examinar (por ser una estructura externa) ya que es visible en organismos de todas las tallas, en diferentes grados de regeneración y provenientes de cualquier zona geográfica.

Los organismos de *O. savignyi* analizados en este trabajo de investigación, que presentaron pentamería (15 de 296), no muestran rasgos de fisión ni de regeneración, lo que sugiere que estos podrían ser producto de la reproducción sexual.

Los organismos hexámeros de *O. savignyi* analizados en este trabajo de investigación, muestran asociación al modo de reproducción asexual por fisión, ya que la mayoría (274 de 296), presentan rasgos de regeneración por fisión.

Los organismos de *O. savignyi* analizados en este trabajo de investigación, que presentaron heptamería y otro número de brazos (7 de 296) fueron muy escasos y muestran rasgos de fisión y regeneración atípicas.

La reproducción asexual por fisión en organismos de *O. savignyi* se presentó en todas las tallas (0.09-6.6 mm) y en todas las regiones analizadas de donde se examinó especímenes.

La reproducción asexual por fisión en organismos de *O. savignyi*, puede presentarse en más de una ocasión en un mismo organismo, incluso cuando éste no ha regenerado por completo todas sus estructuras.

La reproducción asexual por fisión en organismos hexámeros de *O. savignyi*, propicia la pérdida de un par de mandíbulas, por lo que cada una de las dos partes resultantes de este proceso, no mantienen la mitad de las estructuras del organismo original, esto sugiere una inconsistencia en el plano de fisión, el cual no se lleva a cabo exactamente a la mitad.

Los organismos de *O. savignyi* examinados en este estudio, provenientes de las regiones de las zonas tropical y subtropical no mostraron morfotipos asociados a dichas zonas.

Los organismos de *O. savignyi* examinados en este estudio, siempre mantuvieron la misma proporción en el número de brazos y mandíbulas.

Recomendaciones

Se recomienda realizar trabajos de *O. savignyi* que se enfoquen en los mecanismos de fisión en organismos vivos. Además de monitorear los estadios (ontogenia) de organismos producto de la reproducción sexual (posibles organismos pentámeros), de la que no se tienen estudios.

También, se recomienda nombrar un neotipo de la especie *O. savignyi*, ya que el material tipo se encuentra perdido. Es muy importante contar con dicho material, ya que *O. savignyi* es la especie tipo de la familia Ophiactidae y a su vez del género *Ophiactis*, taxones complicados de delimitar por la escases de caracteres morfológicos diacríticos y evidencias de especies crípticas. Además, *O. savignyi* es una de las especies más comunes del mundo, más ampliamente distribuidas y comúnmente confundida con otras especies con las que cohabita. Por lo mencionado anteriormente, contar con este material objetivo para la aplicación del nombre zoológico es muy importante.

Literatura citada

Chao, S. M. y Tsai, C. C. 1995. Reproduction and population dynamics of the fissiparous brittle star *Ophiactis savignyi* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Marine Biology*. 124:77-83.

Cherbonnier, G. y Guille, A. 1978. Echinodermes: Ophiurides. Faune de Madagascar. 48. Edition du Echinoderms Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. 48:125-127.

Clark, A. M. y Rowe, F. W. 1971. Monograph of shallow-water Indo-West Pacific echinoderms. Trustees of the British Museum, Natural History, London. 690:238.

Clark, A. M. 1967. Variable symmetry in fissiparous Asterozoa. *Symposia of the Zoological Society of London*. 20:143-157.

Clark, H. L. 1919. The distribution of the littoral equinoderms of West Indies, Carnegie Institution of Washington Publication No. 281, Paper from the Department of Marine Biology of the Carnegie Institution of Washington. 13:49-74.

Clark, H. L. 1946. The echinoderm fauna of Australia: its composition, and its origins. Publication of Carnegie Institute of Washington. 566:210.

Clark, H. L. 1914. Growth changes in brittle stars. Publication of Carnegie Institution of Washington. 5:91-126.

Devaney, D. M. 1970. Studies on Ophiocomid brittlestars. I. A new genus (*Clarkoma*) of Ophiocominae with a reevaluation of the genus *Ophiocoma*. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 51:1-41.

Emson, R. H., Mladenov, P. V. y Wilkie, I. C. 1985. Patterns of reproduction in small Jamaican brittle stars: fission and brooding predominate. *In The Ecology of Coral Reef*, Reaka M. L. (ed.). Symposium series of Undersea Research 3, NOAA's Undersea Research Program, U. S. A. p. 87-100.

Emson, R. H. y Wilkie, I. C. 1980. Fission and autotomy in echinoderms. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 18:155-250.

Gondim, A. I., Alonso, C., Dias, T. L. P., Manso, C. L. C. y Christoffersen, M. L. 2013. A taxonomic guide to the brittle-stars (Echinodermata, Ophiuroidea) from the State of Paraíba continental shelf, Northeastern Brazil. *ZooKeys*. 307:45-96.

Hendler, G., Baldwin, C. C., Smith, G. D. y Thacker, C. E. 1999. Planktonic dispersal of juvenile brittle stars (echinodermata: ophiuroidea) on a caribbean reef. *Bulletin of Marine science*. 65(1): 283–288.

Hendler, G. y Littman, B. S. 1986. The ploys of sex: relationships among the mode of reproduction, body size and habitats of coral-reef brittlestars. *Coral Reefs*. 5:31-42.

Hendler, G., Miller, J. E., Pawson, D. L. y Kier, P. M. 1995. *Sea Stars, Sea Urchins, and Allies: Echinoderms of Florida and Caribbean*. Smithsonian Institution Press, Washington and London. 390 p.

Hendler, G. y Peck, R.W. 1988. Ophiuroids off the deep end: Fauna of the Belizean fore-reef slope. *In Echinoderm Biology: Proceedings of the 16th International Echinoderm Conference, Victoria, 23-28 August 1978*, R. D. Burke, P. V. Mladenov, P. Lambert y R. L Parsley (eds.). Balkema, Rotterdam. p. 411-419.

Hoareau, T. B. y Boissin, E. 2010. Design of phylum-specific hybrid primers for DNA barcoding: addressing the need for efficient COI amplification in the Echinodermata. *Molecular Ecology Resources*. 10(6):960-967.

Hyman, L. H. 1955. *The invertebrates*. Vol. 4. Echinodermata. McGraw-Hill, New York. 763 p.

Koheler, R. 1905. Ophiures litorales. *Siboga expedition Monograph*. 45(b):1-142.

Laguarda-Figueras, A., Hernández-Herrejón, L. A., Solís-Marín, F. A. y Durán-González, A. 2009. Ofiuroideos del Caribe Mexicano y Golfo de México. CONABIO, ICMYL y UNAM, D. F. 245 p.

Ljungman, A. 1867. Ophiuroidea viventia huc usque cognita enumerat. Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Forhandlingar. 23(9):323-326.

Martynov, A. 2010. Reassessment of the classification of the Ophiuroidea (Echinodermata), based on morphological characters: I. General character evaluation and delineation of the families Ophiomyxidae and Ophiacanthidae. Zootaxa. 2697:1–154.

McGovern, T. M. 2002a. Patterns of sexual and asexual reproduction in the brittle star *Ophiactis savignyi* in the Florida Keys. Marine Ecology Progress Series. 230:119-126.

McGovern, T. M. 2002b. Sex ratio bias and clonal reproduction in the brittle star *Ophiactis savignyi*. Evolution. 56(3):511-517.

McGovern, T. M. 2003. Plastic reproduction strategies in a clonal marine invertebrate. Proceedings of the Royal Society B: Biological Science. 270(1532):2517-2522.

Mead, A., Carlton, J.T., Griffiths, C. L. y Rius, M. 2011. Introduced and cryptogenic marine and estuarine species of South Africa. Journal of Natural History. 45(39-40):2463-2524.

Mladenov, P. V., Emson, R. H., Colpit, L. V. y Wilkie, I. C. 1983. Asexual reproduction in the West Indian brittle star *Ophiocomella ophiactoides* (H. L. Clark) (Echinodermata: Ophiuroidea). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 72:1-23.

Mladenov, P. V. y Emson, R. H. 1988. Density, size structure and reproductive characteristics of fissiparous brittle stars in algae and sponges: Evidence for interpopulational variation in levels of sexual and asexual reproduction. Marine Ecology Progress Series. 42:181-194.

Müller, J. y Troschel, F. H. 1842. System der Asteriden. Braunschweig, Germany: Friedriech und Sohn. p. 1-134.

Rasband, W. S. 1997-2012. ImageJ. U. S. National Institutes of Health. Bethesda, Maryland. [http:// imagej.nih.gov/ij/](http://imagej.nih.gov/ij/)

Rowe, F. W. E. y Gates, J. 1995. Echinodermata. *In* Zoological Catalogue of Australia, vol. 33. A. Wells (ed.). CSIRO Australia, Melbourne. p. 1-510.

Roy, M. S. y Sponer, R. 2001. The recent evolutionary history of *Ophiactis savignyi* (Echinodermata; Ophiuroidea). *In* Echinoderms 2000: Proceedings of the 10th International Conference, 31 January–4 February 2000, M. Barker (ed.). Rotterdam, The Netherlands: Balkema. p. 307-311.

Roy, M. S. y Sponer, R. 2002. Evidence of a human-mediate invasion of the tropical western Atlantic by the “world's most common brittle star”. *Proceedings of the Royal Society*. 269:1017-1023.

Savignyi, J. C. 1808. Système des oiseaux de l'Égypte et de la Syrie. *In* Description de l'Égypte: ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Égypte pendant l'expédition de l'armée française, publié par les ordres de Sa Majesté l'Empereur Napoléon le Grand: Histoire naturelle. Paris. 1-207 p, 2 pl.

Stöhr, S. 2007. *Ophiactis savignyi* (Müller & Troschel, 1842). *In* World Ophiuroidea database, accessed in 2015, S. Stöhr, T. O'Hara y Thuy, B. (eds.). Accessed at <http://www.marinespecies.org/ophiuroidea/aphia.php?p=taxdetails&id=125122> on 2016-02-13

Stöhr, S., Boissin, E. y Hoareau, T. B. 2013. Taxonomic revision and phylogeny of the *Ophiocoma brevipes* group (Echinodermata, Ophiuroidea), with description of a new subgenus (*Breviturma*) and a new species. *European Journal of Taxonomy*. 68:1-26.

Stöhr, S., O'Hara, T. D., y Thuy, B. 2012. Global diversity of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *PLoSOne*. 7:1-14.

Thuy, B. y Stöhr, S. 2011. Lateral arm plate morphology in brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea): new perspectives for ophiuroid micropalaeontology and classification. *Zootaxa* 3013:1-47.

Yamazi, I. 1950. Autotomy and regeneration in Japanese sea-stars and ophiurans: I. Observation on a sea-star. *Coscinasterias acutispina* Stimpson and four species of ophiurans. *Annotiones zoologicae japaneses*. 23:175-186.