

Tesis Doctoral

# Diversidad de Dendrochirotida en el Mar Argentino (Echinodermata: Holothuroidea); aspectos taxonómicos, filogenéticos, ecológicos y biogeográficos

Martínez, Mariano Ignacio

2014-03-20

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Martínez, Mariano Ignacio. (2014-03-20). Diversidad de Dendrochirotida en el Mar Argentino (Echinodermata: Holothuroidea); aspectos taxonómicos, filogenéticos, ecológicos y biogeográficos. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Martínez, Mariano Ignacio. "Diversidad de Dendrochirotida en el Mar Argentino (Echinodermata: Holothuroidea); aspectos taxonómicos, filogenéticos, ecológicos y biogeográficos". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2014-03-20.

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES.

**Diversidad de Dendrochirotida en el Mar Argentino (Echinodermata:  
Holothuroidea); aspectos taxonómicos, filogenéticos, ecológicos y biogeográficos.**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el  
área de Ciencias Biológicas

**Mariano Ignacio Martinez**

Director de tesis: Pablo E. Penchaszadeh

Consejero de estudios: Pablo E. Penchaszadeh

Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecosistemas Costeros y Malacología, Museo  
Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”

Buenos Aires, 2013

## **Diversidad de Dendrochirotida en el Mar Argentino (Echinodermata: Holothuroidea); aspectos taxonómicos, filogenéticos, ecológicos y biogeográficos**

### **Resumen**

Se redescubrieron 12 especies de Dendrochirotida del Mar Argentino de las cuales un 80 % se distribuye en la región Fueguina. También se hallaron y describieron dos especies de Dendrochirotida, *Thandarum hernandezii* (recolectada en 2009 a 15 metros de profundidad frente a Provincia de Buenos Aires), *Havelockia pegi* (recolectada entre los 10 y 48 metros desde la Provincia de Buenos Aires hasta Chubut) y una especie de Elapodida *Benthodytes violeta* (recolectada entre 1500 hasta 1950 metros, en el cañón submarino Mar del Plata). La especie *Psolidium disciformis* fue encontrada en material de Isla de los Estados del Museo Argentino de Ciencias Naturales, permitiendo ampliar su distribución a aguas del Mar Argentino. Además se estudiaron e identificaron lotes correspondientes a zonas limítrofes. Se comprobó la estrecha relación filogenética que tienen las especies del orden Dendrochirotida de Argentina entre sí, en especial la familia Psolididae. Para esta tesis se revisaron las colecciones de los siguientes museos: Museo Argentino de Ciencias Naturales, Museo de La Plata, Museu de Zoologia da Universidad de São Paulo de Brasil, Colección Nacional de Equinodermos "María Elena Caso Muñoz" de México y National History Museum of Los Angeles County. Por otra parte también se estudió e identificó material proveniente de las campañas del B/O Puerto Deseado (Mejillón II 2009, CAV III 2010, CAV IV 2010, Talud Continental 2012, Talud Continental 2013) y de aquellas realizadas desde costa a regiones intermareales y someras desde Buenos Aires hasta Tierra del Fuego.

De la comparación de la fauna de holotúridos entre Antártida, Chile y Argentina surge que hay especies con distribución continua entre Chile y Argentina, pero no así entre Argentina y Antártida. Esta división de ambientes ocurre también con el límite norte de Argentina. Estudios a futuro, tanto morfológicos como genéticos, permitirán comprender aún más la dinámica de distribución de las distintas especies cogenéricas con distribución en regiones limítrofes.

**Palabras claves:** Holothuroidea, Mar Argentino, taxonomía, biogeografía, filogenia

**Diversity of Dendrochirotida from Argentine Sea (Echinodermata:  
Holothuroidea); taxonomy, phylogenetic, ecological and biogeography aspects**

**Abstract**

Twelve species of Dendrochirotida were redescribed, from which 80 % distributes in the Fuegian region, also were described two species of Dendrochirotida, *Thandarum hernandesi* (collected at 15 m depth in Buenos Aires Provinces waters), *Havelockia pegi* (collected 15 and 48 m from Buenos Aires Province to Chubut) and one species of Elasipodida *Benthodytes violeta* (collected between 1500 and 1950 m, at the Mar del Plata Submarine Canyon). The species *Psolidium disciformis* was founded among the Staten Island material deposited in the Museo Argentino de Ciencias Naturales, extending the distribution of this species to the Argentinian Sea. Additionally specimens from neighboring countries were studied. It was checked the close phylogenetic relationship between the species of Dendrochirotida from Argentina and particularly the family Psolidae. Types and reference material from the following museums were examined Museo Argentino de Ciencias Naturales, Museo de La Plata, Museu de Zoologia da Universidad de São Paulo de Brasil, Colección Nacional de Equinodermos "María Elena Caso Muñoz" de México y National History Museum of Los Angeles County. It was also studied the material from the campaigns of the B/O Puerto Deseado (Mejillón II 2009, CAV III 2010, CAV IV 2010, Talud Continental 2012, Talud Continental 2013) and from surveys carried out at intertidal and shallow waters, from Buenos Aires to Tierra del Fuego.

The comparison of the holothuroids from Antarctica, Chile and Argentina shows that the species have continuous distribution between Chile and Argentina, but not between Argentina and Antarctica. This isolation of zones occurs also with the north region of Argentina. Future studies, based on morphological and molecular data, are going to allow a better understanding of the distribution dynamic of different cogenetic species with distribution at neighboring regions.

**Keywords:** Holothuroidea, Argentine Sea, taxonomy, biogeography, phylogeny

## **Agradecimientos**

Gratitud según la Real Academia Española es: “Sentimiento que nos obliga a estimar el beneficio o favor que se nos ha hecho o ha querido hacer, y a corresponder a él de alguna manera”. Es casualmente la palabra “obliga” la que nunca me gustó de la gratitud, porque le quita el sentimiento puro y sincero que debería tener un agradecimiento. Mi agradecimiento definitivamente no es por obligación, me siento plenamente libre de hacerlo o de no hacerlo dado que muchos de los que me han ayudado a lo largo de tantos años sé que no lo hicieron para buscarse en esta sección de la tesis. Sin embargo sé que es grato buscarse y encontrarse, sentirse parte de esta bola de letras llamada tesis. También soy consciente que para muchos tal vez esta sea la única sección que lean y para ellos es que intentaré esforzarme por agradecer sin estar obligado de hacerlo.

Creo que cada uno de los resultados que presento tienen al menos 5 personas involucradas y lo más maravilloso es que muchos de ellos no trabajan con holotúridos, generando mayor valor a su aporte. Perdón por aquellos que compartieron conmigo este doctorado y que seguramente voy a olvidar en este relato, pero para quienes también va este agradecimiento. Para empezar, me gustaría también mencionar en particular a dos personas que ya no están y que curiosamente no lo estaban mucho tiempo antes de que empezara en mí esta pasión. Ellos son Irene Bernasconi y Domingo A. Hernández, la primera con cerca de 70 años de trabajo en equinodermos. La colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales, tiene un gran número de lotes de holotúridos con su puño y letra. Gracias Tía Bernasconi!, por cuidar de esos lotes, contactar con especialistas como Theodor Mortensen, Elizabeth Deichmann o David Pawson, cuyas identificaciones le dan un valor agregado a los lotes allí presentes. También por ir más allá y soñar desde Argentina con una red latinoamericana, hoy presente, y que en aquellos tiempos entre cartas con la Dra Caso de México tal vez era un solo sueño inalcanzable. Por otro lado, Domingo Andrés Hernández, el único especialista de pepinos de argentino, me mostró el camino. Tanto a partir de sus publicaciones como de su tesis. Tal vez una especie con su nombre no sea suficiente, pero es mi humilde reconocimiento a su labor, que al igual que Bernasconi, fueron innovadores que

trabajaron en la soledad y la distancia, y que sus resultados aún hoy en día nos ayudan y nos dan el impulso necesario para seguir.

Antes de empezar con las personas que me rodearon, les quiero agradecer a los pepinos de mar. A los que han quedado vivos tras mi paso. Es principalmente a ellos a los que esta tesis es dedicada, son los principales protagonistas de esta tesis y sin ellos no hubiera podido realizar nada.

Quisiera poder mencionar a todos, pero lamentablemente por cuestiones de memoria y de distracción tal vez olvide a muchas personas y pido perdón por eso. Además quisiera que no se mal interpretara el orden de los agradecimientos, sin lugar a dudas en mi mente puede que algunos tengan un espacio más grande que otros, pero eso es lo único que guardo para mí.

Respecto a la gente que ha marcado gran parte de mi vida laboral muchos se encuentran cerca y otros no tanto, uno de los que está cerca es Pablo (Penchaszadeh). Es completamente responsable de que no se me haya escapado ni un solo día de infelicidad por lo que hago. También me ha permitido hacer mi propio camino y ha tenido la paciencia de enseñar con las palabras necesarias y justas para que pueda dar el máximo. Otro gran eslabón es Martín Brogger (Tincho), el hermano mayor que me dio la ciencia. Tantos años compartiendo campañas, congresos y el día a día del labo. Es muy difícil explicar en pocas palabras, pero en resumen, si existe alguien más apasionado por los equinodermos, es él y es un poco esa pasión lo que alimentó mucho de esta tesis. También quiero agradecer a Gregorio Bigatti (Grego) que nutrió desde el secundario la pasión que tenía desde la cuna por los bichos y por estudiarlos. A Guido Pastorino, estoy muy agradecido por muchas cosas, pero en particular el recuerdo que más me marcó fue que me enseñó que en ciencia todo es refutable y gracias a él conocí la frase de Ameghino: “Cambiaré de opinión tantas veces y tan a menudo como adquiera conocimientos nuevos, el día que me aperciba que mi cerebro ha dejado de ser apto para esos cambios, dejaré de trabajar. Compadezco de todo corazón a todos los que después de haber adquirido y expresado una opinión, no pueden abandonarla nunca más”. A Gabriela Palomo (Gabi) y Valeria Teso (Vale), que siempre me han dado sugerencias y consejos que hoy valoro mucho.

También quisiera agradecer a mis “hermanitas de doctorado”, una por decirme lo que tengo que hacer y la otra por decirme lo que no tengo que hacer. A Lorena

Arribas (Lore) por enseñarme que grandes cosas se consiguen trabajando duro y por demostrarme que siempre se puede regalar una sonrisa. A María Bagur (Mary Poppins) por tantas horas de asistencia con alemán y por enseñarme a disfrutar de las pequeñas cosas que da la ciencia. A mi hermano científico Daniel Laurretta (Dani) quien me demostró que la pasión y la observación son lo único que uno necesita, incluso si no hay plata, la comida se inventa. A Carlos Sánchez Antelo (Charly) quien resume la palabra equilibrio y me ha enseñado a ver la ciencia desde la vida sin perderla, y sin sufrir por banalidades. A Diego Urteaga con quien hemos disfrutado grandes campañas y ha sido junto con Ignacio Chiesa (Nacho) dos grandes parámetros en mi vida. Gracias por estar en momentos difíciles y sacar lo mejor de cada situación, tantas noches que se hicieron mediodía, discutiendo de la vida y la ciencia, como si no importara el mañana. A María José Pío (Majo) de cuya personalidad todavía sigo aprendiendo mucho. A Juan José Berecoechea (JJ), Sabrina Soria (Sabri), Jonathan Flores (Jony), Pamela Rivadeneira (Pame), por dar fuerza, humor y alegría en campañas, congresos y en el día a día en el laboratorio. A José Fernández Alfaya y Soledad Zabala, con quienes compartí la Campaña Antártica de 2011 y varios lindos momentos en Puerto Madryn. Y si digo Puerto Madryn, recuerdo a quienes los llevó el viento, Andrés Averbuj y Javier Signorelli, que me han dejado grandes consejos y enseñanzas.

A mis amigos Gustavo Franchelli y Andrés Orqueda, “grandes acompañantes para un viaje al infierno”. Gracias por darme la fuerza para luchar contra la licenciatura, sin ellos no sé qué sería de mí. Gracias por tantos momentos geniales y por regalarme tanta buena música que hizo de esta tesis un poco rockera. A los amigos que me dieron los jesuitas, Juan Pablo Rodríguez y Federico Cassella, quienes siempre estuvieron. La vida por momentos te lleva por caminos raros, pero los elegí ayer y los vuelvo a elegir hoy.

A mis carnales mexicanos, a mi hermano/amigo/colega Julio Arriaga-Ochoa, gracias Julio por hacerme participe de tus ideas y por darme la posibilidad de escucharte y verte haciendo historia y por siempre HOLOTHURIAN POWEEEEER. A Andrea Caballero-Ochoa, Quetzalli Hernández-Díaz, Magali Honey-Escandón, Tania Pineda-Enríquez y Carolina Cao-Romero, cuando uno se siente mejor que en casa, dice “me sentí en familia” y así me sentí allá en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. A Francisco Solís-Marín, quien me demostró que todo momento, es un buen momento

para reír, gracias por responder esos primeros correos y estar también en los que vendrán, siempre dándome aliento y grandes consejos.

A los amigos que me han dado los pepinos y los equinodermos, Rafael de Moura, Jessica Prata y Luciana Martins, porque su pasión y sus observaciones son un gran augurio. A Mariela Romanelli y Alejandro Tablado, que en muchas ocasiones me han ayudado en la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Particularmente a Mariela, gracias por los años en CAECE, y como dicen, se aprende cuando se enseña. A la gente de los dos congresos latinoamericanos de equinodermos, que me llenaron la venas de pasión y la cabeza de preguntas, gracias por apostar a juntarnos.

A algunos de los ídolos a seguir, Ahmed Thandar, David Pawson, Phil Lambert con quien he tenido el placer de compartir charlas como expectador de lujo y espero que la ciencia me dé la oportunidad de llegar a la mitad de lo que ellos han hecho.

A la familia, que estuvo y va a estar aguantando y disfrutando de cada logro. A mis viejos, a Mamá por darme su pasión por la naturaleza y a Papá por su pasión por la ciencia. A mi hermana Cecilia, porque cuando la vida se me vino encima, por ser cómplice y por enseñarme que todo se consigue insistiendo. A Luis y Mónica, por adoptarme y quererme. Quiero agradecer también a mis amigas de 4 patas, Pegi, Mili y Mora. En especial a Pegi por compartir conmigo toda la vida, desde el secundario y acompañarme buena parte de mi doctorado. Mientras que ningún taxónomo se ponga sinonimizar especies de pepinos de Argentina, permanecerá en el recuerdo mío y todos aquellos que trabajen con *Havelockia*. A la negra de teclas que me acompaña desde la tesis de licenciatura y a mis dos amores, la ciencia y Yamila, una bigamia que nunca voy a poder dejar de tener!

Finalmente a los tres jurados de esta tesis, Miguel Griffin, Daniel Roccatagliata y Gloria Alonso, por sus recomendaciones y consejos que espero, me permitan estar a la altura del título por el cual hoy opto.



## Índice

Introducción general y objetivos .....	1
Capítulo 1 – Taxonomía y ecología del orden Dendrochirotida .....	3
Historia de la clase Holothuroidea .....	3
Morfología de la clase Holothuroidea .....	5
Materiales y métodos .....	13
Resultados .....	16
Sección 1 – Familia Psolidae .....	17
Discusión familia Psolidae .....	39
Sección 2 – Familia Cucumariidae.....	42
Discusión familia Cucumariidae .....	75
Sección 3 - familias Sclerothyonidae y Sclerodactylidae.....	80
Discusión global de la sección taxonomía .....	91
Capítulo 2 – Aspectos sobre la filogenia de los dendroquirótidos del Mar Argentino .....	95
Introducción .....	95
Materiales y métodos .....	100
Resultados .....	101
Discusión:.....	113
Capítulo 3 - Biogeografía del orden Dendrochirotida.....	116
Introducción (Variables ambientales) .....	116
Materiales y métodos .....	127
Resultados .....	127
Discusión.....	132
Conclusiones finales.....	135
Referencias:.....	137

## Introducción general y objetivos

El phylum Echinodermata comprende cerca de 7000 especies vivientes y 13000 fósiles. Respecto a las actuales, habitan desde el intermareal hasta las fosas abisales, en fondos blandos y duros (Pawson 2007).

Considerando los equinodermos actuales, el número relativo de especies está sesgado a las clases Asteroidea y Ophiuroidea, las cuales poseen 2100 y 2000 especies actuales. Las menos representadas son la clase Crinoidea y Echinoidea con 700 y 900 respectivamente. Finalmente la clase Holothuroidea posee 1200 especies vivientes (Hendler *et al.* 1995). A las cinco clases actuales se suman unas 16 clases extintas (Hendler *et al.* 1995) que fueron discutidas en numerosas publicaciones (ver Pawson 2007).

La clase Holothuroidea está compuesta por seis ordenes: Aspidochirotida Grube, 1840; Elaspodida Théel, 1882; Dactylochirotida Pawson & Fell, 1965; Molpadiida Haeckel, 1896; Synaptida Cuénot, 1891 y Dendrochirotida Grube, 1840 (Pawson 2007, Smirnov 2012). Para estos seis ordenes solo Dendrochirotida, Synaptida y Molpadiida presentan representantes en Argentina. Los dendroquirótidos son los mejor representados a nivel mundial y en particular en las aguas someras de Argentina con 18 especies reportadas en la literatura, distribuidas en cuatro familias, Psolidae Burmeister, 1837; Cucumariidae Ludwig, 1894; Sclerodactylidae Panning, 1949; Sclerothyonidae Thandar, 1989 y Phyllophoridae Östergren, 1907 (Pawson 1969, Tommasi 1974, Hernández 1981, Tommasi *et al.* 1988a, b, Martínez & Brogger 2012, Brogger *et al.* 2013, Martínez *et al.* 2013).

La presente tesis consta de tres capítulos, el primero trata la taxonomía de las especies del orden Dendrochirotida del Mar Argentino, incluyendo la descripción, imágenes y distribución de las especies. El segundo capítulo estudia las relaciones filogenéticas entre las especies tratadas en el primer capítulo a las que se suman dos especies como grupo externo. El tercer capítulo estudia la biogeografía del orden Dendrochirotida en Argentina y se analizan comparaciones con otras especies de equinodermos en el área de estudio y regiones limítrofes. Por último se agrupa toda la información obtenida en una conclusión final.

Los objetivos de esta tesis son:

- Estudiar la diversidad y taxonomía de las especies de Dendrochirotida del Mar Argentino.
- Comparar las relaciones filogenéticas entre las especies de holotúridos del orden Dendrochirotida del Mar Argentino utilizando caracteres morfológicos.
- Con la distribución de las especies, establecer las zonas de mayor presencia de dendroquirótidos en el Mar Argentino y cotejarlas con variables ambientales y con la presencia de otras especies de equinodermos, en el marco de un estudio biogeográfico.

## Capítulo 1 – Taxonomía y ecología del orden Dendrochirotida

### Historia de la clase Holothuroidea

Muchas cosas han cambiado en la clase Holothuroidea desde su primera descripción en 350 AC hecha por Aristóteles fue él quien utilizó el nombre *holothurion* refiriéndose a un animal no adherido al sustrato pero sin movimiento (Ogle 1882, Thompson 1910). Blanville (1834), Brandt (1835), Burmeister (1837) y Grube (1840) dieron al grupo el *status* de orden, el primero estableció que todos pertenecían al mismo género, *Holothuria*, no estableciendo ninguna subdivisión como sí lo hicieron Brandt, Burmeister y Grube utilizando los dos primeros la presencia o ausencia de podios y el segundo la forma de los tentáculos como carácter diagnóstico de los que llamó *Abtheilung* (grupos), los mismos fueron Aspidochiroten, Dendrochiroten y Chiridoten (sobre la forma de los tentáculos ver sección Morfología de la clase Holothuroidea). Bronn (1860) fue el primero en agrupar a los holotúridos en una clase, Scytodermata, y posteriormente Selenka (1867) fue el primero en utilizar el nombre Holothuroidea.

La 12<sup>va</sup> edición del *Systema Naturae*, Linné (1767) es considerada el punto de partida de la sistemática moderna de los holotúridos, dado que varias especies fueron incluidas en dicho trabajo dentro del género *Holothuria* Linné, 1767. Dicha publicación es la primera cita de *Holothuria tremula* Linné, 1767 que finalmente quedaría como especie tipo del género y daría lugar al nombre de la clase. Hacia fines del siglo XIX y principios del siglo XX, Bell (1892) y Gill (1907) comprendieron que el nombre *Holothuria* aplicado a holotúridos era inválido dado que en el *Systema Naturae* Linné (1758) dicho género se había utilizado para designar especies de otros grupos zoológicos, como por ejemplo la carabela portuguesa *Holothuria physalis* Linné, 1758 (Cnidaria). Esto llevó a Poche (1907) a establecer a *Bohadschia* Jaeger, 1833 como el primer género válido de pepinos de mar y por tanto erigió la clase Bohadschioidea. Posteriormente Bather (1907), Clark (1907) y Fisher (1907) propusieron retener el género *Holothuria* para los holotúridos y nombrar a la clase Holothuroidea. Este punto de vista fue posteriormente aceptado por el código internacional de nomenclatura zoológica (ICZN, 1924).

La clase está compuesta por seis órdenes: Aspidochirotida Grube, 1840; Elasipodida Theél, 1882; Dactylochirotida Pawson & Fell, 1965; Molpadida Haeckel,

1896; Synaptida Cuénot, 1891 y Dendrochirotida Grube, 1840 (Pawson 2007, Smirnov 2012). En la presente tesis se desarrollará el estudio taxonómico de los órdenes Dendrochirotida y Elasiopoda. Es por este motivo que sólo se discutirán los antecedentes históricos de estos órdenes a fin de no extender la presente introducción.

El orden Dendrochirotida fue descrito por Grube (1840) como el orden de holotúridos con tentáculos en forma arborescente o dendrítica. Para este orden las publicaciones más importantes, desde el siglo 19 fueron las de Panning (1949, 1955, 1957, 1962, 1964, 1966), Cherbonnier (1947), Heding & Panning (1954), Pawson & Fell (1965) y la de Smirnov (2012). Panning abarcó diversos géneros de la familia Cucumariidae Ludwig, 1894 y creó géneros en esta familia (*e.g.* *Pseudocnus* Panning, 1949). Por otro lado Cherbonnier (1947) trabajó en una única especie de la familia Cucumariidae pero se destaca en su trabajo el detalle e importancia que destinó al anillo calcáreo (ver sección Morfología de la clase Holothuroidea) en la identificación de esta nueva entidad. En este sentido el trabajo de Heding & Panning (1954) fue el primero que detalló la forma y las diversas características del anillo calcáreo en diversas especies de la familia Phylloporidae Ostergren, 1907, basando el ordenamiento de las subfamilias en este carácter.

Previamente al reciente trabajo de Smirnov (2012), quien trata toda la clase Holothuroidea, fueron Pawson & Fell (1965) quienes plantearon los grandes cambios en la taxonomía del orden Dendrochirotida. Entre estos cambios, la descripción de un nuevo orden, Dactylochirotida Pawson & Fell, 1965. El mismo permite acomodar tres familias Ypsilothuriidae Heding, 1942, Rhopalodinidae Perrier, 1902 y Vaneyellidae Pawson & Fell, 1965 las cuales presentaban en común tentáculos sin ramas o divisiones. En lo que respecta al orden Dendrochirotida, se describen dos nuevas familias, Placothuriidae y Paracucumiidae, y un género, *Placothuria*. Por último Pawson & Fell (1965), tratan la subfamilia Sclerodactylinae (Phylloporidae), la que es elevada al estatus de familia incluyendo la misma a las subfamilias Sclerodactylinae Panning, 1949 y Cladolabinae Heding & Panning, 1954. Estos cambios están basados en la estructura del anillo calcáreo, ambas familias con proyecciones posteriores pero los Phylloporidae tienen anillo calcáreo en mosaico y los Sclerodactylidae anillo calcáreo entero (sobre el anillo calcáreo, ver sección “Morfología de la clase Holothuroidea”).

En su trabajo sobre el sistema de la clase Holothuroidea, Smirnov (2012) establece un nuevo ordenamiento del orden Dendrochirotida reconociendo 14 familias y aboliendo el orden Dactylochirotida. Las familias establecidas por Smirnov (2012) para el orden Dendrochirotida son: Cladolabidae Heding & Panning, 1954; Phyllophoridae Östergren, 1907; Rhopalodinidae Théel, 1886; Sclerothyonidae Thandar, 1989; Sclerodactylidae Panning, 1949; Placothuriidae Pawson & Fell, 1965; Thyonidae Panning, 1949; Cucumariidae Ludwig, 1894; Psolidae Burmeister, 1837; Ypsilothuriidae Heding, 1942; Paracucumidae Pawson & Fell, 1965; Heterothyonidae Pawson, 1970; Thyonidiidae Heding & Panning, 1954 y Cucumellidae Thandar, 2011.

### **Morfología de la clase Holothuroidea**

Los holotúridos presentan un cuerpo que varía en forma y tamaño, desde una forma cilíndrica hasta aplanada, algunos grupos en vista lateral pueden disponerse en U. Además, presentan tallas que varían desde unos milímetros hasta 2 metros y una amplia gama de colores (Hyman 1955, Hendler *et al.* 1995).

La boca y el ano pueden presentar estructuras que protegen ambos orificios conocidas como valvas (figura 1), como ocurre con los miembros de la familia Psolidae (O'Loughlin & Whitfield 2010) o bien papilas o dientes encontradas en las familias Phyllophoridae y Sclerodactylidae (Thandar 1989, 1990, Martins *et al.* 2012). Por otro lado la pared del cuerpo puede presentar verrugas, gránulos, escamas o invaginaciones (Lambert 1996, O'Loughlin 2000). También se pueden observar diferencias en la consistencia de la pared del cuerpo siendo responsable de esto la concentración de osículos (Hendler *et al.* 1995). Tanto éstos como otros caracteres a mencionar a continuación se encuentran indicados en la figura 1.

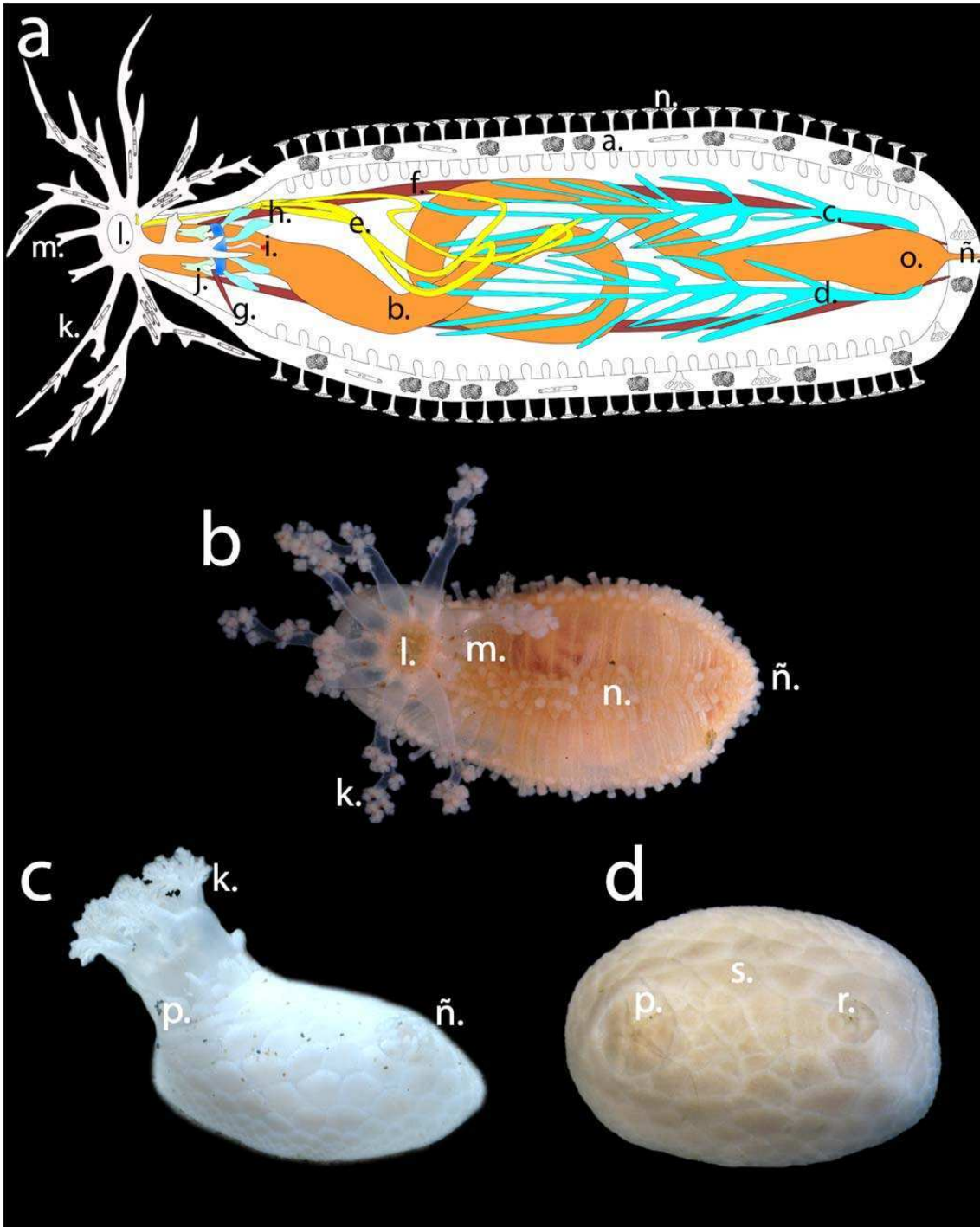


Figura 1. Caracteres anatómicos en holotúridos. a Esquema general de un corte longitudinal del cuerpo de un holotúrido generalizado. b Vista dorsal *Thandarum hernandezii* Martínez & Brogger 2012. c Vista dorsal *Psolus patagonicus* Ekman 1925 con tentáculos expandidos. d Vista dorsal *Psolus patagonicus* Ekman 1925, tentáculos retraídos. a. tegumento, b. tubo digestivo, c. d. árboles respiratorios ramas izquierda y derecha, e. gónada, f. musculatura longitudinal, g. músculos retractores, h. vesícula de Poli, i. madreporito, j. anillo calcáreo, k. tentáculos, l. boca, m. tentáculos ventrales reducidos, n. podios, ñ. ano, o. cloaca, p. valvas orales, r. valvas anales, s. escamas dorsales

Los tentáculos que rodean la boca y los podios o pies ambulacrales dispuestos a lo largo del cuerpo, se encuentran inervados por el sistema vascular acuífero. Este último en conjunto con el sistema hemal y el celoma son los tres sistemas de cavidades del cuerpo de los holotúridos (Hyman 1955). La forma, el tamaño y el número varían entre los diversos órdenes (Hyman 1955, Hendler *et al.* 1995, Pawson *et al.* 2010). La forma de los tentáculos era el carácter diagnóstico que permitía diferenciar los distintos órdenes en el siglo XIX, como se observa en el trabajo de Grube (1840). El peso de este carácter ha entrado en desuso dado que para varios órdenes el mismo se repite, como ocurre en Aspidochirotida y Elaspodida quienes presentan tentáculos en forma de escudo o bien en Synaptida y Molpadida, ambos presentando tentáculos digitados (Hyman 1955, Hendler *et al.* 1995, Pawson *et al.* 2010, Smirnov 2012). En algunos grupos el tamaño puede variar dentro de los integrantes de una misma especie pudiendo existir una variación también en el tamaño de los tentáculos, como sucede en *Psolidium pulcherrimum* Thandar, 2008 especie que posee 10 tentáculos dos de los cuales se encuentran reducidos.

En los pepinos de mar el sistema vascular acuífero presenta una disposición típicamente pentamérica, con un anillo que rodea la faringe conocido como canal anular. A partir del canal anular se extienden canales radiales hacia la región anterior, los cuales inervan los tentáculos, y cinco canales principales que se extienden hacia la parte posterior del cuerpo, dispuestos dos dorsalmente y tres ventrales. Estos canales se corresponden a las cinco áreas ambulacrales, que reciben el nombre de bivium (dos áreas ambulacrales dorsales) y trivium (tres áreas ambulacrales ventrales). Las áreas ambulacrales presentan diversas modificaciones dependiendo del grupo en particular, existiendo especies que presentan podios sólo en las áreas ambulacrales (*e.g.* género *Pseudocnus* Panning, 1949), otros que los poseen en todo el cuerpo incluyendo las áreas interambulacrales (*e.g.* género *Havelockia* Pearson, 1903), o bien sin presencia de podios (*e.g.* género *Chiridota* Eschscholtz, 1829).

El canal anular presenta además de los canales radiales, la o las vesículas de Poli (dependiendo de las especies) y el o los canales pétreos que finalizan en una estructura con diversos grados de calcificación conocida como madreporito. Estas estructuras son comunes a otros equinodermos, con la diferencia que el madreporito en los pepinos de mar se encuentra en la cavidad celomática y no está en contacto directo con el exterior.



La excepción a esto puede ocurrir en el orden Elasipodida donde, dependiendo de la especie, el canal pétreo puede estar conectado al exterior (Hyman 1955).

Otra estructura interna particularmente diagnóstica a nivel de familias es el anillo calcáreo. Se trata de un anillo de carbonato de calcio conformado generalmente por 10 hasta 18 piezas. Con igual cantidad de piezas radiales, ubicadas en la región de los ambulacros o radios, que de interradales, ubicadas en las zonas interambulacrales o interradales (fig. 2). El tamaño del anillo calcáreo varía considerablemente entre las distintas especies (Heding & Panning 1954, Hyman 1955, Pawson & Fell 1965, Thandar 1989). El mismo es soporte de la faringe, cordones nerviosos y canal anular que permite el anclaje de los músculos retractores de los tentáculos (Hyman 1955). Smith & Reich (2013) proponen que el mismo sería una estructura homóloga a la linterna de Aristóteles de los equinoideos, con los cuales los holoturoideos poseen un ancestro común.

Varios autores han tratado la importancia del anillo calcáreo, en especial en el orden Dendrochirotida (Heding & Panning 1954; Hyman 1955; Pawson & Fell 1965; Pawson 1982; Thandar 1989; Pawson *et al.* 2010) pero en particular Pawson & Fell separan a las familias Cucumariidae, Sclerodactylidae y Phyllophoridae por este carácter, e incluso la reciente publicación de Smirnov (2012) mantiene la importancia diagnóstica del anillo calcáreo. En particular en lo que respecta al orden Elasipodida puede estar ausente en algunas especies (Rogacheva *et al.* 2009).

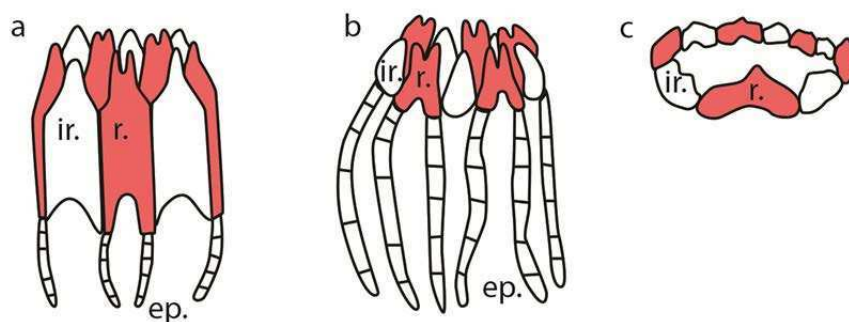


Figura 2. Formas del anillo calcáreo en diversas familias. a Sclerodactylidae. b Sclerothyonidae. c Cucumariidae. ir. pieza interradaial (blanco), r. pieza radial (rojo), pp. prolongación posterior. Esquemas modificados de Thandar (1989).

Otra estructura interna relevante son los árboles respiratorios. Estos consisten en una serie de ramificaciones conectadas al último tramo del tubo digestivo o cloaca. Estas ramificaciones se encuentran dispuestas típicamente en dos grupos, denominadas rama derecha y rama izquierda de los árboles respiratorios, nombre relacionado con la ubicación respecto a la línea media del cuerpo. Estos tubos ocupan distinto porcentaje del celoma dependiendo de la especie (Hyman 1955, Pawson *et al.* 2010). Asociado a los árboles respiratorios se encuentran los túbulos de Cuvier, elementos defensivos que pueden contener sustancias tóxicas y son expulsados cuando los individuos se ven amenazados. Estos túbulos son comunes en miembros del orden Aspidochirotida, pero no se encuentran en Dendrochirotida ni Elasipodida (Hyman 1955).

En tiempos de Jaeger (1833) los árboles respiratorios eran carácter diagnóstico divisores del subgénero Cucumaria. Para Brandt (1835) la presencia del árbol respiratorio separaba a los Pneumonophorae de los Apneumonas dentro de los Apodes, también autores como Müller (1850) y Selenka (1867) han propuesto a la presencia o no de este carácter como divisor de grupos (Smirnov 2012). En el sistema actual, los árboles respiratorios se encuentran ausentes en el orden Elasipodida y por otro lado están presentes en Dendrochirotida.

El sistema reproductivo en los pepinos de mar se encuentra reducido a una única gonada conformada por varios túbulos conectados a un gonoducto el cual se conecta al exterior a partir de un gonoporo. La mayoría de los holotúridos son dioicos sin dimorfismo sexual (Hyman 1955, Hendler *et al.* 1995, Pawson 2007). La reproducción puede variar, encontrando desde una gametogénesis de hasta tres años (*e.g. Stichopus californicus*), varios eventos reproductivos anuales o bien reclutamiento constante durante todo el año (Smiley *et al.* 1991, Mercier & Hamel 2009).

Los estudios reproductivos en holotúridos comienzan con la descripción de la larva denominada auricularia por Müller (1850). Todos los pepinos de mar presentan un desarrollo embrionario similar, diferenciándose al llegar al estadio de gástrula entre aquellos con desarrollo indirecto, donde existe primero una etapa de larva auricularia seguido de doliolaria, y aquellos con desarrollo directo, donde se origina una larva doliolaria. Ambos tipos de desarrollo culminan con la metamorfosis. El desarrollo directo es el más común, encontrándose en 22 de las 25 familias de holotúridos (Smiley

*et al.* 1991), siendo las especies de estas familias las que presentan tallas oocitarias con diámetros superiores a 150  $\mu\text{m}$  (Sewell & Young 1997, Sewell & McEuen 2002).

Dentro de las especies con desarrollo directo, existen muchas que protegen a las crías, ya sea mediante incubación debajo del cuerpo, en los tentáculos, en perforaciones en el tegumento, en el celoma o directamente en los ovarios (Smiley *et al.* 1991). En el Mar Argentino la especie *Psolus patagonicus* Ekman, 1925 presenta incubación debajo de la suela (Bernasconi 1941, Hernández 1981, Giménez & Penchaszadeh 2010) y es la única especie de dendroquirótido para la que se ha reportado su ciclo de incubación en estas latitudes. Para *Cladodactyla crocea* (Lesson, 1830) O'Loughlin *et al.* (2009) ha reportado un posible ejemplar con incubantes, pero la especie ha tenido muchas contradicciones en la literatura en cuanto a su comportamiento de incubación (ver O'Loughlin *et al.* 2009).

La musculatura en la clase Holothuroidea está compuesta por cinco bandas musculares longitudinales, las cuales recorren el mesenterio del individuo ánteroposteriormente. Además de la musculatura longitudinal existen músculos retractores de los tentáculos. Estos músculos son cinco también y se encuentran generalmente unidos a las cinco bandas musculares longitudinales. En su extremo anterior los músculos retractores de los tentáculos se unen a las piezas radiales del anillo calcáreo. De esta manera el anillo conjuntamente con los músculos permiten la retracción y extracción de los tentáculos. Este movimiento conjuntamente con el sistema vascular acuífero que quita turgencia a los tentáculos permite que los mismos se retraigan (Hyman 1955; Hendler *et al.* 1995).

El sistema digestivo es completo, con faringe, esófago, estómago intestino y cloaca. El tubo digestivo presenta un vuelta completa y puede ser a favor o en contra de las agujas del reloj (Hyman 1955; Hendler *et al.* 1995).

La dermis de los holotúridos presenta un esqueleto interno de carbonato de calcio que varía en tamaño y forma. Este endoesqueleto formado por múltiples piezas conocidas como osículos, tienen una gran importancia a varios niveles taxonómicos de identificación y la cantidad modifica la textura externa de los individuos (Hendler *et al.* 1995; Pawson *et al.* 2010). La morfología externa es extrema cuando encontramos escamas de carbonato de calcio que cubren parte del cuerpo de los individuos como en Heterothyonidae, Ypsilothuriidae y Paracucumidae donde las escamas cubren al

individuo dorso-ventralmente o en Psolidae que solo lo cubren dorsalmente (Pawson & Fell 1965, O'Loughlin & Whitfield 2010, Smirnov 2012). Algunos autores han utilizado éste y otros caracteres morfológicos como diagnósticos, en algunas especies en las cuales los osículos son similares (Ekman 1923, Pawson 1969).

Las diversas formas de los osículos han sido estudiadas por numerosos autores destacando el trabajo de Gilliland (1993) en donde se establecen los nombres de algunas de las formas más conocidas, o el trabajo de Hendler *et al.* (1995). En la figura 3 se observan algunas formas, las cuales se pueden encontrar típicamente en el cuerpo como las formas tipo mesa, botón, placa y cruz; en el cuerpo y los tentáculos como las formas tipo roseta y los barrotes, los cuales también encontramos en los pies ambulacrales. Aquellas formas típicas de los pies ambulacrales son las barras de soporte y placas terminales ubicadas en el extremo terminal de los podios.

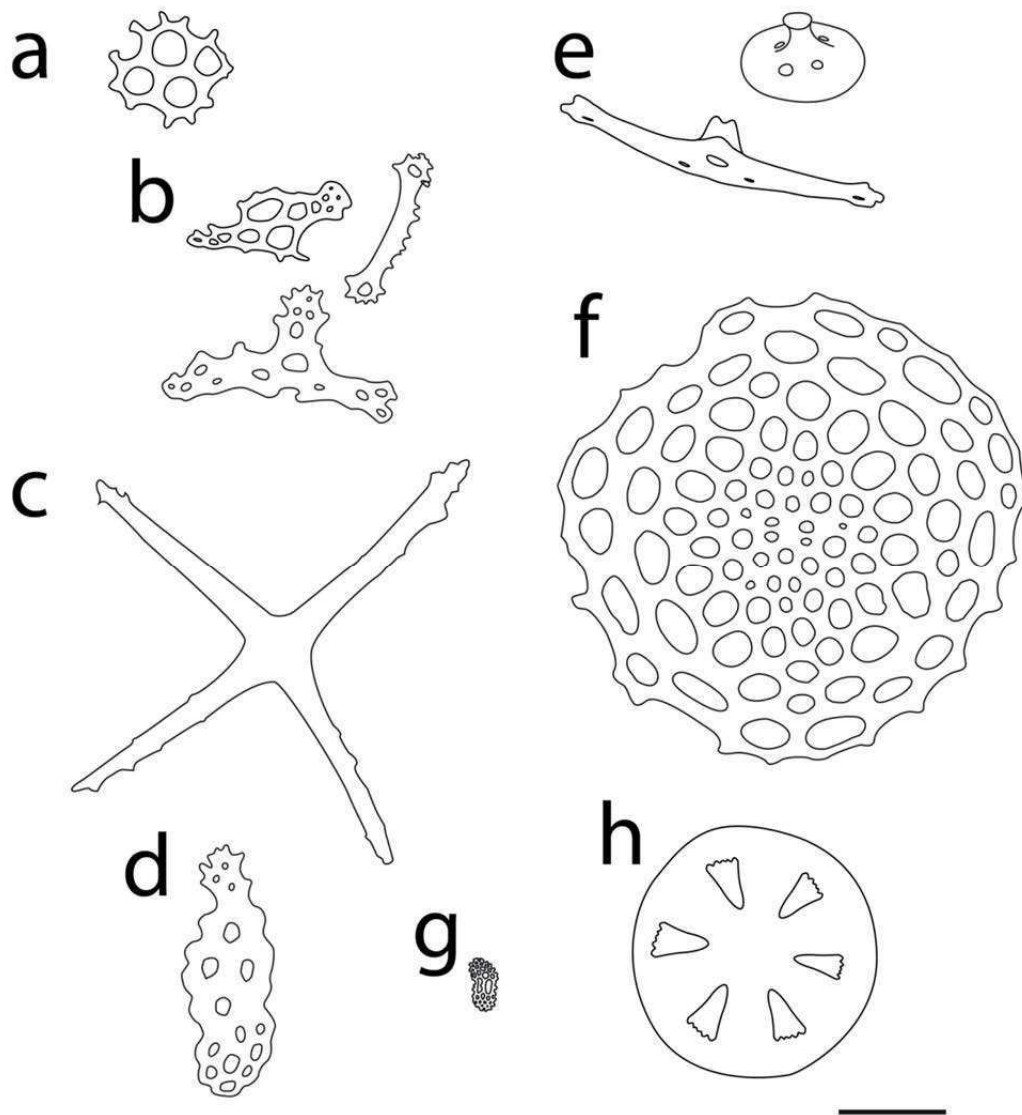


Figura 3, Diversas formas osculares. a. Placa. b. Barras. c. Cruz. d. Botón coronado. e. Mesas. f. Placa terminal. g. Roseta. h. Rueda. Escala: 100  $\mu$ m.

El objetivo de este capítulo es describir todas las especies (a las que se tuvo acceso) del orden Dendrochirotida, encontradas en el Mar Argentino. Discutir en el caso que sea necesario, complejidades específicas nomenclatoriales y taxonómicas. Además, a partir de las descripciones, se espera establecer nuevos caracteres diagnósticos, especialmente en aquellos grupos en que los oscículos presentan morfología similar. Por otra parte se estudiará si *Cladodactyla crocea* (Lesson, 1830) es una especie incubadora y si existen otras especies incubadoras entre los dendroquirótidos estudiados.

## Materiales y métodos

Con el propósito de estudiar las especies del orden Dendrochirotida del Mar Argentino se coleccionaron especímenes manualmente del intermareal en baja marea, o mediante buceo autónomo. Además se realizaron muestreos en el submareal profundo (mayor a 30 metros) con la embarcación del CONICET, Buque Oceanográfico “Puerto Deseado”, mediante red de arrastre, rastra y draga.

Para todos los muestreos se registró la posición utilizando un GPS y, en algunos casos, se tomaron datos oceanográficos como temperatura y salinidad. Se tomaron fotografías y se registraron las características previas a la fijación y preservación como la coloración. Se registró el hábitat en el que se encuentran los individuos, profundidad, época del año y asociaciones con otros organismos. Los individuos fueron narcotizados con mentol durante 15 minutos, con el fin de relajarlos y poder estudiar la estructura del círculo de tentáculos que rodean la boca que de otra manera estaría introvertida. Luego se fijaron y preservaron en etanol al 96 % para posterior análisis. En el laboratorio se midió el peso húmedo en una balanza Denver (precisión  $\pm 0,1$  mg). Se midió el alto, largo, ancho y distancia ano-boca con calibre (precisión  $\pm 0,1$  mm). Además se observó el número, la forma y el tamaño de los tentáculos y la disposición de los podios. Para aquellas especies con presencia de escamas dorsales (familia Psolidae) se estudió su disposición, número, forma y tamaño.

Para los preparados de osículos se utilizó una porción del individuo a estudiar la cual se trató con hipoclorito de sodio (Cl activo:  $8 \pm 2$  % p/p) durante 1 minuto en cápsulas de vidrio, permitiendo destruir por completo el tejido orgánico sin degradar los osículos (Hernández 1981). La solución de hipoclorito de sodio fue lavada con agua destilada, se dejó secar, se agregó etanol 96 % y se extrajo una gota a fin de observar los osículos en microscopio óptico y en microscopio electrónico de barrido (Hernández 1981). Las observaciones de osículos se desarrollaron en un microscopio electrónico de barrido (SEM) Philips series XL 30 en el Museo Argentino de Ciencias Naturales y en un microscopio óptico Axioplan 2 Carl Zeiss. Todos los individuos se estudiaron bajo lupa estereoscópica de manera de analizar la anatomía interna de las distintas especies. Estructuras internas como la forma de las piezas radiales e interradales del anillo

calcáreo, ubicación y forma del canal pétreo y madreporito, vesículas de Poli y árboles respiratorios se tuvieron en consideración para la diagnosis de las distintas especies. En algunos casos se analizó la gonada a fin de determinar el sexo e inferir el estadio reproductivo.

Además del material recolectado de dendroquirótidos del Mar Argentino se estudió material de las instituciones argentinas, Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN) y Museo de La Plata (MLP). Además se analizó material tipo y de referencia del Museu de Zoologia da Universidad de São Paulo (MZUSP) de Brasil, Colección Nacional de Equinodermos "María Elena Caso Muñoz", Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos, UNAM (LSEE) de México, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), National History Museum of Los Angeles County (NHMLA), Museum of Comparative Zoology, Harvard University (MCZ) los tres de Estados Unidos, Royal British Columbia Museum (BCM) Canadá, Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de Francia, Zoologische Staatssammlung München (ZSM) de Alemania y Zoologisk Museum, København, København Universitet (ZMUC) de Dinamarca. Algunos de los lotes no correspondían a ejemplares con distribución en el Mar Argentino, pero su estudio permitió la resolución de problemas taxonómicos y nomenclatoriales. A continuación se listan los lotes, no correspondientes a especies de nuestro país:

*Psolus squamatus* (Müller, 1776): (Sintipos) Bergen, Noruega (3 ejemplares)

*Psolus pauper* (Ludwig, 1894): (Holotipo) María Cleofas Island, Islas Mariás, Nayarit, México (21°15'N – 106°23') USNM 18168; Santa Rosa, California (33°46.4'N – 119°58.3'O) NHMLA 1941-173.5 (3 ejemplares)

*Psolus segregatus* Perrier, 1905: (Sintipo) Cabo de Hornos, HOL1837 (1 ejemplar); Estrecho de Magallanes, Chile, USNM E 33634, 33635, 33632 (3 ejemplares)

*Phyllophorus urna* Gube, 1840: Mar Mediterráneo MACN-In 4295 (1 ejemplar)

*Psolus charcoti* Vaney, 1906: Islas Georgias del Sur MACN-In 18787 (1 ejemplar)

*Psolus fabricii* (Düben & Koren, 1846): Groenlandia MACN-In 20107 (1 ejemplar)

*Psolus phantapus* (Strussenfelt, 1765): Kattegat, Dinamarca MACN-In 20105 (1 ejemplar)

*Psolus phantapus* (Strussenfelt, 1765): Dinamarca MACN-In 20106 (1 ejemplar)

*Holothuria tremula* Linné, 1767 Mar Mediterráneo MACN-In 4782 (1 ejemplar)

*Pentamera calcigera* Stimpson, 1851: MACN-In 20104 (1 ejemplar)

*Pseudocnus dubiosus* (Semper 1868): Océano Pacífico Sur, Perú, Pisco (1 Octubre 1949) 15m., USNM 1088386 (15 ejemplares)

*Pseudocnus leoninus* (Semper 1868): Isla Nueva, Magallanes, Chile (19 abril 1939) (55°07'S – 66°33'O), 75 m., MACN-In: 23908 (3 ejemplares)

*Thyone pseudofusus* Deichmann, 1930; *Thyone bidentata* Deichmann, 1941; *Pentamera puelcherrima* Ayres, 1852; *Psolus vitoriae* Tommasi, 1971; sin número MZUSP (1 ejemplar de cada especie) (sin datos de localidad).

La información recopilada permitió identificar las especies, realizar redescriptiones de todas ellas y describir las no identificadas. Respecto a los sitios con presencia de dendroquirótidos se trabajó con material de las campañas Mejillón II (36° a 39° S - 55° a 58° O; 15 - 145 m de profundidad), Campaña Santa Cruz (47° a 52° - 65° a 68° O; 0 - 10 m de profundidad), Campaña CAV IV 2011 (39° a 54° - 57° a 65° O; 46 - 140 m de profundidad), Campañas Tierra del Fuego (53° a 54° - 67° a 68° O; 0 - 25 m de profundidad), Campaña Talud 2012 (38° - 53° a 55° O; 250 - 3007 m de profundidad) y diversos muestreos a lo largo del intermareal y submareal somero del Mar Argentino realizadas mediante buceo autónomo o con embarcaciones. El material examinado fue incorporado a las descripciones de cada una de las especies con su correspondiente ubicación geográfica y profundidad.



## Resultados

### Orden Dendrochirotida Grube, 1840

Descripción (modificada de Smirnov 2012): 10-30 tentáculos dendríticos (familias Ypsilothuriidae y Rhopalodinidae y algunos géneros con tentáculos simples, algunos con ramas rudimentarias). Cuerpo grueso y denso. En algunos taxa, cuerpo total o parcialmente cubierto por escamas dando una forma externa relativamente permanente. Cuerpo cilíndrico hasta formas en U y barril. Podios pueden estar o no a lo largo de los radios o en todo el cuerpo. Podios dorsales no modificados en papilas. Introvertos (porción retráctil que puede ser invaginada dentro de la faringe por la contracción de los músculos retractores unidos a las piezas radiales del anillo calcáreo) presente. Canal pétreo con madreporito en la cavidad celómica puede estar unido al mesenterio dorsal y al anillo calcáreo. Árboles respiratorios presentes. Anillo calcáreo de 10 piezas generalmente como punta de flecha. Algunos grupos pueden presentar prolongaciones posteriores en las piezas radiales. Tanto las prolongaciones como las piezas del anillo pueden estar formadas por múltiples segmentos en forma de mosaico. Formas de osículos: tipo mesa, placas perforadas, canastas, copas, rosetas, barras y botones. Suspensívoros, capturando presas del agua circundante con los tentáculos dendríticos, o detritívoros comiendo del sedimento mediante tentáculos simplificados.

Familias actuales: Cladolabidae, Cucumariidae, Cucumellidae, Heterothyonidae, Paracucumidae, Phyllophoridae, Placothuriidae, Psolidae, Rhopalodinidae, Sclerodactylidae, Sclerothyonidae, Thyonidae, Tyonidiidae y Ypsilothuriidae. Con Monilipsolidae es la única familia fósil del orden.

## Sección 1 – Familia Psolidae

Familia **Psolidae** Burmeister, 1837

Diagnosis (modificada de Smirnov 2012): 10 tentáculos. Cuerpo cubierto dorsalmente por escamas superpuestas. Región ventral sin escamas modificada en suela que permite la adherencia al sustrato. Boca y ano dorsales y generalmente cubiertos por valvas y dientes. Podios presentes típicamente en la región ventral, ambulacro medio puede estar ausente, región dorsal con podios reducidos o ausentes, pueden encontrarse en o fuera de los ambulacros. Osículos como placas, botones, barras, canastas, dedos y relojes de arena.

Género *Psolus* Oken, 1815

Diagnosis (modificada de O'Loughlin & Whitfield 2010): Superficie dorsal cubierta por escamas imbricadas y sin pies ambulacrales. Escamas laterales delimitando una suela ventral, puede presentar podios. Osículos con forma de botones, placas perforadas, canastas y barras perforadas.

Especie tipo: *Psolus phantapus* (Strussenfelt, 1765)

### ***Psolus antarcticus* (Philippi, 1857)**

*Cuviera antarctica* Philippi 1857: 133, Studer 1876: 453

*Psolus antarcticus*: Dujardin & Hupé 1862: 620, Semper 1868: 272, Bell 1882: 646, Ludwig 1887: 7, Théel 1886: 88, Lampert 1889: 816, Ludwig 1892: 350, Ludwig 1898: 53, Perrier 1905: 55, Vaney 1908: 295, Ekman 1923: 42, Ekman 1925: 139, Deichmann 1947: 347, Pawson 1968: 19, Pawson 1969: 130, Tommasi *et al.* 1988a: 2, Larrain 1995: 89, O'Loughlin *et al.* 2011: 267, Solís-Marín *et al.* 2013: 590.

*Lepidopsolus antarcticus*: Verrill 1867: 336.

Localidad tipo: Estrecho de Magallanes

Material analizado: Isla de los Estados, Tierra del Fuego, 54°45.2'S - 64°25.8'O: 5 ejemplares (MACN-In 22201-3). Isla Navarinos, Mission Cap Horn 1882-1885, dr. 177,

determinado R. Perrier; revisión Cherbonnier 1942: 1 ejemplar (NMNH Lab.A 689). 1 ejemplar (MLP 186).

Descripción: Cuerpo aplanado dorso-ventralmente, hasta 52.00 mm color blanco o castaño claro. Boca y ano dorsales, 5 valvas orales y anales presentes, triangulares hasta 3 cm<sup>2</sup>, valvas orales 6 a 10 veces más grandes que las anales. 10 tentáculos dendríticos, 2 ventrales más pequeños. Podios solo en la región ventral, dispuestos en tres bandas, 2 laterales con arreglo en zigzag y una central con podios solo en los extremos anterior y posterior, diámetro del disco de los podios 1,5 mm. Escamas dorsales de 6,5 mm sin verrugas, con 6-9 escamas entre la boca y el ano (fig. 4a, b). Anillo calcáreo simple, con muesca anterior, piezas radiales más grandes que interradales, relación largo-ancho 1,5 y 1,3 (fig. 4 c.). Canal anular debajo del anillo calcáreo, una vesícula de Poli del lado izquierdo, con forma tubular, un canal pétreo del mismo largo que las piezas radiales, un madreporito unido a la región dorsal, con forma de rulo. Árboles respiratorios, tronco izquierdo llega hasta el anillo calcáreo y es ligeramente mayor que el derecho. Gonada ocupando mitad del celoma, músculos retractores unidos a la muesca anterior, tres ventrales y dos unidos al mesenterio dorsal.

Osículos, placas hasta 7 orificios, típicamente hasta 5 orificios (85-160 μm), tentáculos y podios con barras perforadas (130-260 μm), placas terminales circulares con múltiples perforaciones (hasta 600 μm) (fig. 5 a., b.; 6 a., b., c.)

Comentarios: No se registró material de esta especie en lotes antárticos del MACN, no existe motivo para pensar que esta especie se halla en Antártida.

Distribución: Estrecho de Magallanes y aguas aledañas, incluyendo Isla de los Estados (modificado de Pawson 1969).

Distribución batimétrica: 35 - 310 m (Deichmann 1947)

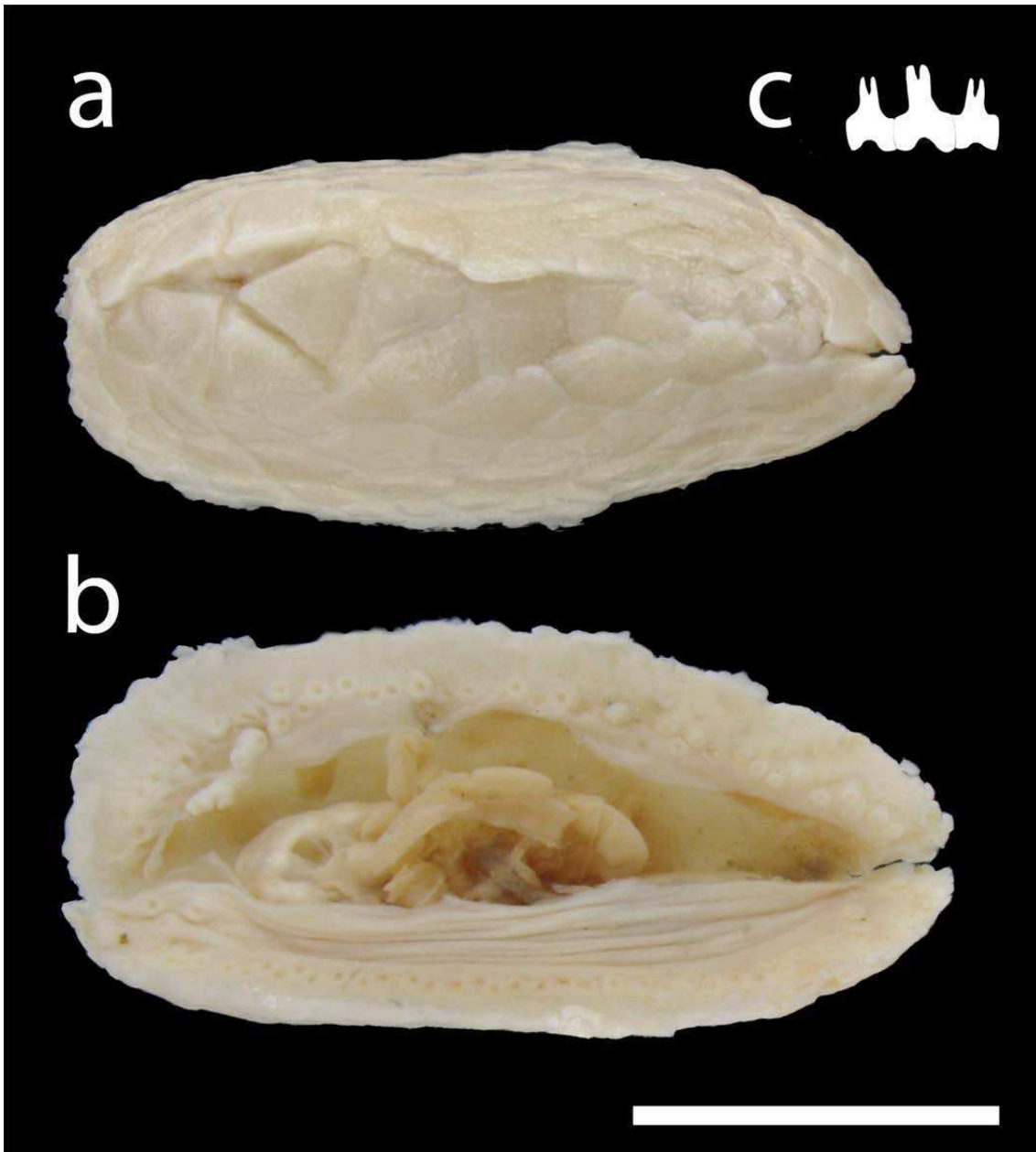


Figura 4. *Psolus antarcticus* de Isla de los Estados (MACN-In 22201-3). a. Vista dorsal. b. Vista ventral suela dañada permite ver órganos internos. c. Esquema del anillo calcáreo. Escala: 3 cm.

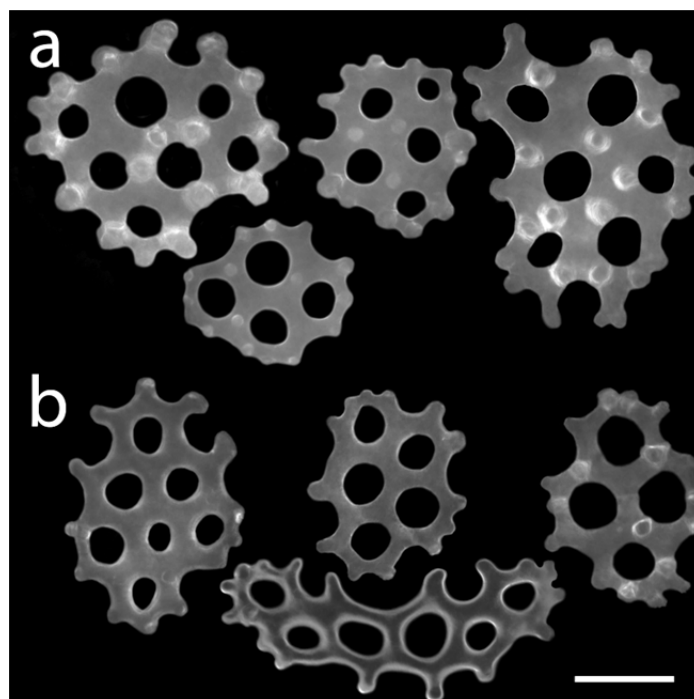


Figura 5. Imágenes de los oscúlos de *Psolus antarcticus* de Isla de los Estados. a. Tegumento. b. Podios. Escala: 50  $\mu\text{m}$ .

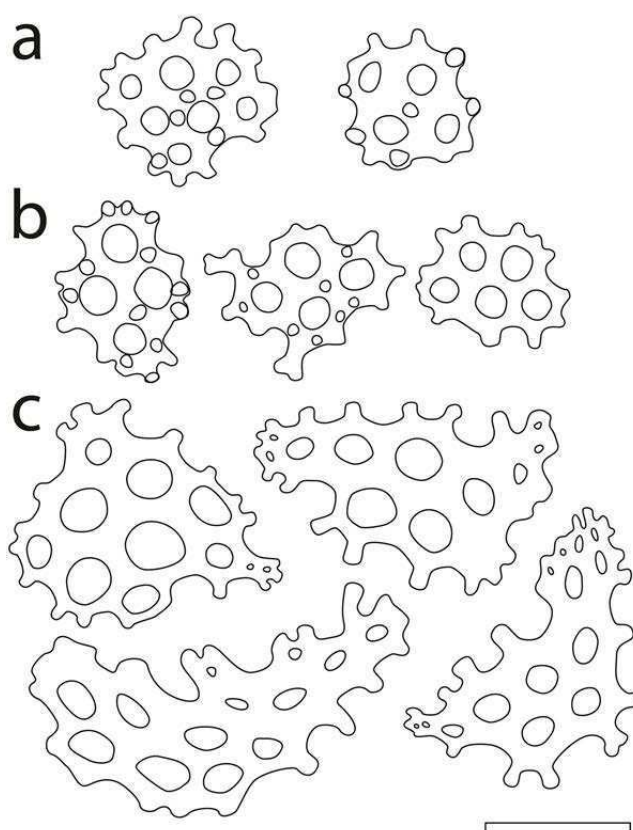


Figura 6. Esquemas de los oscúlos de *Psolus antarcticus* de Isla de los Estados. a. Tegumento. b. Podios. c. Tentáculos. Escala: 100  $\mu\text{m}$ .

***Psolus segregatus* Perrier, 1905**

*Psolus squamatus segregatus* Perrier 1905: 59, Ekman 1923: 13, Ekman 1925: 136, Deichmann 1941: 145, Deichmann 1947: 340, Solís-Marín *et al.* 2013: 590.

*Psolus segregatus*: Vaney 1907: 27.

*Psolus squamatus*: Ludwig 1898: 54, Pawson 1969: 129, Andrade 1986: 45, Tommasi *et al.* 1988a: 2, Larrain 1995: 89, de Moura Barboza *et al.* 2011: 97, Solís-Marín *et al.* 2013: 590, 648.

Localidad tipo: Cabo de Hornos

Material examinado: (Sintipo), Bahía Año Nuevo, Mission du Cape Horn 1882-1883, st. 128 rev. Chebonnier: 1 ejemplar (NHNM Lab 397). Estrecho de Magallanes, Cabo Foward, Chile: 3 ejemplares (USNM E 33634, 33635, 33632). Puerto Basin Hall, Isla de los Estados, Tierra del Fuego, 54° 46'S – 64°09'O, Noviembre 1939: 6 ejemplares (MACN-In: 22201).

Descripción: Cuerpo aplanado dorsoventralmente, de hasta 46,6 mm de color en vida naranja oscuro y fijado castaño claro. Escamas en relación al largo del cuerpo 1:8, con verrugas en la cara dorsal de la escama. 6-7 valvas con forma de triángulo isósceles de área similar a las escamas del cuerpo cubren la boca, 5 dientes entre las valvas, mismas estructuras y disposición en el ano pero con mitad del tamaño. 10 a 14 escamas entre la boca y el ano. Tentáculos 10 dendríticos de color blanco dos de ellos reducidos relación 1:5. Podios sólo en la región ventral dispuestos en los márgenes de la suela, tramos en zig-zag, doble hilera y en ejemplares pequeños también línea simple. Región media de la suela con hilera simple intermitente la cual puede faltar en algunos ejemplares. Los márgenes anterior y posterior poseen una doble hilera de podios. Presenta podios marginales por fuera. La suela es gruesa sólo en ejemplares de gran tamaño (fig. 7a., b.). Anillo calcáreo simple, piezas radiales levemente mayores que las interradales. Las mismas unidas en la base la cual es delgada en relación al resto de la pieza y presentan muesca anterior, mayor en las piezas radiales (fig. 7c.). Presenta una vesícula de Poli globular, canal pétreo corto suelto en el celoma y un madreporito con forma de dos riñones. Árboles respiratorios ocupando gran parte del cuerpo, gonadas ocupando toda la cavidad celómica en ejemplares maduros. Músculo retractor se ancla a la muesca anterior de las piezas radiales.

Osículos de la suela, placas de hasta 10 orificios con 2-3 proyecciones en los extremos de cada orificio (100  $\mu\text{m}$  - 150  $\mu\text{m}$ ). Podios con barras de entre 5-9 huecos (150  $\mu\text{m}$  - 220 $\mu\text{m}$ ). Tentáculos con barras curvas de 6-11 huecos (170  $\mu\text{m}$  – 270  $\mu\text{m}$ ) y rosetas (70  $\mu\text{m}$  - 100  $\mu\text{m}$ ) (fig. 8; 9 a. b. c.)

Distribución: Tierra del Fuego, Estrecho de Magallanes, Isla de los Estados y Cabo de Hornos (modificado de Pawson 1969)

Distribución batimétrica: 7-207 m (Ekman 1925).

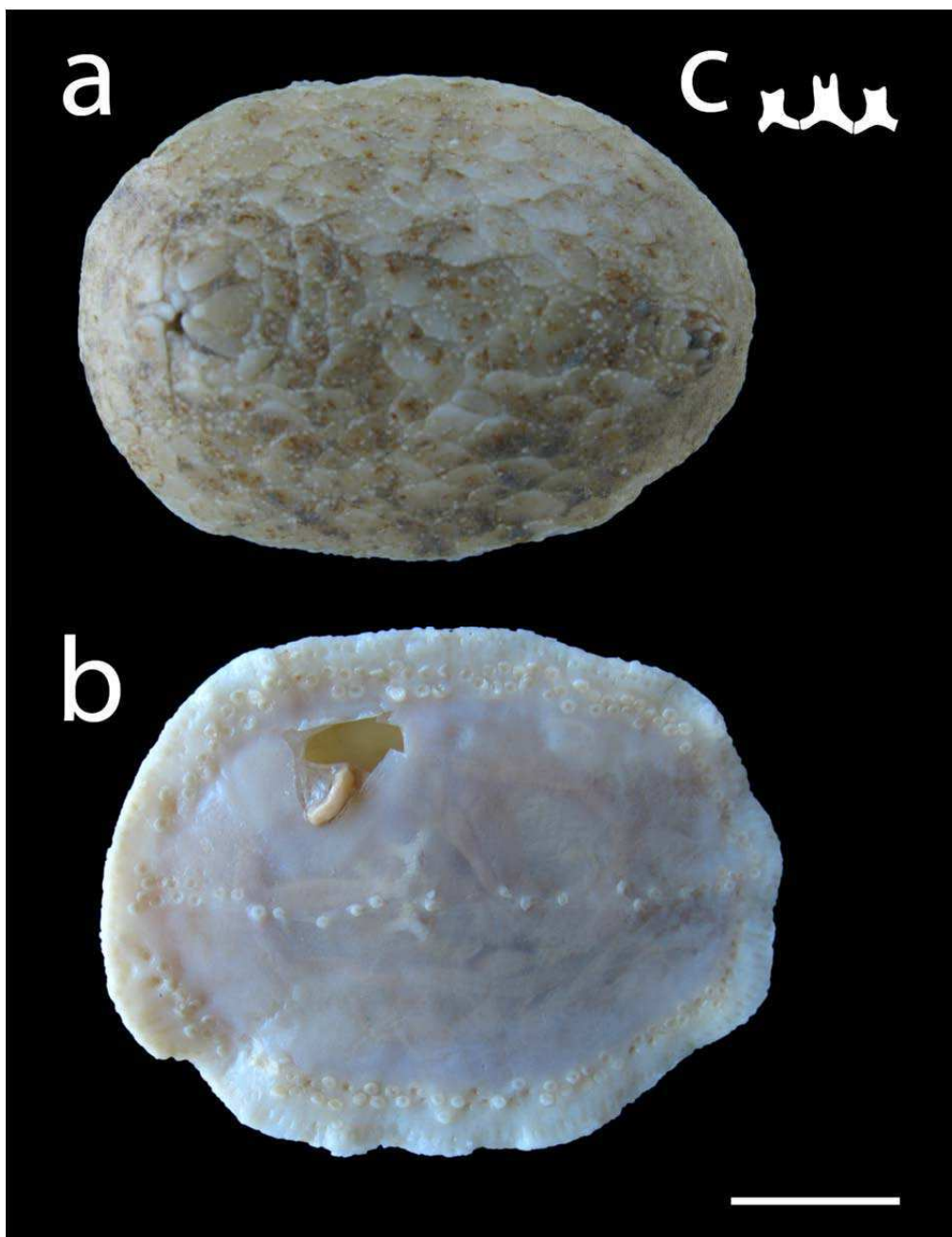


Figura 7. Ejemplar de *Psolus segregatus* de Isla de los Estados (MACN-In 22201). a. Dorsal. b. Ventral. c. Esquema del anillo calcáreo. Escala: 1 cm.



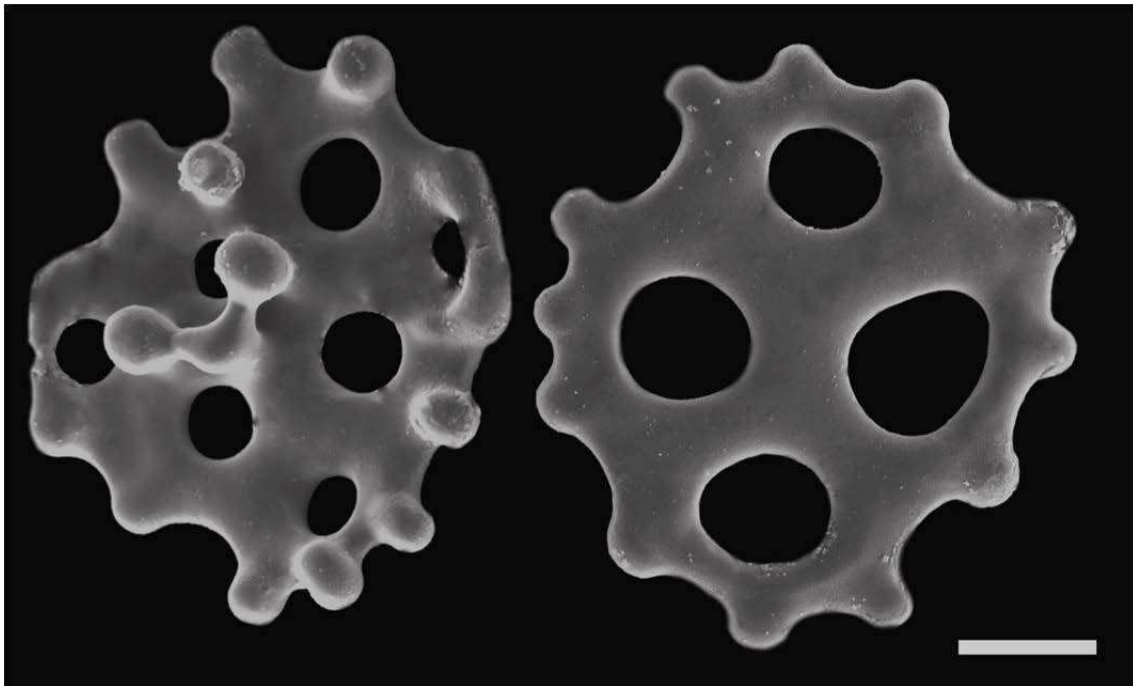


Figura 8. Imágenes de los osículos del tegumento de *Psolus segregatus* de Isla de los Estados. Escala: 20  $\mu\text{m}$ .

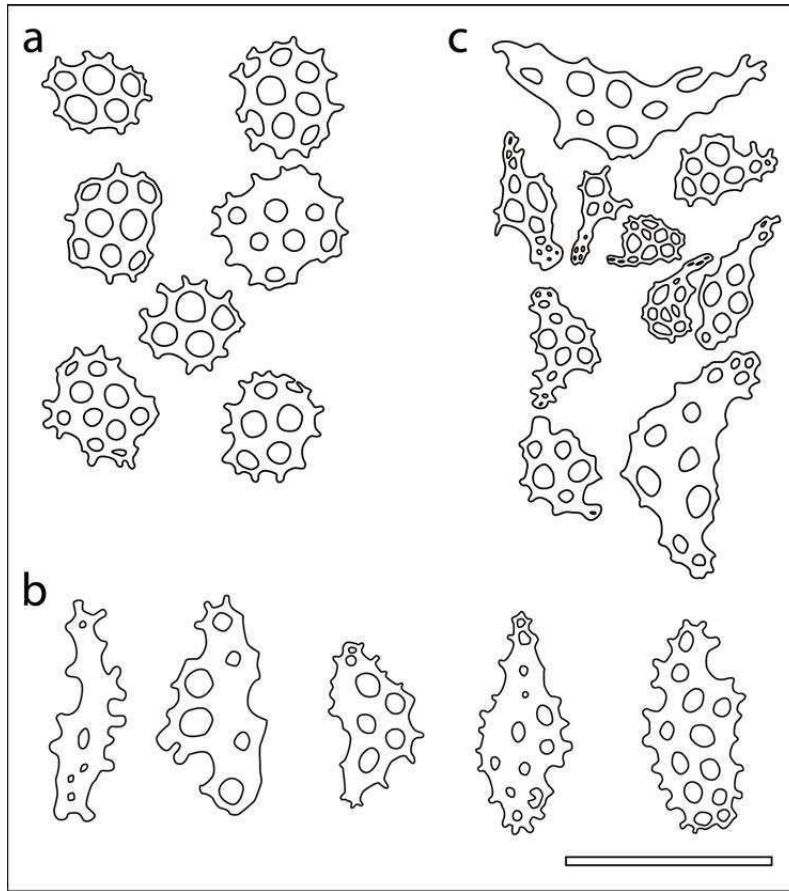


Figura 9. Esquemas de los osículos de *Psolus segregatus* de Isla de los Estados. a. Suela. b. Podios. c. Tentáculos. Escala: 200  $\mu$ m.

***Psolus patagonicus* Ekman, 1925**

*Psolus patagonicus* Ekman 1925: 140, Deichmann 1941: 145, Pawson 1964: 463, Pawson 1969: 129, Hernández 1981: 155, Larrain 1995: 89, Murray *et al.* 2001: 1, Giménez & Penchaszadeh 2010: 1, Martínez *et al.* 2011: 1, Brogger *et al.* 2013: 380, Solís-Marín *et al.* 2013: 590

*Psolus marcusii* Tommasi, 1971: 4

Localidad tipo: banco Patagónico 46° S 110 m.

Material examinado: Bahía Ensenada, Canal Beagle, Ushuaia, Tierra del Fuego, Febrero 2000, 3 m: 9 ejemplares. Isla Thomas, Canal Beagle, Tierra del Fuego, 13 marzo 2012, 54°53'S - 68°15'O, 8 m: 49 ejemplares. Baliza Iturieta, Canal de Beagle, Tierra del Fuego, 14 marzo 2012, 54°52'S - 68°13'O, 25 m: 10 ejemplares. Punta Oriental, Canal Beagle, Tierra del Fuego, 14 marzo 2012, 54°50'S - 68°15'O, 8 m: 11 ejemplares. Norte Isla H, Islas Bridges, Canal Beagle, Tierra del Fuego, 15 marzo 2012, 54°52'S - 68°14'O, 12 m: 2 ejemplares. Frente a Mar del Plata, Atlántico Sud Occidental, 17 agosto 2012, 37° 59'S - 55° 12'O, 308 m: 10 ejemplares. Canal Beagle, Tierra del Fuego, febrero 2010, 54°51'S - 68°29'O, intermareal: 11 ejemplares. Frente a Mar del Plata, 38°52'S - 56°20'O, 90 m: 6 ejemplares (MACN-In 16264). Frente a Mar del Plata, septiembre 1938, 38°31'S - 55°42'O, 109 m: 2 ejemplares (MACN-In 23362). Frente a Mar del Plata, 5 junio 1941, 39°28'S - 57°02'O, 90 m: 2 ejemplares (MACN-In 25125). Banco Reclutas, Frente a Mar del Plata, noviembre 1999, 39°24'S - 55°52'O, 100 m: 11 ejemplares (MACN-In 37574)

Descripción: Cuerpo aplanado dorso ventralmente, de hasta 23 mm, coloración en vida de naranja claro a blanco, fijado blanco. Boca y ano dorsales cubiertos por cinco valvas triangulares y alternadas por cinco dientes, las valvas y los dientes anales de menor tamaño. 5 a 8 escamas entre la boca y el ano (fig. 10 a., b.). Tentáculos solo observados en individuos vivos, 10 con ocho dendríticos y 2 menores con extremo bífido, relación 1:3. Todos blancos con puntos castaños dispersos a lo largo de los tentáculos. Podios sólo en la región ventral, dispuestos únicamente en los márgenes en hilera simple, hacia la región media la disposición resulta generalmente en zig-zag, ventosa de 0,35 mm de diámetro. Suela delgada que permite ver parte de los órganos internos. Anillo calcáreo simple, piezas radiales e interradales unidas en la base, pieza radial en el extremo más ancha con 2 lóbulos en la parte media de la pieza, extremo con perforación y muesca,

piezas interradales con terminación en punta (fig. 10 c.). Vesícula del poli una suelta en el celoma y un canal pétreo con un madreporito suelto en el celoma con forma de dos riñones. Árboles respiratorios se extienden más allá de la mitad del cuerpo, derecho de mayor tamaño. En temporada reproductiva las gonadas pueden llegar a ocupar gran parte de la cavidad celómica del individuo. Músculos retractores anclados al sector anterior de las piezas radiales.

Osículos de la suela, placas multiperforadas con bordes lobulados, principalmente las de 4 orificios con concavidad (70  $\mu\text{m}$  - 170  $\mu\text{m}$ ). Barras en tentáculos (70  $\mu\text{m}$  - 130  $\mu\text{m}$ ) y podios (150  $\mu\text{m}$  - 200  $\mu\text{m}$ ) y placa terminal de hasta 400  $\mu\text{m}$  (fig. 11; 12 a., b., c.)

Distribución: Desde Los Chonos en el Pacífico hasta aguas afuera frente a Mar del Plata.

Distribución batimétrica: 0-145 m (modificado de Pawson 1969 y Hernández 1981).

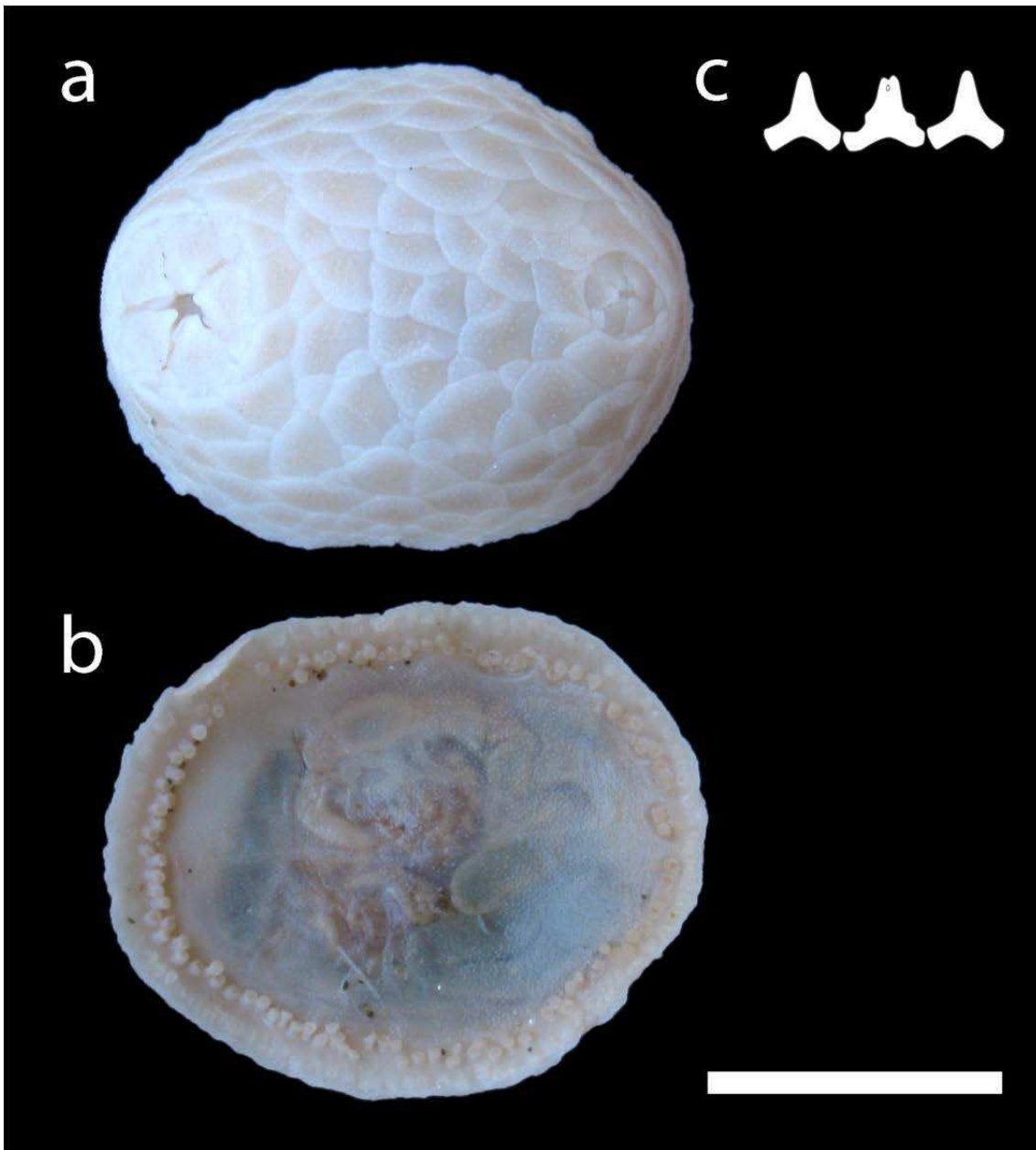


Figura 10. Ejemplar de *Psolus patagonicus* de frente a Mar del Plata. a. Dorsal. b. Ventral. c. Esquema del anillo calcáreo. Escala: 1 cm.

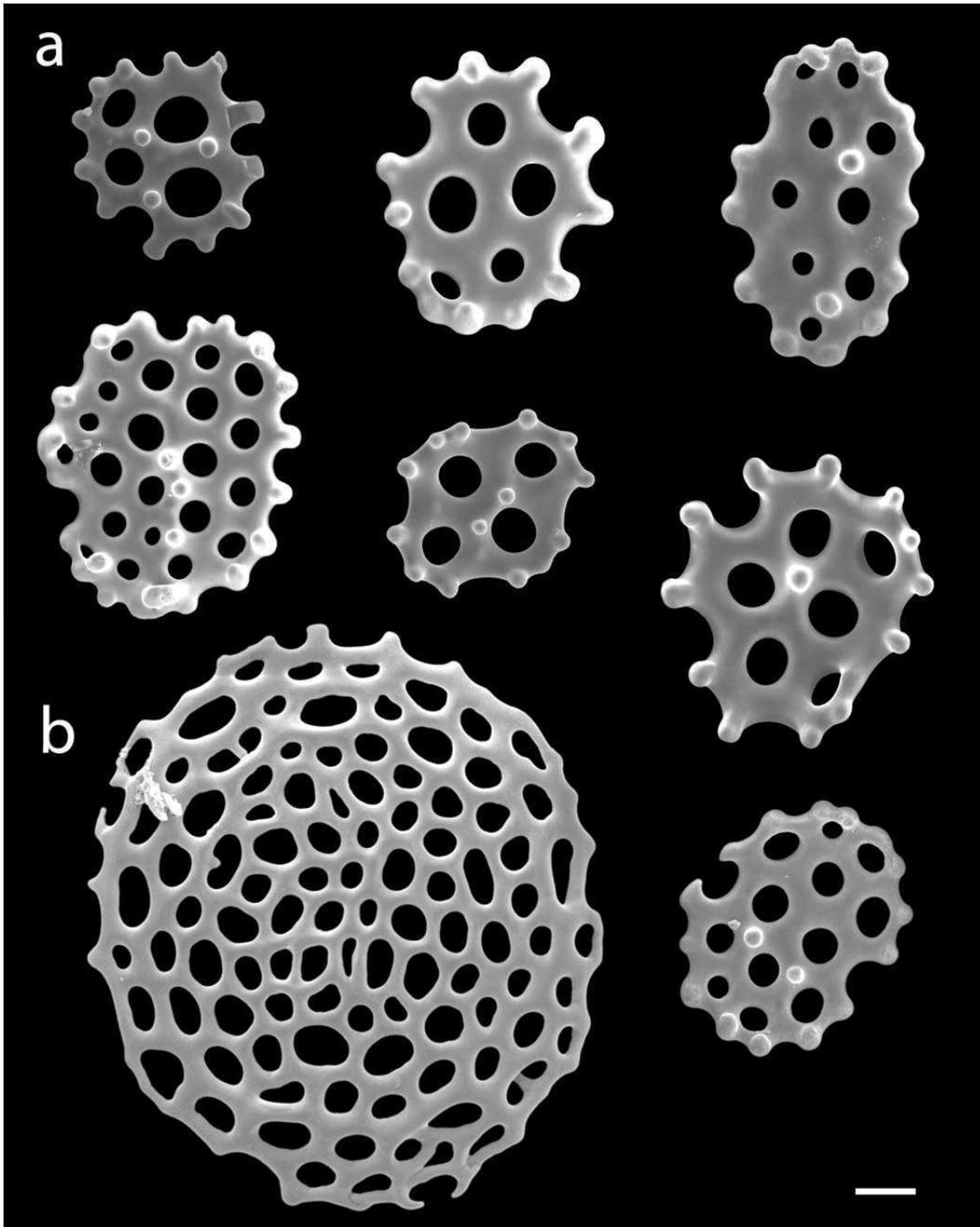


Figura 11. Imágenes de los osículos de *Psolus patagonicus*. a. Osículos del tegumento. b. Placa terminal del podio. Escala: 50  $\mu$ m.

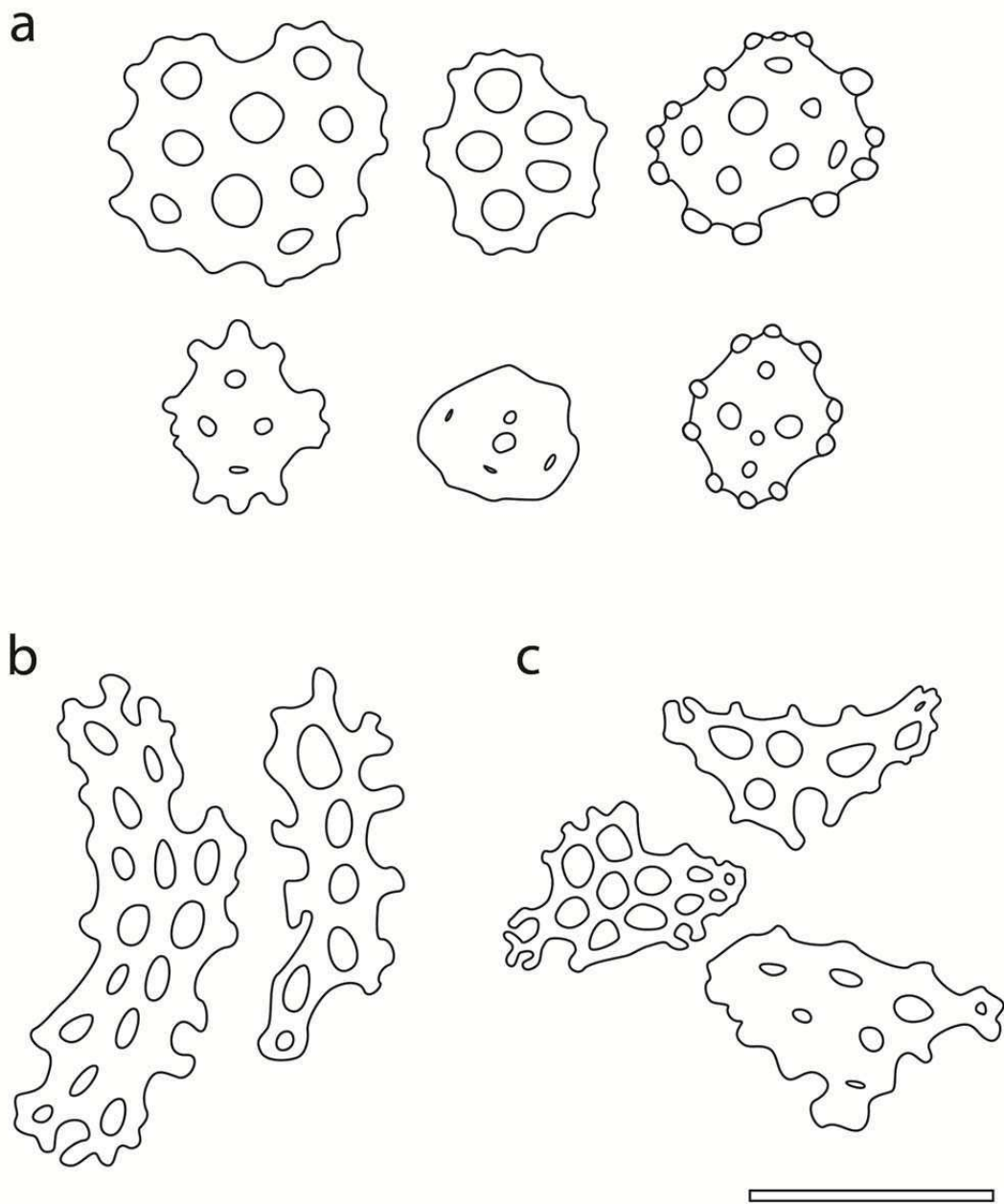


Figura 12. Esquemas de los osículos de *Psolus patagonicus*. a. Tegumento. b. Podios. c. Tentáculos. Escala: 100  $\mu$ m.

Género *Psolidium* Ludwig, 1887

Diagnosis: (modificada de O'Loughlin & Maric 2008) arqueados dorso-ventralmente. Cubierto dorsalmente por escamas irregulares, imbricadas. Valvas orales y anales más pequeñas que las escamas dorsales. Pueden presentar cono oral o anal. Podios dorsales y ventrales. Dorsales se extienden a través de las escamas, ventralmente dispuestos en tres ambulacros. Osículos con forma de placas, canastas, barras, copas con forma de cruz. Tentáculos con barras y placas perforadas.

Especie tipo: *Psolidium dorsipes* Ludwig, 1887

### ***Psolidium dorsipes* Ludwig, 1887**

*Psolidium dorsipes* Ludwig 1887: 9, Ludwig 1892: 349, Ludwig 1894: 135, Perrier 1904: 16, Perrier 1905:48, Ekman, 1925: 112, Deichmann 1941: 142, Deichmann 1947: 336, Hickman 1962: 60, Pawson 1964: 462, Pawson 1969: 123, Pawson & Valentine 1981: 450, Larrain 1995: 89, Lambert 1996: 27, O'Loughlin & Ahern, 2008: 25, O'Loughlin & Maric 2008:8, Brogger *et al.* 2013: 376, Solís-Marín *et al.* 2013: 589.

Localidad tipo: Punta Arenas, Estrecho de Magallanes, 30-50 m

Material examinado: Punta Peña, San Julián, Santa Cruz, 20 diciembre 2001, 49°18'S – 67°42'O, intermareal: 2 ejemplares. Restinga Norte, Monte León, Provincia de Santa Cruz, enero 2010, 50°19.29'S - 68°51.32'W, intermareal: 2 ejemplares. CAV VI B/O Puerto Deseado, 16 marzo 2011, 53°8'S - 65°31'O, 138 m: 2 ejemplares. Harberton, Canal de Beagle, Tierra del Fuego, 21 abril 1939, 54°54'S – 67°19'O, 25 m: 2 ejemplares (MACN-In 24004). Tierra del Fuego, 13 marzo 1941, 54°11'S – 64°21'O, 109 m: 4 ejemplares (MACN-In 24042). Mar Argentino, mayo 1939, 51°46'S - 68°45'O, 22 m: 1 ejemplar (MACN-In 23856).

Descripción: Cuerpo deprimido, dorsalmente cubierto por escamas, hasta 9,1 mm, color blanco. Boca y ano dorsal y cubiertos por más de 10 valvas. 15 - 17 escamas boca-ano, 10 tentáculos, podios distribuidos dorsalmente, uno o dos por escama, algunos individuos sin podios en las escamas marginales. Podios ventrales una hilera o zig-zag, podios marginales presentes (fig. 13 a. b.). Anillo calcáreo simple, piezas radiales e interradales conectadas en la base, ambas piezas del mismo largo, con muesca en la



pieza radial (fig. 13 c.). Canal pétreo corto, menor a 1 mm, madreporito curvado con una vuelta completa, vesícula de Poli alargada, extremo anterior, unido al anillo calcáreo. Arboles respiratorios con rama derecha ligeramente más larga, ambas ramas surgen de la parte anterior de la cloaca y unidas al mesenterio ventral y ramificadas hasta la mitad de cuerpo. Gonadas en dos ramas de múltiples tubos. Músculos retractores adheridos al extremo anterior de la muesca de la pieza radial. Cloaca cerca de la mitad de la parte posterior del celoma y 1/4 relativo al tamaño del cuerpo.

Osículos de la superficie dorsal por encima de las escamas, botones y placas perforadas con verrugas (120-146  $\mu\text{m}$ ), canastas con verrugas en los márgenes y en el centro (40-60  $\mu\text{m}$ ), mismos osículos en la zona ventral. Podios y tentáculos con barras perforadas (75-272  $\mu\text{m}$ ), tentáculos pueden presentar verrugas, barras mayores a 150  $\mu\text{m}$  solo en tentáculos (fig. 14 a., b., c.).

Comentarios: A pesar de lo descrito por Deichmann (1941), en la cual cita a esta especie en el Pacífico hasta Panamá y Golfo de California, esta especie posee distribución en Estrecho de Magallanes y zonas cercanas. En el Atlántico a partir de esta tesis su distribución norte es hasta Monte León, Provincia de Santa Cruz. El material descrito por Deichman (1941) presenta relojes de arena y dedales, común en otros miembros de la familia Psolidae pero no presente en *Psolidium*.

Distribución: Tierra del Fuego, Estrecho de Magallanes, hasta Monte León (Provincia de Santa Cruz) (50°19.29'S 68°51.32'O), Islas Malvinas (modificado de O'Loughlin & Ahern 2008).

Distribución batimétrica: 10-438 m (O'Loughlin & Ahern 2008).

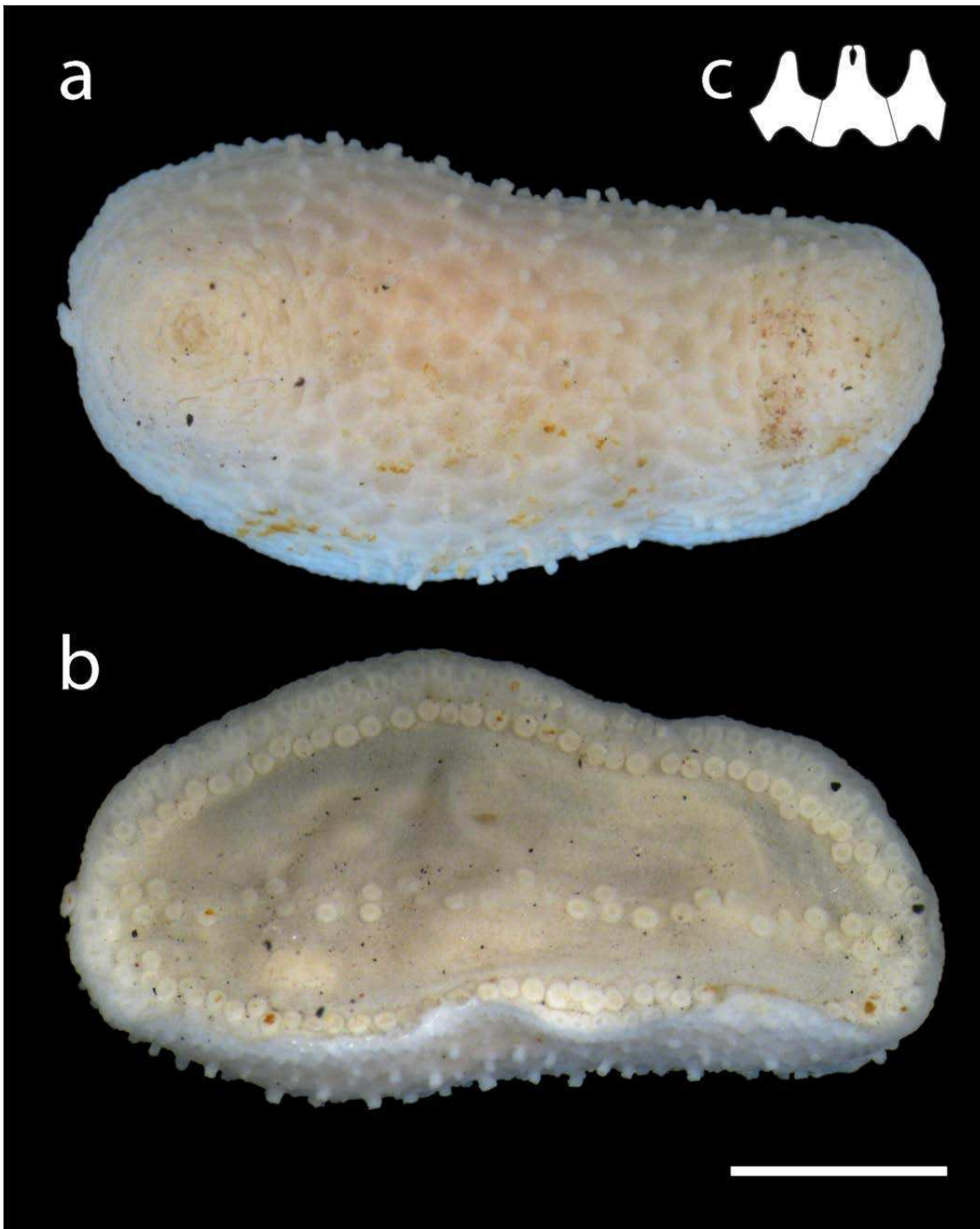


Figura 13. Ejemplar de *Psolidium dorsipes* de Tierra del Fuego (MACN 25042). a. Vista dorsal. b. Vista ventral. c. Esquema anillo calcáreo. Escala: 5 mm.

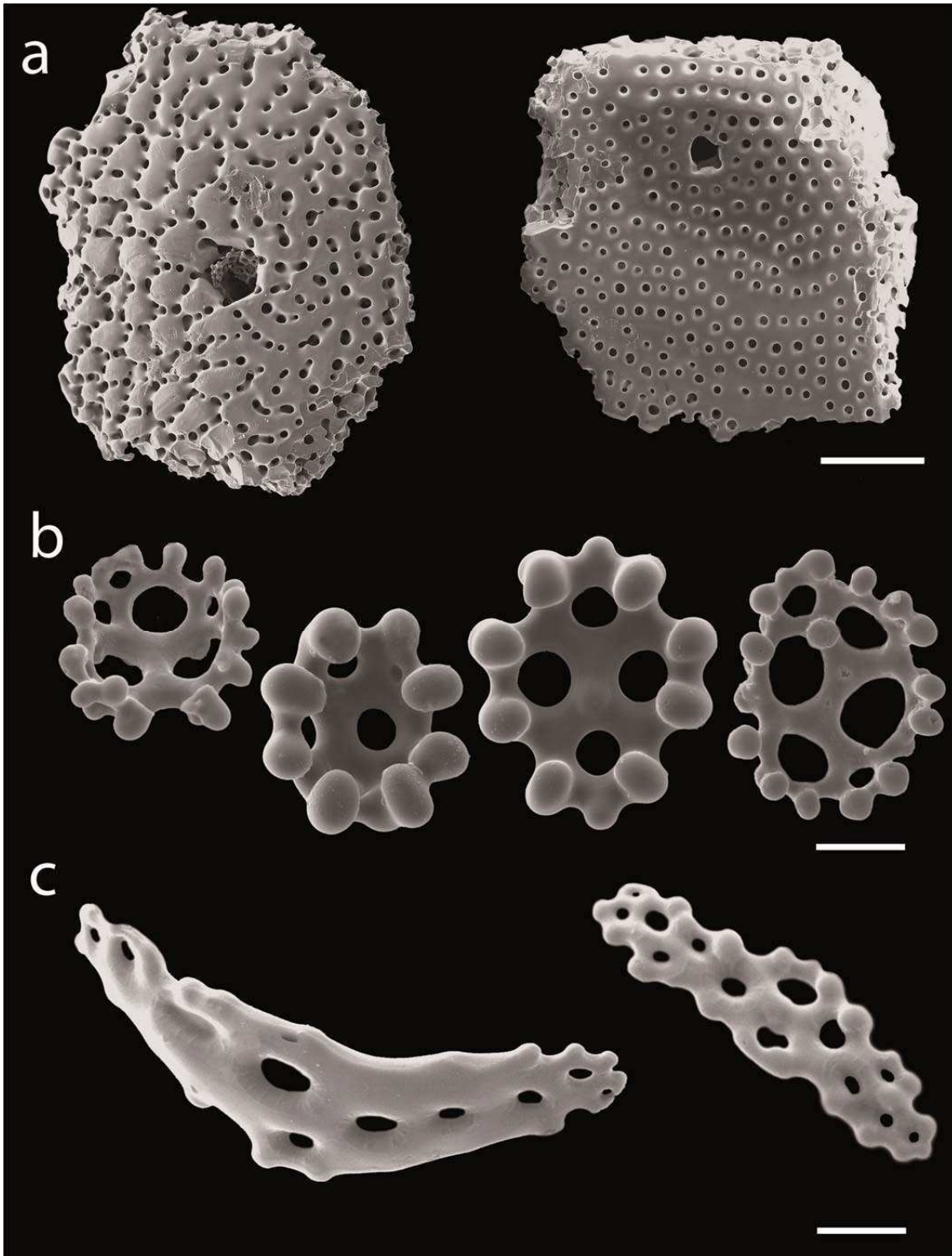


Figura 14. Imágenes de las escamas y de los osículos de *Psolidium dorsipes*. a. Escamas de la región ventral con orificio de salida del podio. b. Osículos de la suela. Escala a: 200 $\mu$ m; b: 20  $\mu$ m.

***Psolidium disciformis* (Théel, 1886)**

*Psolus disciformis* Théel 1886: 85

*Theelia disciformis*: Ludwig 1892: 350, Perrier 1902: 494.

*Theelia* (?*Psolidium*) *disciformis*: Ludwig 1894: 136, Ludwig 1898: 52.

*Psolidium disciformis*: Deichmann 1947: 337, Pawson 1964: 462, Pawson 1969: 123, Larrain 1995: 89, O'Loughlin & Ahern 2008: 24, Lambert 2009: 873. Solís-Marín *et al.* 2013: 589.

Localidad tipo: Estrecho de Magallanes, 52° 45' S – 73° 46' W, 245 fms (400 m)

Material examinado: Basil Hall, Isla de los Estados: 3 ejemplares (MACN-In 22201-1)

Descripción: cuerpo oval deprimido, hasta 25 mm, blanco. Boca y ano dorsales con hasta 10 valvas protegiendo el ano y la boca, ano ligeramente cónico más alto que la boca. Cerca de 26 escamas entre la boca y el ano, 10 tentáculos, podios en superficie dorsal, cerca de uno a dos por escama. Podios ventrales en el margen, una hilera o zigzag, línea media una hilera, diámetro 0.5 mm, podios marginales presentes (fig. 15 a., b.). Anillo calcáreo con piezas radiales e interradales de igual longitud y unidas en la base, piezas radiales con muesca anterior (fig. 15 c.). Vesícula de Poli tubular, papular con canal pétreo reducido, madreporito en rulo. Arboles respiratorios y gonada con desarrollo hasta la mitad del cuerpo. Músculos retractores unidos a muesca anterior.

Osículos de la suela, placas gruesas circulares con pequeños orificios o sin ellos, márgenes irregulares, diámetro 280 µm. Placas circulares de 260 µm. Botones con verrugas, con más de 10 perforaciones de hasta 300 µm también presentes en los podios (figs. 16; 17 a., b.).

Comentarios: el ano se encuentra al igual que en *Psolidium dorsipes*, más elevado. Individuos pequeños sin línea media. Como diferencia con *Psolidium dorsipes*, *P. disciformis* posee el anillo calcáreo con prolongaciones anteriores más largas y piezas radiales con relación ancho-largo cercana a 1. Los osículos son notablemente distintos, en *Psolidium disciformis* encontramos placas con perforaciones pequeñas, que en algunas placas pueden estar ausentes, otra característica es el espesor, el cual es mayor que en *Psolidium dorsipes*.

Distribución: Desde el Fiordo Comau hasta el Estrecho de Magallanes en el Pacífico e Isla de los Estados en el Atlántico (modificado de P. Lambert com. pers. en O'Loughlin & Ahern 2008).

Distribución batimétrica: 10 – 448 m (O'Loughlin & Ahern 2008).

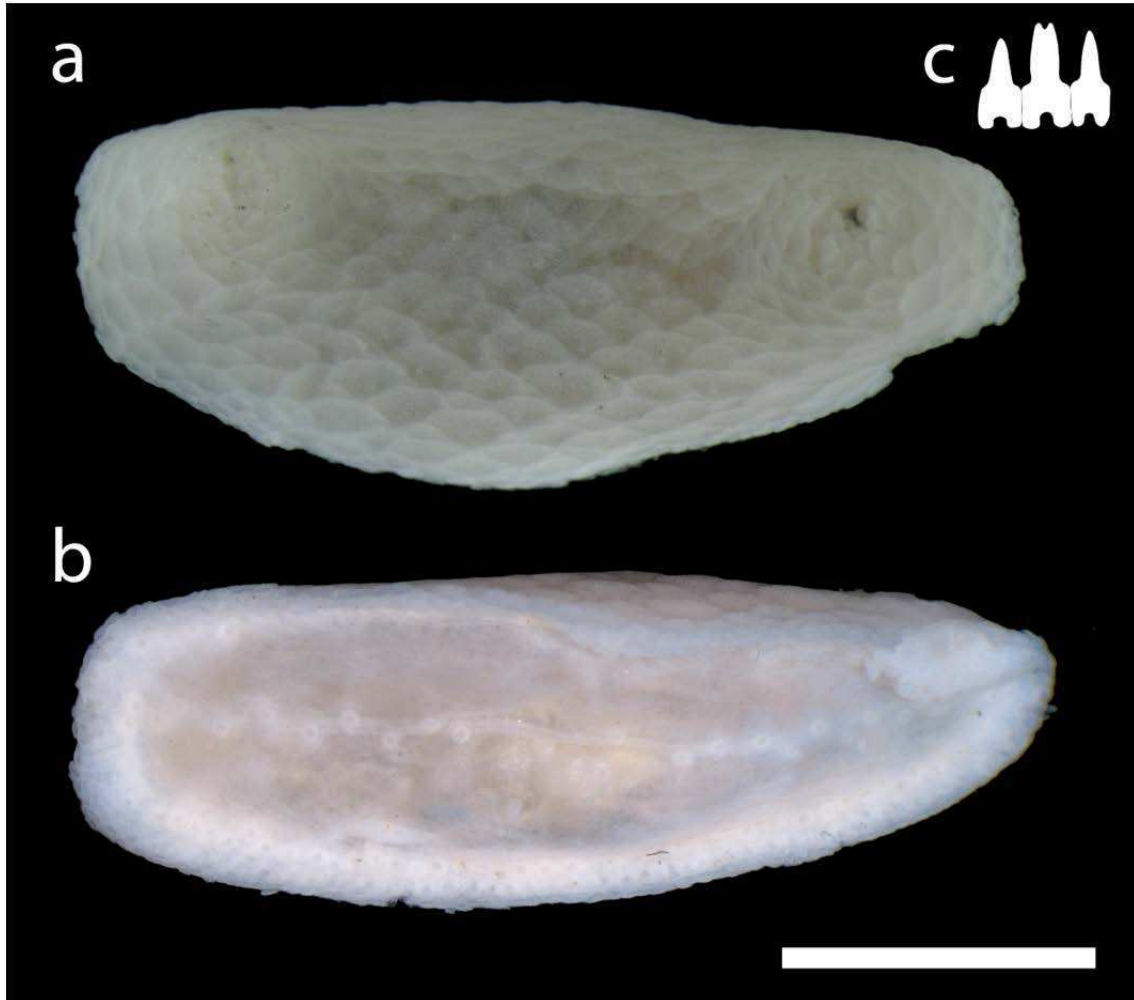


Figura 15. Ejemplar de *Psolidium disciformis* de Isla de los Estados. a. Vista dorsal. b. Vista ventral. c. Esquema del anillo calcáreo (MACN-In 22201-2). Escala: 5 mm.

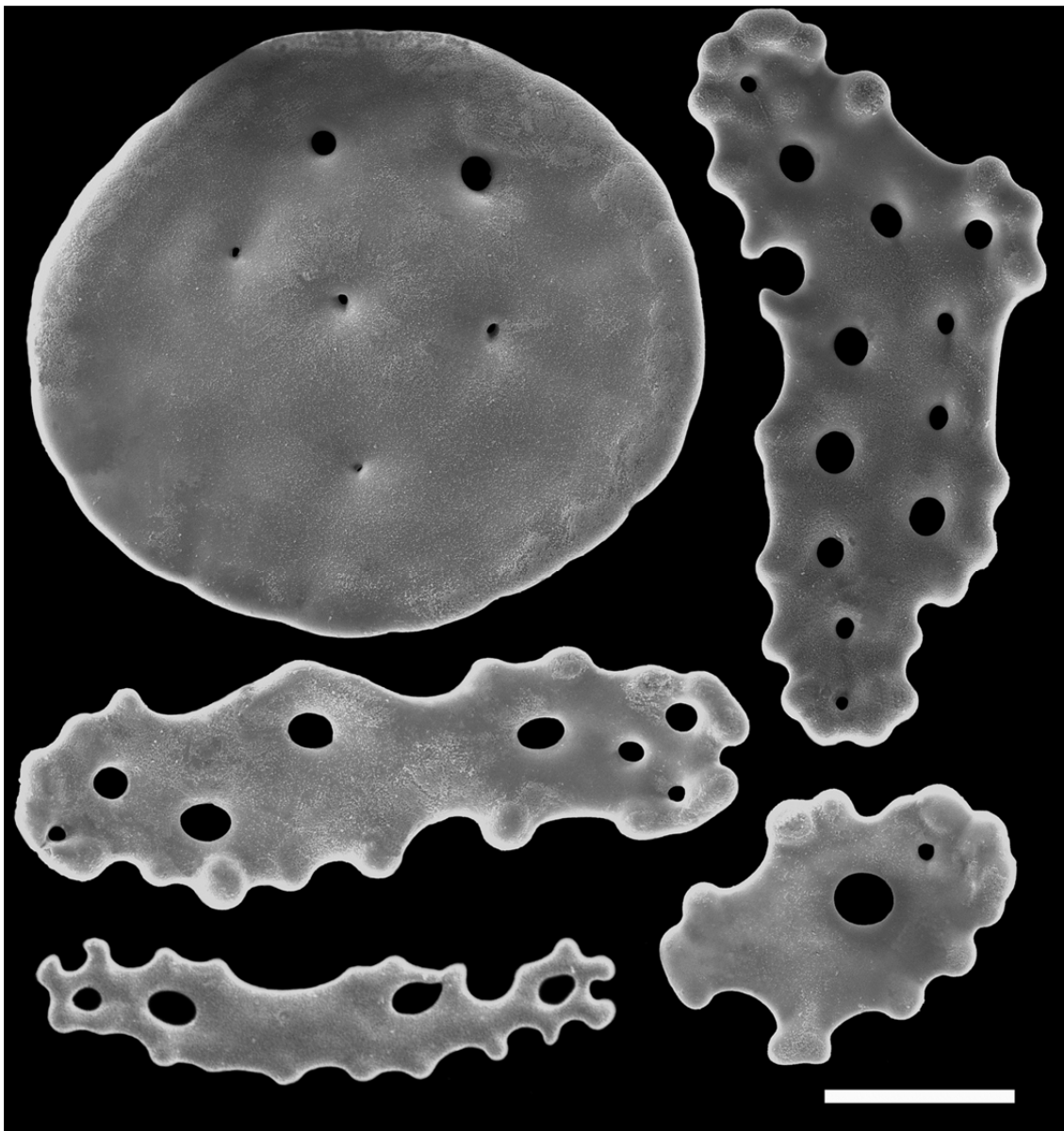


Figura 16. Imágenes de los osículos de la suela de *Psolidium disciformis*. Escala: 50  $\mu$ m.

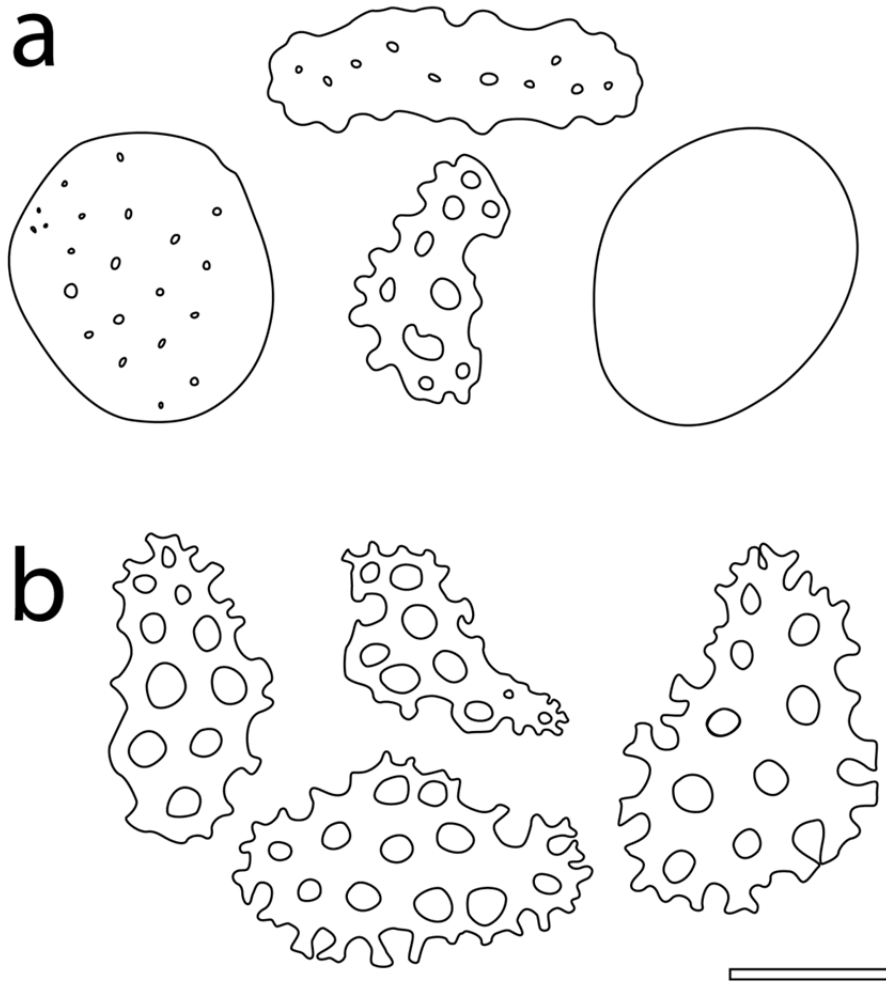


Figura 17. Esquemas de los osículos de *Psolidium disciformis* a. Placas de la suela con y sin perforaciones, botones de los podios. b. Tentáculos. Escala: 100  $\mu$ m.

## Discusión familia Psolidae

Las especies de la familia Psolidae poseen a diferencia de las otras familias dentro de la clase Holothuroidea, grandes diferencias en la morfología externa. Estas diferencias permiten diagnosticarlas sin conocer las formas de los osículos (Ekman 1923, 1925, Pawson 1969). Comparando las formas de los osículos, tanto de las especies de Argentina, como las que se encuentran en otras partes del mundo, no existen demasiadas diferencias, principalmente en el género *Psolus* (Ekman 1923).

En este sentido *Psolus squamatus* refleja esta confusión. Descrita por Müller (1776) como *Holothuria squamata* e incorporada al género *Psolus* por Düben y Koren (1846). *Psolus squamatus* originalmente fue descrita para Noruega, pero numerosos autores la han citado para las cercanías de Cabo de Hornos (Ludwig 1898, Pawson 1969, Larrain 1995). Perrier (1905) describe la especie *Psolus squamatus segregatus*, subespecie del Cabo de Hornos. Ekman (1923), estudia las formas de la especie del norte de Europa y las compara con los ejemplares de Cabo de Hornos, llegando a la conclusión que las diferencias que presentan no son suficientes para separarlas. Perrier (1905) y Ekman (1923) se basan en caracteres externos, como ser la forma de las valvas orales siendo triangulares y grandes y menor en número (6-7 valvas orales) en la entidad de Cabo de Hornos, mientras que la forma europea posee 10 no triangulares y de menor tamaño. El número de escamas entre la boca y el ano es también distinto, 9 para la especie de Europa, 10 para la especie de Cabo de Hornos.

Ludwig (1894) describe una nueva especie, *Psolus pauper* para el Pacífico mexicano. Deichmann (1941) en su estudio de las especies del Pacífico oriental identifica unos ejemplares como *Psolus squamatus*, y resuelve que se trata de la misma entidad que se distribuye en Cabo de Hornos indicando que la especie de Ludwig es un sinónimo de esta. Según lo descrito por Ludwig se observó que no posee podios en la línea media de la suela, característica que sí se observa en *Psolus segregatus*, la forma del cuerpo, en el caso de *P. pauper* es circular mientras que *P. segregatus* la relación largo/ancho es mayor a 1. Con 12 valvas orales *P. pauper*, presentó un valor mayor que *P. segregatus* con 7. Con todas las diferencias marcadas se determinó que *P. segregatus* es distinto a *P. squamatus* y a *P. pauper*. Desechando la subespecie y la sinonimia entre la especie de Cabo de Hornos y la especie del Pacífico central.



Localmente las 3 especies del género *Psolus* pueden distinguirse por las valvas orales como fuera observado también por Ekman (1925) y Pawson (1969). Con *P. antarcticus* con 5 valvas triangulares sin dientes entre ellas, *P. patagonicus* con 5 valvas triangulares y 5 dientes y *P. segregatus* con 6-7 valvas orales y 5 dientes entre ellas. Por otro lado las escamas en *P. antarcticus* presentan un tamaño mayor en relación al largo de los individuos, *P. patagonicus* posee 6 a 7 escamas entre la boca y el ano y *P. segregatus* presenta 10.

Esta falta de dientes en la región oral de especies de *Psolus*, llevó a Tommasi (1971) a discriminar dos entidades en la región frente a Mar del Plata, *Psolus patagonicus* Ekman, 1925 y *Psolus marcusii*. Pawson (1969) describe que en algunos ejemplares pequeños de *P. patagonicus* no hay dientes. Esto fue observado en algunos lotes examinados de tallas menores a 10 mm. Tommasi describe que su ejemplar de *Psolus marcusii* presenta una talla de 9 mm lo cual coincide en tamaño con la problemática planteada por Pawson. De esta manera la especie de Tommasi es un sinónimo de *Psolus patagonicus* y por antigüedad el sinónimo válido es el nombre de Ekman (1925).

Como fue observado, el número de escamas dorsales permite diferenciar las especies del género *Psolus*. Lambert (1996) describe una nueva especie de *Psolidium* del Pacífico norte, la cual compara con *Psolidium dorsipes* y otras especies de *Psolidium* de América. Este autor reporta 10 escamas entre la boca y el ano para *Psolidium dorsipes*, sin identificar la localidad del material examinado. Los ejemplares del Mar Argentino analizados tienen entre 15 y 17 escamas, es posible que en ejemplares más pequeños puedan observarse un menor número de escamas o algunas diferencias, como las observadas por Pawson (1964) para *Psolus patagonicus*. Los ejemplares examinados del Mar Argentino coinciden con los reportados por Ludwig (1894) y Ekman (1925). Por otro lado la localidad tipo de *P. dorsipes* es Punta Arenas (53°9'S - 70°55'O), la cual se encuentra cercana a Tierra del Fuego y Monte León (ver material analizado de *P. dorsipes*), indicando que los ejemplares aquí reportados son de la especie *P. dorsipes*.

Los osículos de *Psolidium disciformis* presentaron formas claramente diagnósticas y distintas de las otras especies del género y de la familia. Considerando

las escamas entre la boca y el ano, *Psolidium dorsipes* con 17 se diferencia de *Psolidium disciformis* con 26.

El comportamiento de incubación fue reportado para esta familia en *Psolus patagonicus* (Bernasconi 1941, Hernández 1981, Giménez & Penchaszadeh 2010). En el material analizado se encontraron incubantes, los cuales se presentan entre los meses de marzo a septiembre, como fuera reportado por Giménez & Penchaszadeh (2010). Además se encontraron ejemplares durante el mes de marzo con incubantes en la región de Tierra del Fuego. El comportamiento que fuera evidenciado para una población de profundidad frente a Mar del Plata (Giménez & Penchaszadeh 2010), también se desarrolla en la población de Tierra del Fuego.

Ludwig (1897) reporta incubación en *Psolus antarcticus* de Cabo de Hornos. Las tallas de hembras incubantes que se reportan para el trabajo de Ludwig (1897) son de 12,5 mm. Sin embargo, los ejemplares adultos de *P. antarcticus* son de tallas cercanas a los 40 mm. Las tallas observadas por Ludwig (1897) coinciden con las observadas en *P. patagonicus* para la zona de Tierra del Fuego y la cita de Ludwig es anterior a la descripción de *P. patagonicus* Ekman, 1925. Por lo tanto es probable que la especie observada por Ludwig (1897) fuese *P. patagonicus*.

Por otro lado O'Loughlin & Ahern (2008) reportan que *Psolidium dorsipes* presenta una forma osicular que indicaría incubación, sin aportar mayores datos en su publicación. Este comportamiento, no fue observado en el material analizado, lo cual es coincidente con lo reportado por otros autores (Ekman 1925, Deichmann 1947). Según los muestreos realizados en lo que respecta a la familia Psolidae, no se reportaron hábitos incubatorios además del observado para *Psolus patagonicus*.

## Sección 2 – Familia Cucumariidae

Familia **Cucumariidae** Ludwig, 1894

Diagnosis (modificada de Smirnov 2012): 10 tentáculos. Sin escamas dorsales. Podios pueden estar o no a lo largo de los radios o en todo el cuerpo. Anillo calcáreo sin prolongaciones posteriores y formando por piezas macizas. Osículos barras, botones y placas perforadas.

Género *Cladodactyla* Brandt, 1835

Diagnosis (modificada de Panning 1957): Pies ambulacrales restringidos a los radios, más conspicuos en la región ventral, dorsales reducidos. Osículos con forma de barras y placas perforadas.

Especie tipo: *Cladodactyla crocea* (Lesson, 1830)

### ***Cladodactyla crocea* (Lesson, 1830)**

*Cucumaria crocea* Lesson 1830: 153, Lampert 1885: 149, Ludwig 1898: 15, Vaney 1908: 296, Bell 1908: 2, Ekman 1925: 75

*Cucumaria crocea*: Deichmann 1947: 331 (lapsus calami)

*Cladodactyla crocea*: Panning 1940: 172, Panning 1949: 413, Panning 1957: 27, Pawson 1964: 456, Pawson 1969: 125, Tommasi 1974: 2, Hernández 1981: 160 Tommasi 1974: 2, Tommasi *et al.* 1988a: 2, Tommasi *et al.* 1988b: 5, O'Loughlin *et al.* 2009: 220, Solís-Marín *et al.* 2013: 587

*Cucumaria croceoides* Vaney 1908: 299

*Cucumaria crocea croceoides* Ekman 1925: 81

Localidad tipo: Bahía Soledad, Islas Malvinas.

Material examinado: Frente a Mar del Plata, 38°19'S - 56°59'O, 10 septiembre 2009, 66 m: 1 ejemplar. Frente a Mar del Plata, 38°51'S - 55°39'O, 11 septiembre 2009, 115 m: 95 ejemplares. Frente a Mar del Plata, 38°51'S - 55°35'O, 11 septiembre 2009, 145 m:

10 ejemplares. Frente a Mar del Plata, 39°06'S - 58°02'O, 12 septiembre 2009, 74 m: 2 ejemplares. Tierra del Fuego, 54°29'S - 64°57'O, 15 marzo 2011, 106 m: 1 ejemplar. , Tierra del Fuego, 53°10'S - 65°4'O, 16 marzo 2011, 136 m: 10 ejemplares. Tierra del Fuego, 51°32'S - 65°11'O, 16 marzo 2011, 138 m: 3 ejemplares. Frente a la Provincia de Buenos Aires, 39°55'S - 57°24'O, 27 marzo 2011, 97 m: 2 ejemplares. Frente a la Provincia de Buenos Aires, 39°53'S - 56°39'O, 27 marzo 2011, 96 m: 1 ejemplar. Tierra del Fuego, 53°36'S - 67°58'O, 8 marzo 2012, intermareal: 1 ejemplar. Frente a Mar del Plata, 37° 57'S - 55° 11'O, 10 agosto 2012, 291 m: 52 ejemplares. Frente a Mar del Plata, 38° 00'S - 55° 13'O, 10 agosto 2012, 250 m: 113 ejemplares. Frente a Mar del Plata, 37° 59'S - 55° 12'O, 17 agosto 2012, 308 m: 230 ejemplares. Frente a Provincia de Buenos Aires, 37°31'S - 56°23'O, 1932, 55m: 36 ejemplares (MACN-In 16185). Frente a Mar del Plata, 38°42'S - 56°23'O, 1914: 12 ejemplares (MACN-In 8610).

Descripción: Cuerpo cilíndrico, hasta 30,2 mm, color blanco, translucido fijado castañomarrón claro y blanco translucido, tentáculos e introverto blanco. Boca y ano terminales, 10 tentáculos con dos ventrales reducidos. Podios más desarrollados en región ventral, arreglo de podios en dos hileras y en zigzag, dorsalmente reducidos e invaginados en ciertos casos, con el mismo arreglo (fig. 18 a., b.). Anillo calcáreo poco calcificado, fino, diez piezas iguales, base de las piezas doble del alto (fig. 18 c.). Anillo anular debajo del anillo calcáreo, vesícula de Poli ventral, canal pétreo unido al costado izquierdo del anillo, madreporito con forma de rulo. Arboles respiratorios, tronco derecho desarrollado hasta la mitad del cuerpo, tronco izquierdo hasta 1/3 del cuerpo, ramificaciones hasta 10 de la mitad del tamaño. Gonadas de múltiples tubos que llenan el celoma, gónada y gonoducto unidos a 1/3 del mesenterio derecho dorsal. Cinco músculos retractores unidos a la muesca anterior de las piezas radiales y conectadas a las bandas longitudinales a 1/3 desde el extremo anterior.

Osículos del tegumento, barras rectas y curvas con ápice central, perforaciones en extremos con hasta 7 perforaciones y algunas, principalmente las curvas, también en región central de la barra (130  $\mu$ m - 290  $\mu$ m). Tentáculos también barras con hasta 10 perforaciones (86  $\mu$ m - 233  $\mu$ m) y barras curvas con ápice central, perforaciones tanto en el ápice como en los extremos (130  $\mu$ m - 200  $\mu$ m). Introverto con barras rectas y curvas con ápice central, hasta 3 perforaciones en los extremos (100  $\mu$ m - 160  $\mu$ m) (fig. 19; 20 a., b.).

Observaciones: Entre los ejemplares de agosto de 2012 se encontraron 10 hembras incubantes. En dichas hembras las dos franjas ambulacrales de podios dorsales se unen entre sí, generando un tubo dentro del cual se encontraron los incubantes. Las hembras con incubantes se encontraron sólo en agosto, esto explica porqué hay pocas menciones de este comportamiento. Deichmann (1947) reporta como profundidad máxima 3800 m, valor dudoso. Por el ello se asignó la profundidad máxima alcanzada en el material coleccionado en esta tesis de 308 m.

Distribución: Desde aguas afuera de Mar del Plata hasta Tierra del Fuego, Islas Malvinas, banco Burdwood / Namuncurá y sur de Chile.

Distribución batimétrica: intermareal hasta 308 m (modificado de Deichmann 1947).

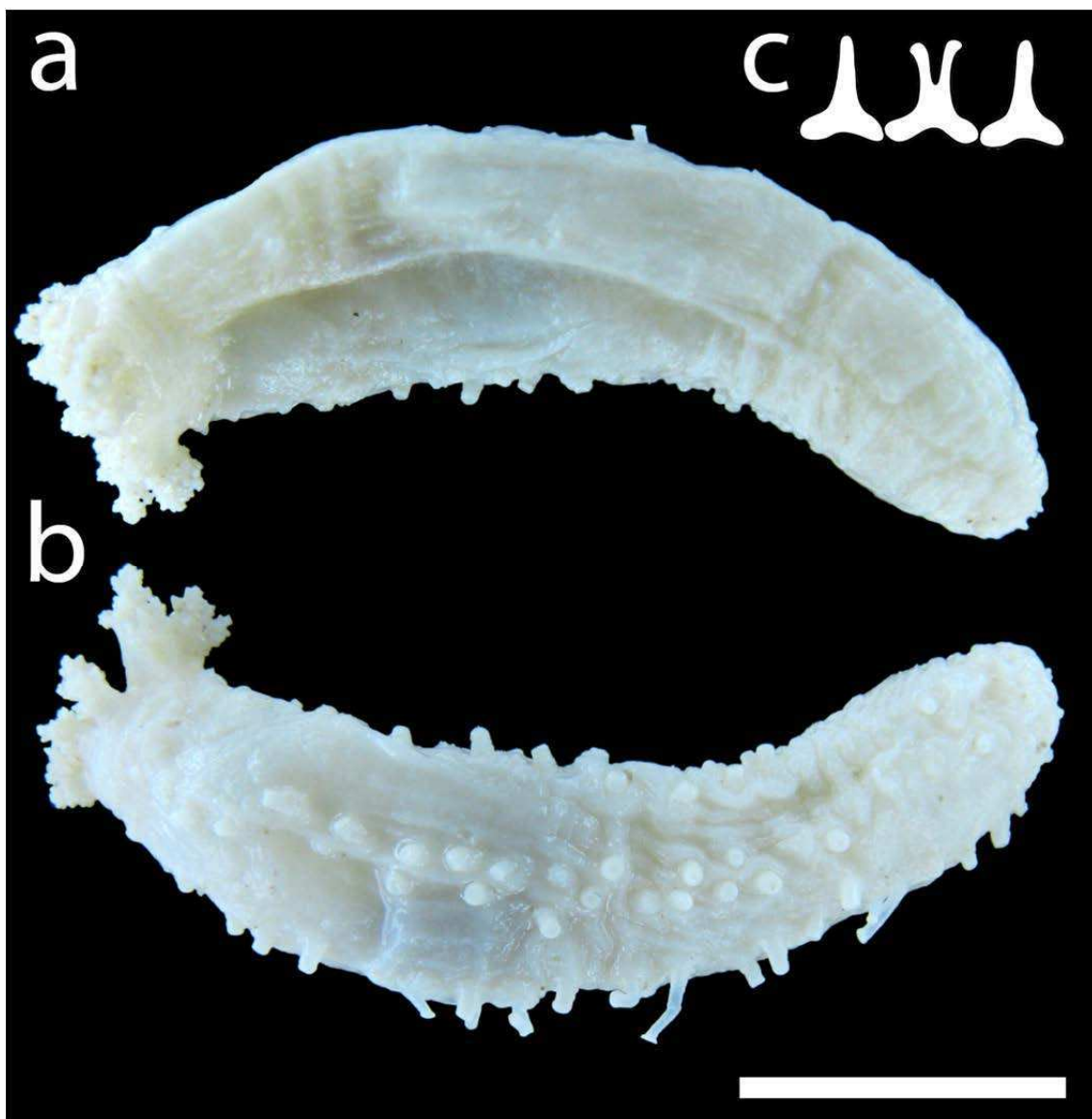


Figura 18. Ejemplar de *Cladodactyla crocea* de aguas afuera de Mar del Plata. a. Vista dorsal. b. Vista Ventral. c. Esquema del anillo calcáreo. Escala: 1 cm.

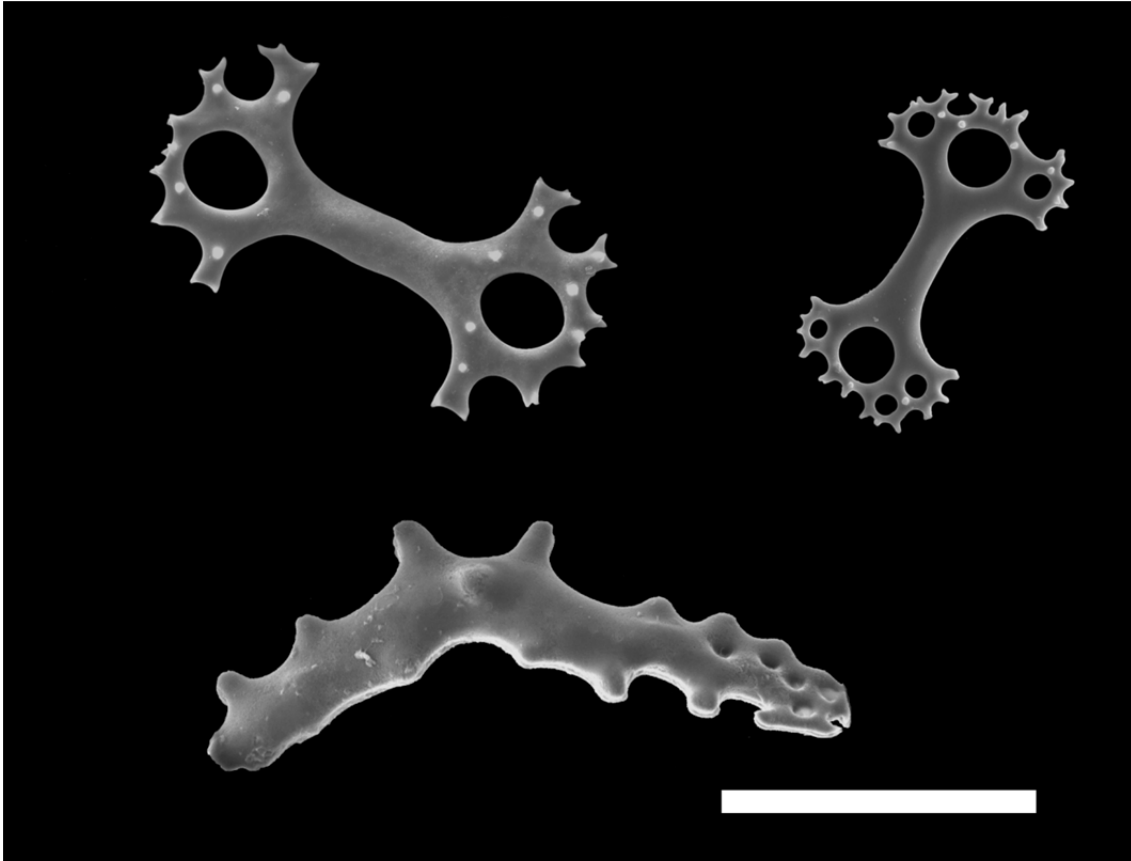


Figura 19. Imágenes de los osículos con forma de barra y barra curva de la pared del cuerpo de *Cladodactyla crocea*. Escala: 100  $\mu\text{m}$ .

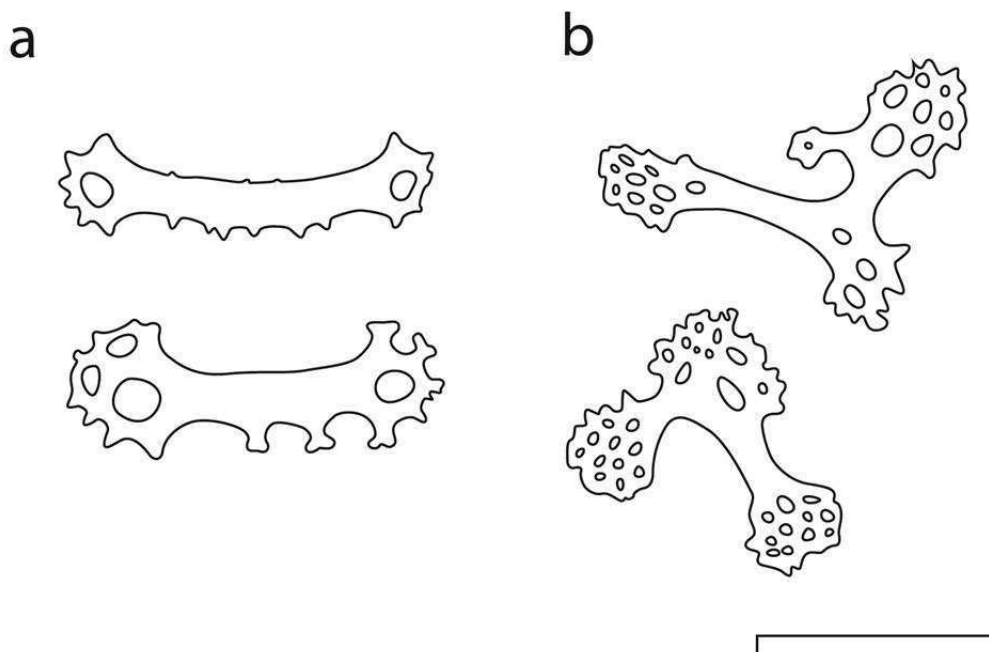


Figura 20. Esquema de los osículos de *Cladodactyla crocea*. a. Barras de los podios b. Barras de los tentáculos. Escala: 100  $\mu\text{m}$ .

Género *Trachythyone* Studer, 1876

Diagnosis (modificada de Panning 1962): Cuerpo en forma de U. Boca sin valvas. Pies ambulacrales generalmente en los radios aunque puede estar presente en interradios. Tegumento con osículos en forma de placas que pueden estar perforadas, canastas y barras.

Especie tipo: *Trachythyone muricata* Studer, 1876

### ***Trachythyone parva* (Ludwig, 1874)**

*Cucumaria parva* Ludwig 1874: 7, Ludwig 1898: 14, Perrier 1905: 29, Ekman 1925: 92

*Trachythyone muricata* Studer 1876: 453

*Semperia parva*: Lampert 1885: 152, Ludwig 1887: 19

*Thyone parva*: Théel 1886: 69

*Trachythyone parva*: Panning 1949: 428, Panning 1962: 162, Tommasi 1974: 4, Hernández 1982: 255, Brogger *et al.* 2013: 380, Solís-Marín *et al.* 2013: 647

Localidad tipo: Chile

Material examinado: frente a la Provincia de Santa Cruz, 51°32'S - 65°11'O, 16 marzo 2011, 138 m: 2 individuos. Tierra del Fuego: 1 individuo (MACN-In 18788).

Descripción: Cuerpo en U, con región posterior aguzada, transversalmente pentagonal hasta 33,2 mm de largo, color blanco, boca y ano terminal, collar presente entre tentáculos y cuerpo. 10 tentáculos con 2 ventrales reducidos y dendríticos. 5 papilas rodeando el ano, en el cuerpo podios distribuidos por toda la región dorsal, ventralmente en los radios, con arreglo en 2 hileras radio medio también en zig-zag, pared del cuerpo rígida (fig. 21 a., b., c.). Anillo calcáreo simple, piezas no fusionadas, radiales e interradales con ligera unión en la región media de la pieza (fig. 21 d.). Un madreporito globular, canal pétreo bifurcado dorsal, unido al tubo digestivo y al mesenterio dorsal. Una vesícula de Poli ventral izquierda forma de pera. Árbol respiratorio, ramas de igual tamaño, llegan hasta la mitad del cuerpo. Gónada con múltiples ramas ocupan todo el celoma, gonoducto largo, unido al mesenterio dorsal y al tubo digestivo cerca del tercio anterior del cuerpo. Músculos retractores del mismo ancho de las bandas longitudinales



1mm. Se insertan en el valle de la cara externa, cerca de  $2/3$  de la porción anterior de la pieza radial. La unión con el músculo longitudinal se da en el ecuador del cuerpo.

Osículos de la pared del cuerpo con forma de botón alargado (160  $\mu\text{m}$  - 300  $\mu\text{m}$ ), canastas (30  $\mu\text{m}$  - 60  $\mu\text{m}$ ), podios con barras curvas (50  $\mu\text{m}$  - 150  $\mu\text{m}$ ) y placa terminal (hasta 300  $\mu\text{m}$ ) pueden encontrarse canastas en la base. Tentáculos barras curvas perforadas (80  $\mu\text{m}$  - 210  $\mu\text{m}$ ), introvertos con botones alargados (100  $\mu\text{m}$  - 150  $\mu\text{m}$ ).

Observaciones: se encontraron 5 individuos a una profundidad de 1000 m frente a Mar del Plata, morfológicamente no se encontraron variaciones. Sin embargo, esta profundidad amplía enormemente la distribución batimétrica de esta especie, antes reportada hasta los 180 metros. Para confirmar esta identificación serían necesarios estudios moleculares.

Distribución: Tierra del Fuego, Islas Malvinas hasta 38°S (Hernández 1982).

Distribución batimétrica: hasta 180 m (Hernández 1982).

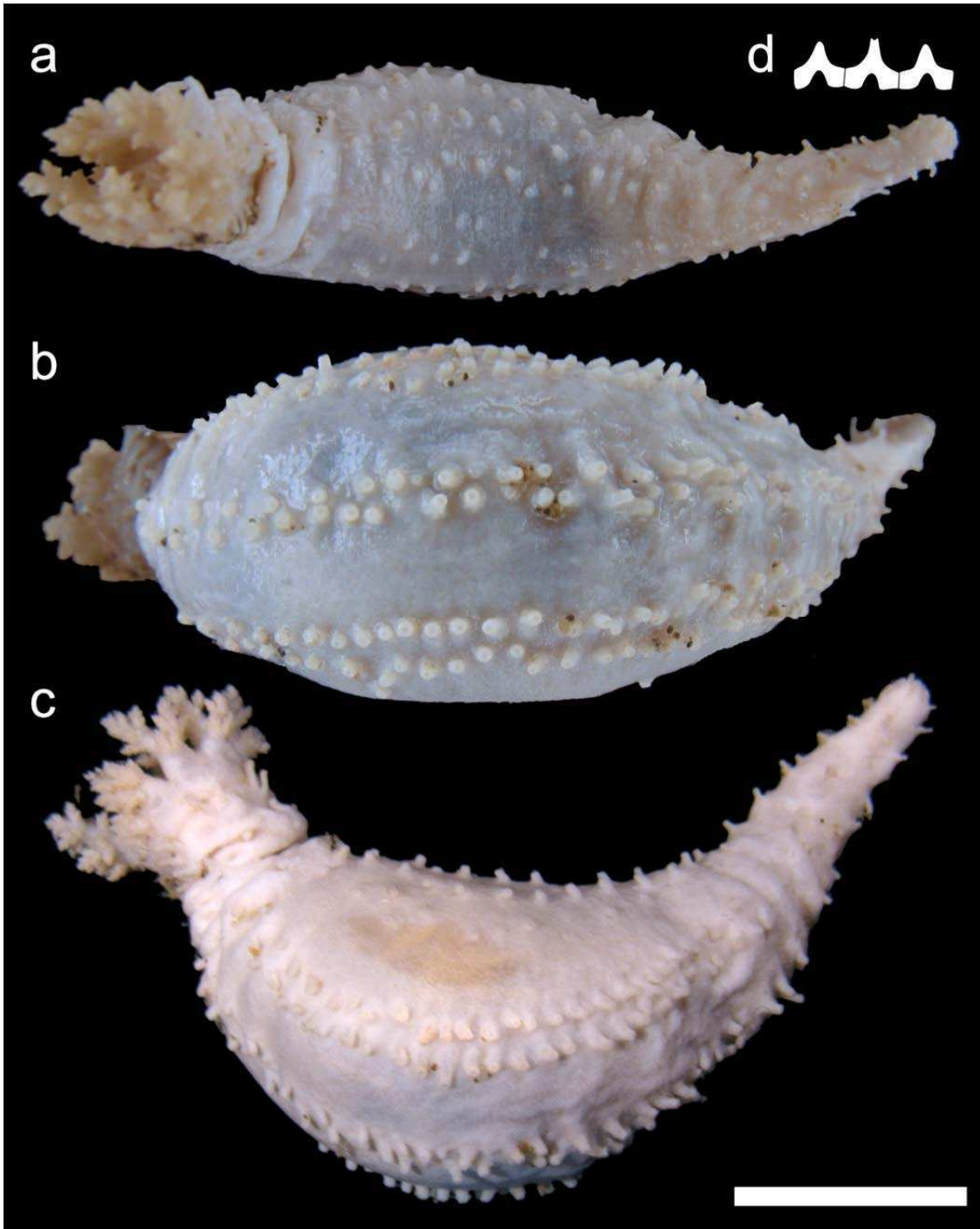


Figura 21. Ejemplar de *Trachythione parva* de frente a Tierra del Fuego. a. Vista dorsal. b. Vista ventral. c. Vista lateral. d. Anillo calcáreo. Escala: 1 cm.

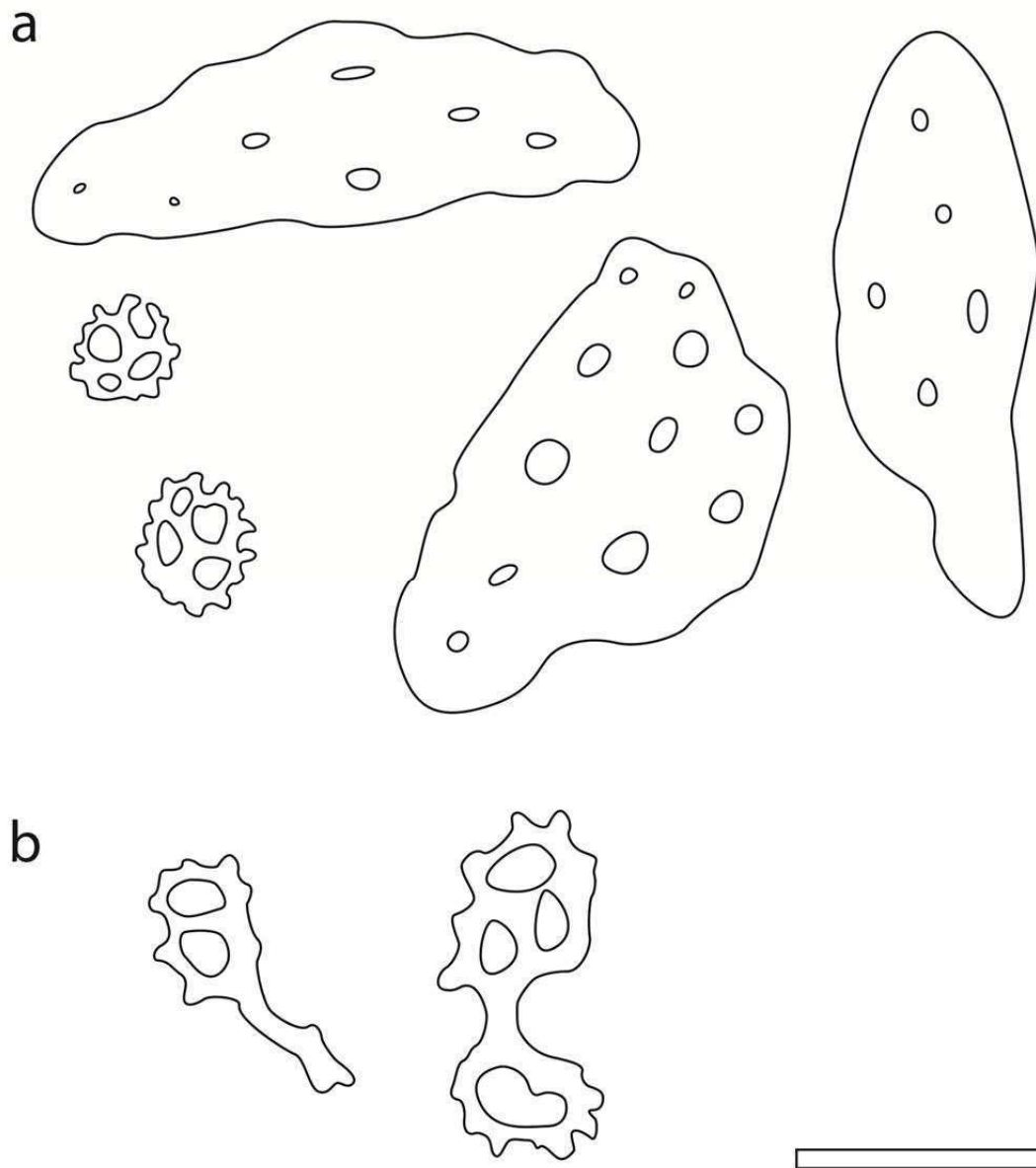


Figura 22. Esquemas de los osículos de *Trachythyone parva*. a. Tegumento. b. Podios. Escala: 100  $\mu$ m.

***Trachythyone lechleri* (Lampert, 1885)**

*Thyone lechleri* Lampert 1885: 253, Ludwig 1898: 144, Ekman 1925: 101

*Trachythyone lechleri*: Panning 1949: 426, Panning 1962: 168, Tommasi 1974: 4, Hernández 1982: 256, Brogger *et al.* 2013: 380, Solís-Marín *et al.* 2013: 588.

Localidad tipo: Estrecho de Magallanes.

Material examinado: Islas Bridges, baliza Capitán Iturrieta, Canal de Beagle, Tierra del Fuego, 54°53'S - 68°13'O, 28 diciembre 2010, 10m: 1 individuo.

Descripción: Cuerpo cilíndrico, curvado dorsalmente, largo máximo 102 mm, 33 mm de ancho, color marrón, tentáculos en vida naranja claro, fijado castaño claro, boca y ano terminales. Tentáculos 10, con múltiples ramificaciones, dos ventrales reducidos a la mitad. Podios distribuidos en todo el cuerpo, ventrales más grandes que dorsales, papilas rodeando el ano. Cuerpo grueso, duro y rugoso. Anillo calcáreo ubicado en la mitad del cuerpo, relación largo-ancho 2:1, piezas interradales 2/3 de las radiales. Una vesícula de Poli tubular, ventral, largo doble al de la piezas radiales, madreporito dorsal, unido al mesenterio dorsal, canal pétreo uno, igual largo que las piezas radiales. Árbol respiratorio formado por dos troncos con múltiples ramificaciones que alcanzan por el mesenterio lateral, la región anterior. Gonadas con múltiples ramificaciones, en todo el celoma, gonoducto unido al mesenterio dorsal, la conexión con las gónadas en la mitad del cuerpo, por encima del anillo calcáreo. Cinco músculos retractores, grandes y duros, del mismo tamaño del anillo calcáreo, unidos a la región anterior de las piezas radiales, al músculo longitudinal, unido en la región media, músculos retractores y longitudinales de igual tamaño y como 2 bandas.

Osículos de la pared del cuerpo, canastas perforadas (40  $\mu\text{m}$  - 60  $\mu\text{m}$ ), botones circulares con 3 perforaciones (70  $\mu\text{m}$  - 200  $\mu\text{m}$ ) pueden encontrarse algunos botones alargados (170  $\mu\text{m}$ ). Podios y base de los podios con botones circulares, hasta 3 perforaciones centrales (100  $\mu\text{m}$  - 140  $\mu\text{m}$ ) y otros alargados, hasta 10 perforaciones a lo largo del botón (160  $\mu\text{m}$  - 190  $\mu\text{m}$ ), barras curvas, hasta 10 perforaciones (160  $\mu\text{m}$  - 260  $\mu\text{m}$ ) y placa terminal de los podios de hasta 400  $\mu\text{m}$ . Tentáculos con barras curvas (50  $\mu\text{m}$  - 150  $\mu\text{m}$ ).

Observaciones: Especie típicamente de fondos arenosos y con numerosos registros en Tierra del Fuego (Hernández 1982), su cuerpo de algo más de 10 cm la hace la especie de mayor tamaño en el submareal somero argentino.

Distribución: Estrecho de Magallanes y Tierra del Fuego (Pawson 1964).

Distribución batimétrica: hasta 30 metros (Hernández 1982).

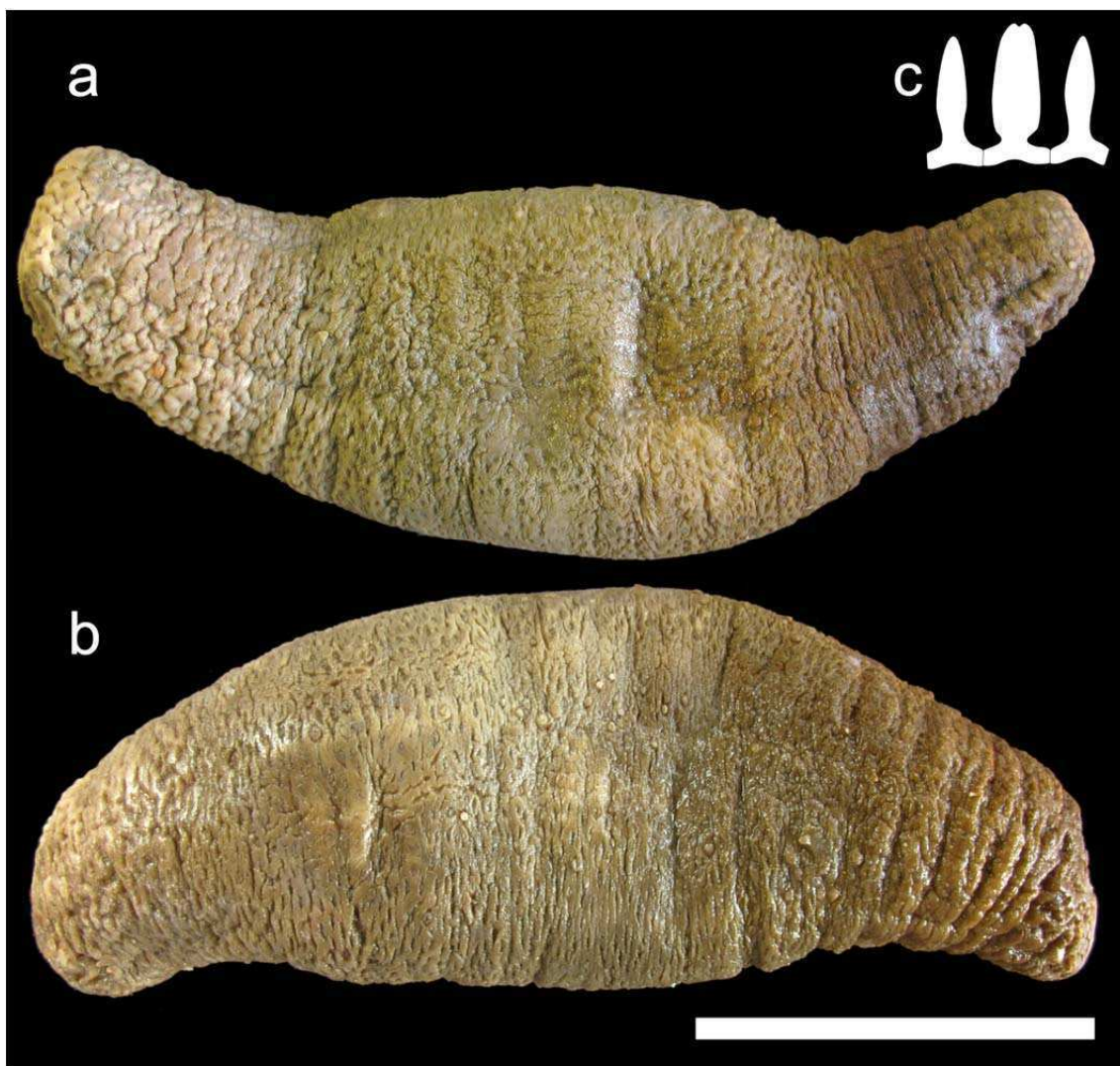


Figura 23. Ejemplar de *Trachythyone lechleri* de canal Beagle. a. Vista dorsal b. Vista ventral c. Anillo calcáreo. Escala: 5 cm.

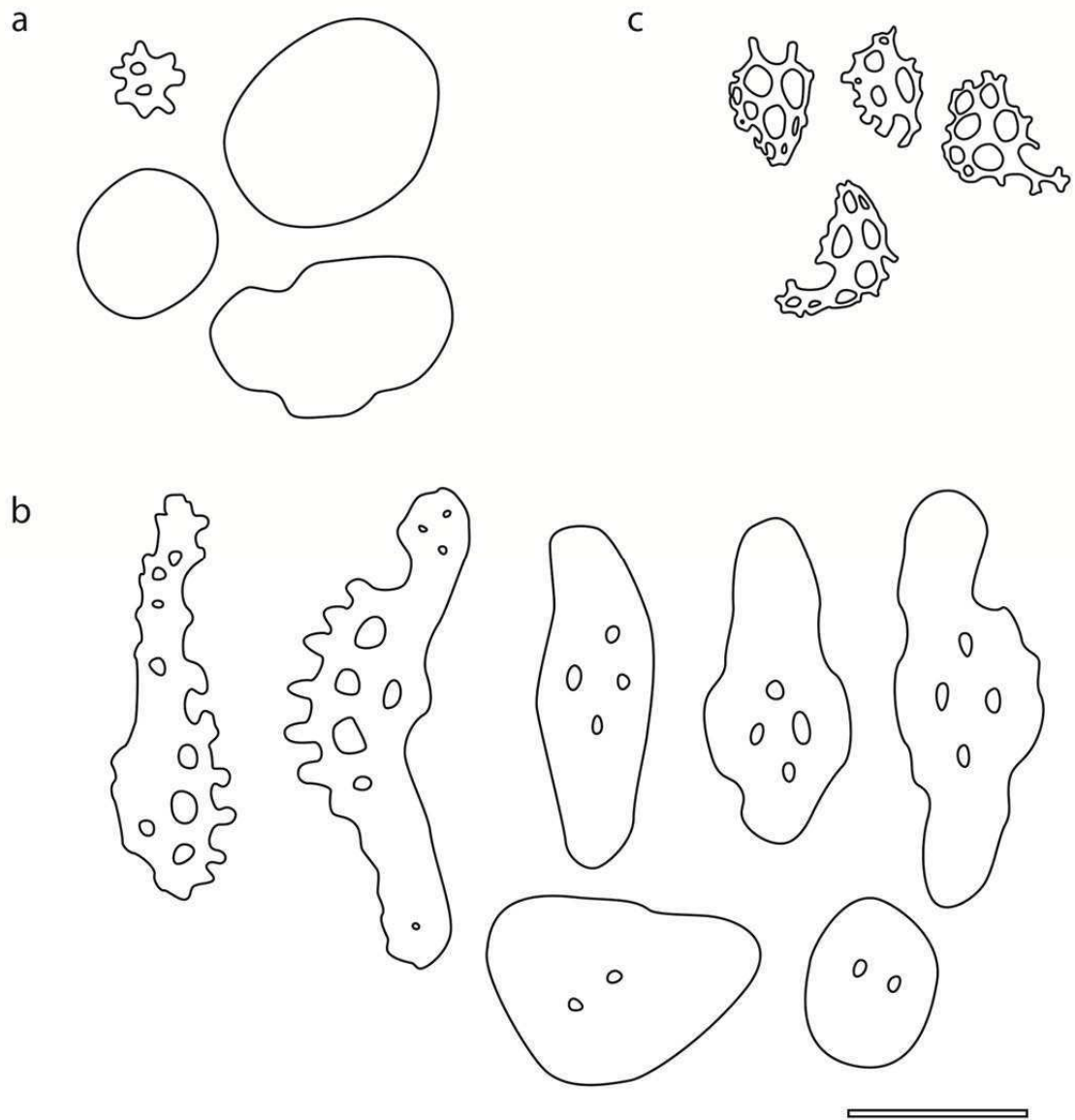


Figura 24. Esquemas de los osículos de *Trachythyone lechleri*. a. Tegumento. b. Podios. c. Tentáculos. Escala: 100  $\mu$ m.

Género *Hemioedema* Hérouard, 1929

Diagnosis (modificada de Cherbonnier 1958): Cuerpo ovalado, región dorsal aplanada y ventral semiesférica. Región oral y anal elevadas en conos. Pies ambulacrales sobre toda la superficie del cuerpo, mayormente en los radios. Osículos con forma de botones, placas y barras.

Especie tipo: *Hemioedema gruveli* Hérouard, 1929

### ***Hemioedema spectabilis* (Ludwig, 1882)**

*Thyone spectabilis* Ludwig 1882: 162, Ludwig 1898: 4, Perrier 1904: 15, Perrier 1905: 32, Ekman 1925: 103, Deichmann 1947: 335

*Thyone meridionalis*: Bell 1883: 59

*Thyone cunninghami*: Bell 1883: 60

*Psolidiella spectabilis*: Panning 1949: 146

*Hemioedema spectabilis*: Panning 1957: 34, Tommasi 1974: 4, Hernández 1981: 161, Brogger *et al.* 2013: 386, Solís-Marín *et al.* 2013: 587

*Hemoiedema spectabilis*: Chludil *et al.* 2002: 860, Maier 2008: 340

Localidad tipo: Estrecho de Magallanes

Material examinado: San José, Villarino, Chubut, 19 septiembre 2006, 10 m: 2 individuos. Golfo San Matías, Río Negro, 41°01'S - 64°10'O, 24 noviembre 2010, intermareal: 1 individuo. Norte de Río Grande, Tierra del Fuego, 53°36'S - 67°20'O, 3 enero 2011, intermareal: 1 individuo. Cabo Vírgenes, Santa Cruz, 52° 20'S - 68° 21'O, 14 enero 2010, intermareal: 13 individuos. Playa La mina, San Julián, Santa Cruz, 49° 10' S - 67° 38'O, 18 enero 2010, intermareal: 1 ejemplar. Frente Santa Cruz, 47°48'S - 65°35'O, 17 marzo 2011, 46 m: 3 ejemplares. Frente Chubut, 45°0'S - 65°17'O, 19 marzo 2011, 85 m: 1 ejemplar. Frente Chubut, 42°22'S - 63°12'O, 19 marzo 2011, 63 m: 2 ejemplares. Ría Puerto Deseado, Puerto Deseado, Santa Cruz, 47°45'S - 65°56'O, 12 marzo 2005: 1 ejemplar (MACN-In 37359). Golfo San Matías, Río Negro, 41°57'S - 64°29'O, abril 1935: 1 ejemplar (MACN-In 21331); MLP: 168; MLP: 178; MLP: 48519; MLP: 48523; MLP: 48527.



Descripción: Cuerpo cilíndrico, con aguzamiento posterior, hasta 110 mm. Color naranja, fijado castaño claro. Boca terminal, 5 papilas anales, ano terminal. 10 tentáculos dendríticos hasta 2 cm, 2 ventrales reducidos, tallo principal de igual color a las ramas. Podios por todo el cuerpo, mayor densidad ventralmente, pared del cuerpo suave. Anillo calcáreo simple, piezas radiales con procesos anteriores, piezas radiales e interradales iguales, unidas en la base. Canal anular debajo del anillo calcáreo, vesícula de Poli nace del sector izquierdo-ventral, madreporito globular, dorsal, canal pétreo de igual tamaño de las piezas radiales, unido al anillo calcáreo. Árboles respiratorios, dos troncos arborecentes, alcanzan el anillo calcáreo, unidos al mesenterio dorsal. Gonada dicotómica con múltiples ramas, músculos longitudinales simples, músculos retractores nacen desde la mitad del cuerpo, del doble de tamaño que los longitudinales, unidos a la región anterior de las piezas radiales. Esófago con pared notablemente musculosa, intestino con giro a izquierda, unido al mesenterio izquierdo.

Osículos de la pared del cuerpo con barras de 2 perforaciones o curvadas, algunas similares a anteojos (60  $\mu\text{m}$  – 100  $\mu\text{m}$ ). Podios con placas (75  $\mu\text{m}$  – 180  $\mu\text{m}$ ) y barras (60  $\mu\text{m}$  – 100  $\mu\text{m}$ ). Tentáculos con barras curvas (75  $\mu\text{m}$  – 160  $\mu\text{m}$ ).

Observaciones: Madreporito globoso, puede estar dividido formando un racimo, unido al anillo calcáreo y al mesenterio dorsal, canal pétreo del largo igual al alto del anillo calcáreo. Los ejemplares recolectados en Cabo Vírgenes se encontraron expuestos en el intermareal probablemente producto de una marejada, esta especie habita fondos arenosos en submareal somero. Chludil *et al.* (2002) y Maier (2008) describen una saponina encontrada en esta especie: hemoiedemoside A. Sin embargo Chludil *et al.* (2002) escriben erróneamente el nombre del género como “*Hemoiedema*”, y por lo tanto el compuesto químico lleva el nombre equivocado del género.

Distribución: Desde Tierra del Fuego hasta Río Negro (41°S) (modificado de Deichmann 1947).

Distribución batimétrica: hasta 85 m (Deichmann 1947).

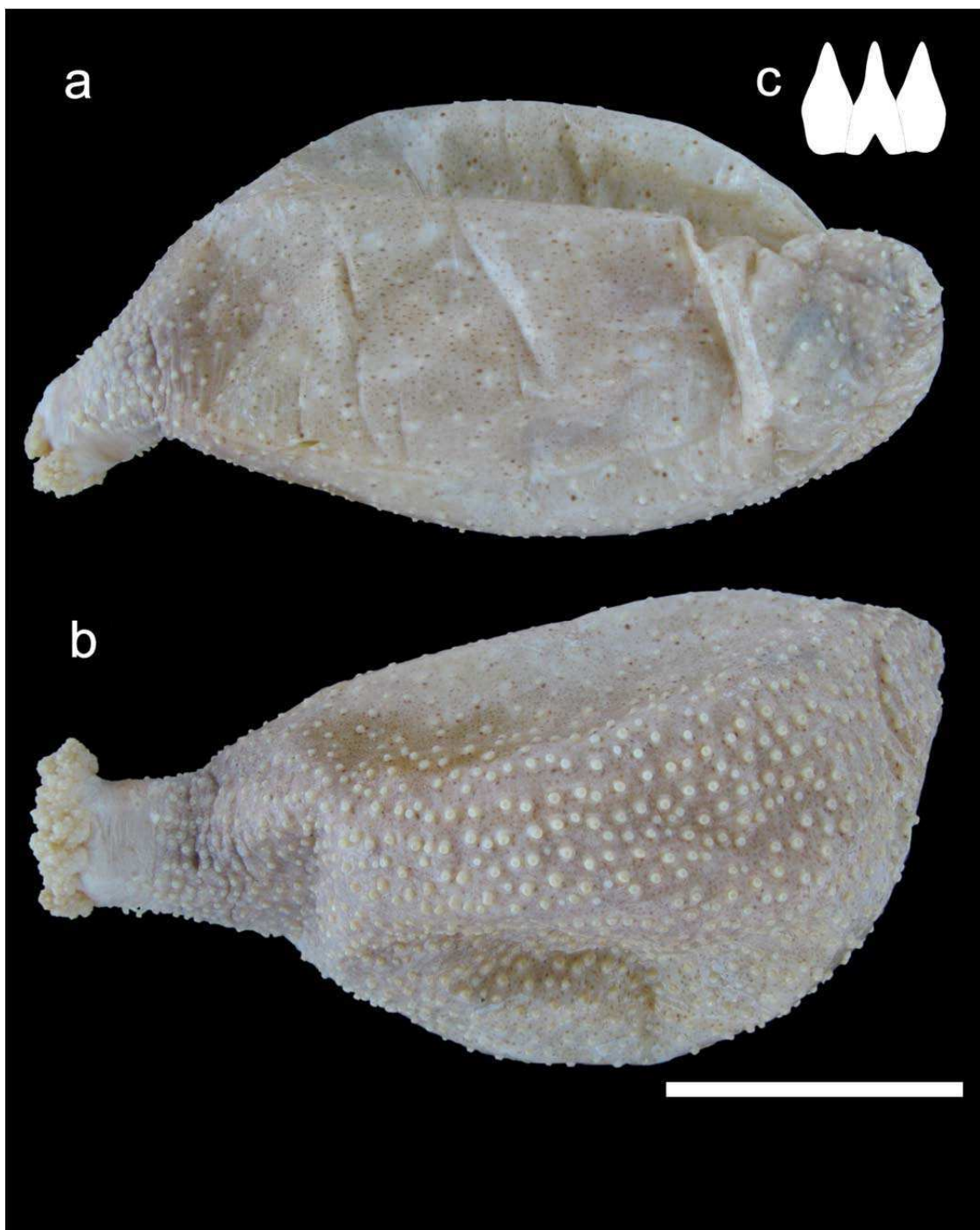


Figura 25. Ejemplar de *Hemioedema spectabilis* de Cabo Vírgenes. a. Vista dorsal. b. Vista ventral. c. Anillo calcáreo. Escala: 3 cm.

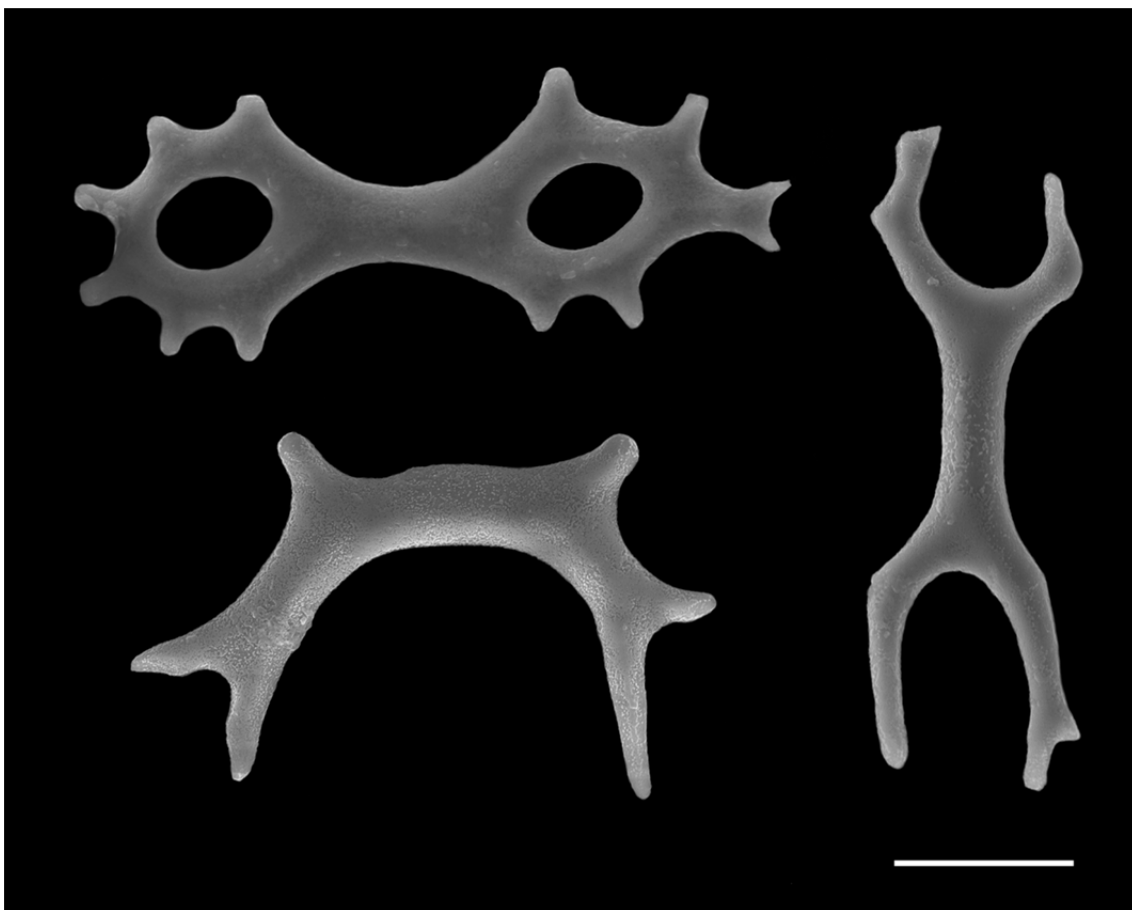


Figura 26. Imágenes de los osículos con forma de barras de la pared del cuerpo de *Hemioedema spectabilis*. Escala: 20  $\mu\text{m}$ .

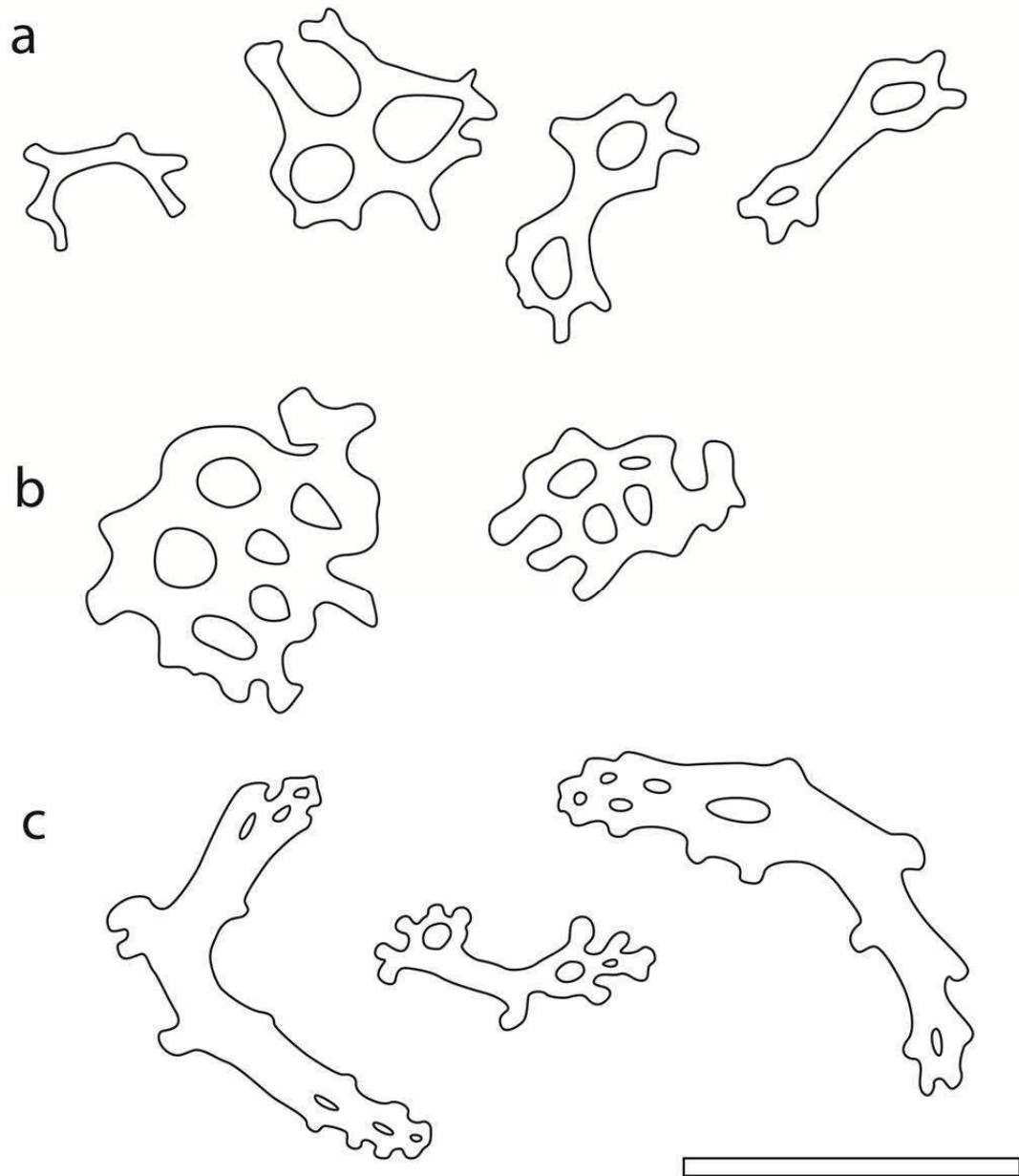


Figura 27. Esquemas de los osículos de *Hemioedema spectabilis*. a. Tegumento. b. Podios. c. tentáculos. Escala: 100  $\mu\text{m}$ .

Género *Pseudocnus* Panning, 1949

Diagnosis (modificada de Panning 1962): Pies ambulacrales dispuestos principalmente en los radios, algunos casos con podios en los interradios. Osículos del tegumento con forma de botones con verrugas y botones con corona y con extremo denticulado.

Especie tipo: *Pseudocnus dubiosus* (Semper, 1868)

### ***Pseudocnus leoninus* (Semper, 1868)**

*Cucumaria leonina* Semper 1868: 53, Ludwig 1898: 36, Perrier 1905: 25, Hérouard 1906: 3, Vaney 1908: 296, Ekman 1925: 52, Deichmann 1947: 332.

*Cucumaria dubiosa*: Théel 1886: 9, Ludwig 1887: 14.

*Pseudocnus dubiosus*: Panning 1949: 424, Pawson 1964, Tommasi 1974: 2, Tommasi *et al.* 1988a: 2, Tommasi *et al.* 1988b: 5.

*Pseudocnus leoninus*: Panning 1951: 73.

*Pseudocnus dubiosus leoninus*: Panning 1962: 60, Pawson 1969: 133, Hernández 1981: 157, Brogger *et al.* 2013: 376, Solís-Marín *et al.* 2013: 588.

Localidad tipo: sin localidad tipo (Deichmann 1947).

Material examinado: frente a Mar del Plata, 38°49'S - 55°50'O, 11 septiembre 2009, 97 m: 2 individuos. Frente a Mar del Plata, 38°47'S - 55°51'O, 11 septiembre 2009, 97 m: 19 individuos. Frente a Mar del Plata, 38°51'S - 55°39'O, 11 septiembre 2009, 115 m: 28 ejemplares. Frente a Mar del Plata, 38°51'S - 55°35'O, 11 septiembre 2009, 145 m: 15 ejemplares. Restinga Norte, Monte León, Santa Cruz, 50° 19'S - 68° 51'O, 11 enero 2010, intermareal: 6 individuos. Punta Quilla, Puerto Santa Cruz, Santa Cruz, 50° 08'S - 68° 23'O, 12 enero 2010, intermareal: 1 individuo. Cabo Vírgenes, Santa Cruz, 52° 20'S - 68° 21'O, 14 enero 2010, intermareal: 28 individuos. Playa La mina, San Julián, Santa Cruz, 49° 10'S - 67° 38'O, 18 enero 2010, intermareal: 1 ejemplar. Playa Figafetta, San Julián, Santa Cruz, 49° 12'S - 67° 40'O, 19 enero 2010, intermareal: 17 ejemplares. Caleta Olivia, Santa Cruz, 46° 02'S - 67° 35'W, 21 enero 2010, 10 m: 5 ejemplares. Tierra del Fuego, 53°10'S - 65°4'O, 16 marzo 2011, 136 m: 3 ejemplares. Frente Chubut, 42°22'S - 63°12'O, 19 marzo 2011, 63 m: 2 ejemplares. Sur de Río Grande, costa este Tierra del Fuego, 54°01'S - 67°20'O, 3 enero 2011, intermareal: 4 ejemplares.

Estancia Viamonte, sur de Río Grande, costa este Tierra del Fuego, 53°59'S - 67°23'O, 9 marzo 2012, intermareal: 12 ejemplares. Estancia Moat, Canal de Beagle, Tierra del Fuego, 54°54'S - 67°08'O, 12 marzo 2012, intermareal: 11 ejemplares. Isla Thomas, Canal de Beagle, Tierra del Fuego, 54°53'S - 68°15'O, 13 marzo 2012, 8 m: 4 ejemplares. Baliza Iturieta, Canal de Beagle, Tierra del Fuego, 54°52'S - 68°13'O, 14 marzo 2012, 25 m: 1 ejemplar. Punta Oriental, Canal de Beagle, Tierra del Fuego, 54°50'S - 68°15'O, 14 marzo 2012, 8 m: 1 ejemplar. Punta Oriental, Canal de Beagle, Tierra del Fuego, 54°50'S - 68°15'O, 15 marzo 2012, 8 m: 1 ejemplar. Caleta Sara, Camarones, Chubut, 44°54'S - 65°34'O, septiembre 2007, intermareal: 9 ejemplares. Camarones, Chubut, 44°54'S - 65°34'O, 29 mayo 2009, intermareal: 1 ejemplar. Camarones, Chubut, 44°54'S - 65°34'O, 13 mayo 2010, intermareal: 9 ejemplares. Punta Peña, San Julián, Santa Cruz, 49°18'S - 67°42'O, 20 diciembre 2001, intermareal: 2 ejemplares. Bahía Ensenada, Canal de Beagle, Ushuaia, Tierra del Fuego, Febrero 2000, 3 m: 3 ejemplares. Bahía Ensenada, Canal de Beagle, Ushuaia, Tierra del Fuego, Febrero 2010: 1 ejemplar. Puerto Deseado, Santa Cruz, 47°15'S - 65°50'O: 3 ejemplares (MACN-In 14930). Kidneys, Malvinas, 51°36'S - 57°48'O, 22 noviembre 1973: 1 ejemplar (MACN-In 31235). MLP: 183. MLP: 207. MLP: 209. MLP: 48534. MLP: 48537.

Descripción: Cuerpo cilíndrico, curvado dorsalmente, largo hasta 44 mm, tentáculos y cuerpo color blanco en vida y fijado. Boca y ano terminales, 10 tentáculos en disposición circular, dos ventrales reducidos más de la mitad. Podios pueden disponerse en interambulacros, en ambulacros se disponen en zigzag o en dos hileras, podios dorsales pueden estar invaginados, ventralmente mayor densidad, misma disposición, nunca invaginados. Pared del cuerpo rígida y áspera. Anillo calcáreo simple, piezas radiales e interradales iguales, unidos en base, pieza radial con muesca anterior. Anillo anular debajo del anillo calcáreo, cuatro vesículas de Poli con forma de gota. Madreporito dorsal, globular, con canal pétreo largo igual tamaño que el anillo calcáreo. Árbol respiratorio se extiende hasta la mitad del cuerpo, terminales con forma de saco, simétrico, un tronco principal por cada lado. Músculos retractores unidos a la muesca anterior del anillo calcáreo, conformado por dos bandas musculares antes de la inserción, se inician hacia la mitad del cuerpo desde los músculos longitudinales, de mitad del tamaño de los retractores. Esófago muscularizado.

En el tegumento los osículos son botones con verrugas (50  $\mu\text{m}$  - 90  $\mu\text{m}$ ), botones con verrugas con un extremo coronado (50  $\mu\text{m}$  - 210  $\mu\text{m}$ ) y en menor proporción barras curvas con ápice coronado central (50  $\mu\text{m}$  - 100  $\mu\text{m}$ ). Podios barras con ápice central (150  $\mu\text{m}$  - 195  $\mu\text{m}$ ), botones circulares, alargados (100  $\mu\text{m}$  - 200  $\mu\text{m}$ ) botones coronados (80  $\mu\text{m}$  - 120  $\mu\text{m}$ ) placa terminal (285  $\mu\text{m}$  - 300  $\mu\text{m}$ ). En los tentáculos las barras son curvadas y poseen hasta 18 orificios (100  $\mu\text{m}$  - 280  $\mu\text{m}$ ). Introverto con botones con verrugas menos pronunciadas comparadas con las del tegumento (70  $\mu\text{m}$  - 100  $\mu\text{m}$ ) y botones coronados (100  $\mu\text{m}$  - 150  $\mu\text{m}$ )

Observaciones: El material examinado correspondiente a *Pseudocnus dubiosus* de Pisco, Perú (USNM 1088386) muestra claras diferencias en la forma de los osículos respecto a *Pseudocnus leoninus*, por lo que especies no son subespecies.

Distribución: desde sur de Chile en Pacífico hasta aguas afuera de Mar del Plata en el Océano Atlántico (modificado de Pawson 1969).

Distribución batimétrica: desde intermareal hasta 300 m (Pawson 1969).

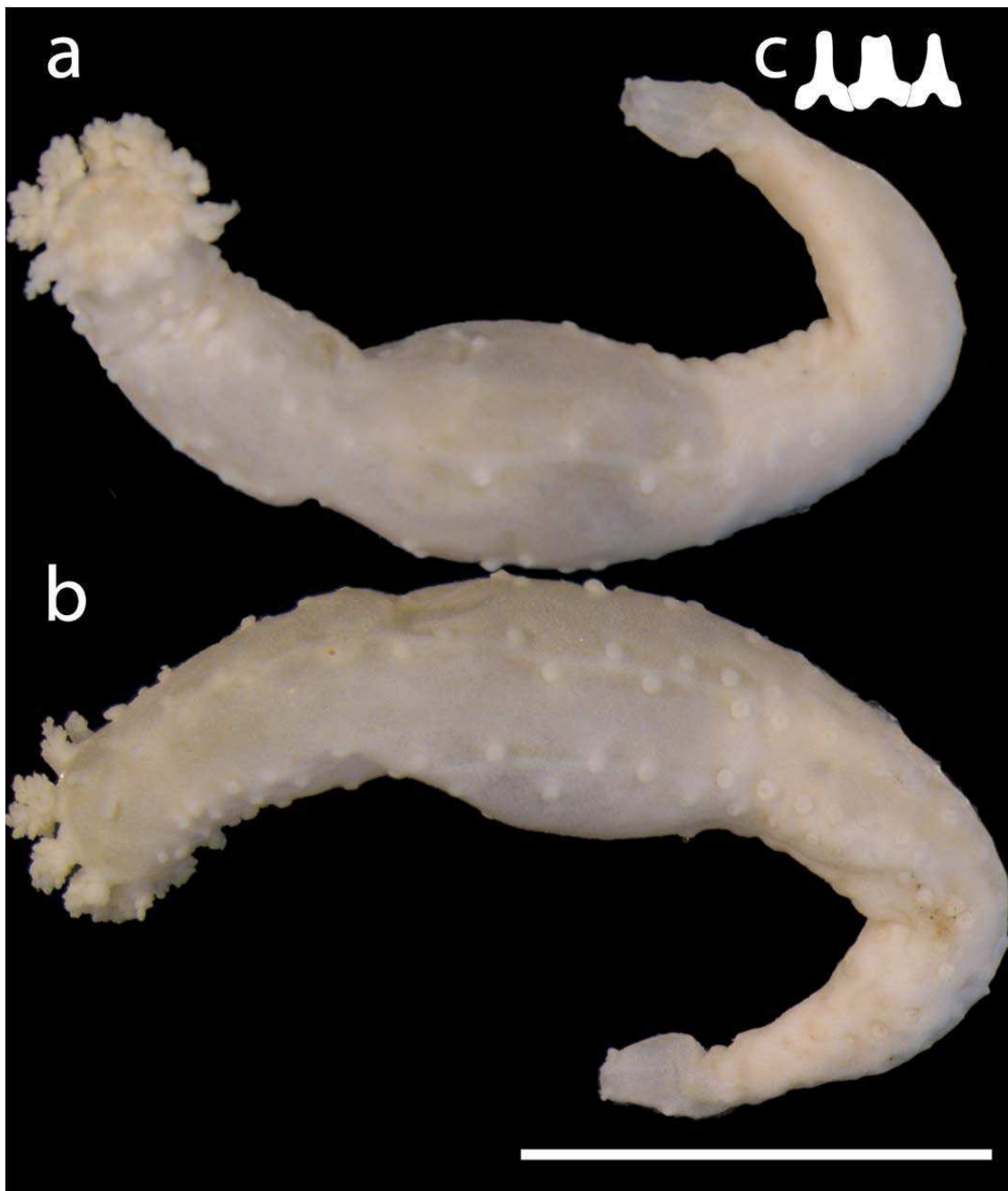


Figura 28. Ejemplar de *Pseudocnus leoninus* de Monte León. a. Vista dorsal. b. Vista ventral. Escala: 1 cm.



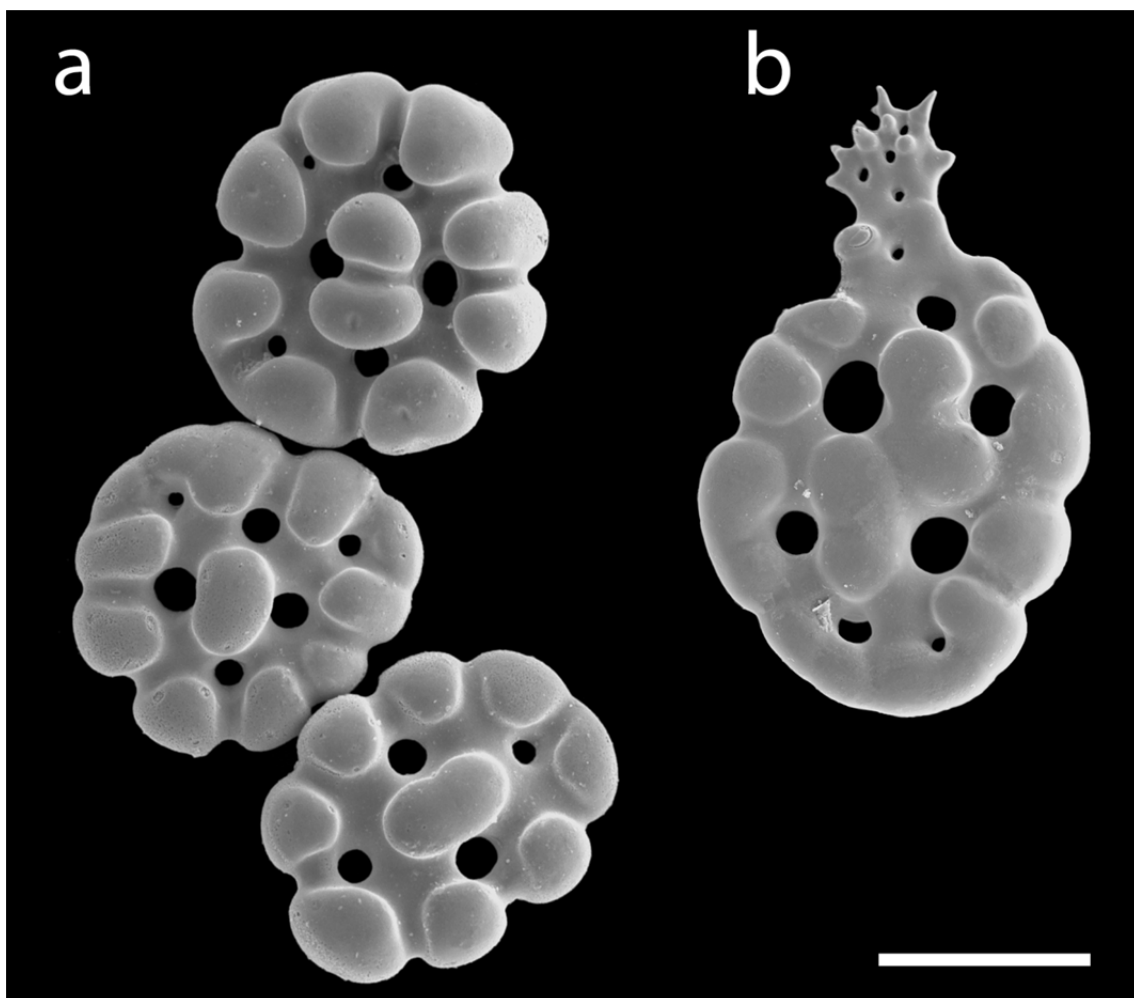


Figura 29. Imágenes de los osículos en forma de botón del tegumento de *Pseudocnus leoninus*. a. Botones. b. Botón coronado. Escala: 50  $\mu\text{m}$ .

***Pseudocnus perrieri* (Ekman, 1927)**

*Cucumaria laevigata*: Ludwig 1898: 32, Perrier 1905: 22, Hérouard 1906: 12, Vaney 1908: 430, Ekman 1925: 56, Deichmann 1947: 333

*Cucumaria perrieri* Ekman 1927: 403

*Cucumaria cornuta* Cherbonnier 1941: 271

*Stereoderma perrieri*: Panning 1949: 457

*Pseudocnus perrieri*: Panning 1962: 71, Pawson 1969: 133, Tommasi 1974: 4, Tommasi *et al.* 1988a: 2, Tommasi *et al.* 1988b: 5, Solís-Marín *et al.* 2013: 588

*Pseudocnus cornutus*: Panning 1962: 73

*Stereoderma laevigata*: Pawson 1964: 457

Localidad tipo: Sin localidad tipo (Deichmann 1947)

Material examinado: Sur de Río Grande, costa este Tierra del Fuego, 54° 01'S - 67° 20'O, 3 enero 2011, intermareal: 1 ejemplar. Estancia Moat, Canal de Beagle, Tierra del Fuego, 54° 54'S - 67° 08'O, 12 marzo 2012, intermareal: 1 ejemplar. Frente a Mar del Plata, Atlántico Sud Occidental, 38° 00'S - 55° 13'O, 10 agosto 2012, 250 m: 2 ejemplares. Mar Argentino, 41°15'S - 58°30'O, 5 mayo 1925, 84 m: 1 ejemplar (MACN-In 15655). Mar Argentino, 39° 18'S - 56° 00'O, noviembre 1932, 100 m: 4 ejemplar (MACN-In 20914). Mar Argentino, 50° 54'S - 58° 10'O, 8 febrero 1976: 3 ejemplares (MACN-In 35335).

Descripción: Cuerpo cilíndrico, pentagonal en corte transversal, hasta 30,5 mm, color blanco, beige, boca y ano terminales, 5 dientes rodeando el ano. Tentáculos 10 de igual tamaño, dendríticos. Podios dorsal y ventral distribuidos en los interradios en 2 hileras y en regiones en zig-zag. Tegumento duro y grueso, anillo calcáreo de base gruesa, más alto que ancho, vesícula de Poli izquierda y globular, madreporito en forma de rulo y con canal pétreo unido al anillo del largo de la pieza radial. Árbol respiratorio con ramas de igual tamaño unidas al mesenterio dorso-lateral. Músculos retractores se unen a los longitudinales en el tercio anterior. Esófago visiblemente muscularizado.

Osículos del tegumento, botones alargados con verrugas con extremo coronado con espinas en el extremo opuesto suele alargarse el botón triangularmente con hasta 6 orificios (130 µm - 178 µm). Podios con barras curvadas perforadas con ápice central coronado o con corona reducida (260 µm - 330 µm). Tentáculos con barras curvas

perforadas (150  $\mu\text{m}$  - 332  $\mu\text{m}$ ), algunas poseen una zona central coronada reducida. Introverto botones alargados sin corona (261  $\mu\text{m}$  - 343  $\mu\text{m}$ ), botones alargados con corona reducida (90  $\mu\text{m}$  - 125  $\mu\text{m}$ ) y canastas (50  $\mu\text{m}$  - 70  $\mu\text{m}$ ).

Observaciones: La ausencia de botones sin extremo coronado diferencia a *Pseudocnus perrieri* de *P. leoninus*. Además *P. perrieri* posee una proyección triangular y hasta 6 orificios sobre el extremo opuesto al coronado, ausente en los botones coronados de *P. leoninus*. En algunos ejemplares de más de 25 mm puede encontrarse podios distribuidos en toda la superficie dorsal.

Distribución: 44°S en el Pacífico hasta aguas afuera de Mar del Plata (38°S) (modificado de Pawson 1969).

Distribución batimétrica: 0-250 m (modificado de Pawson 1969).

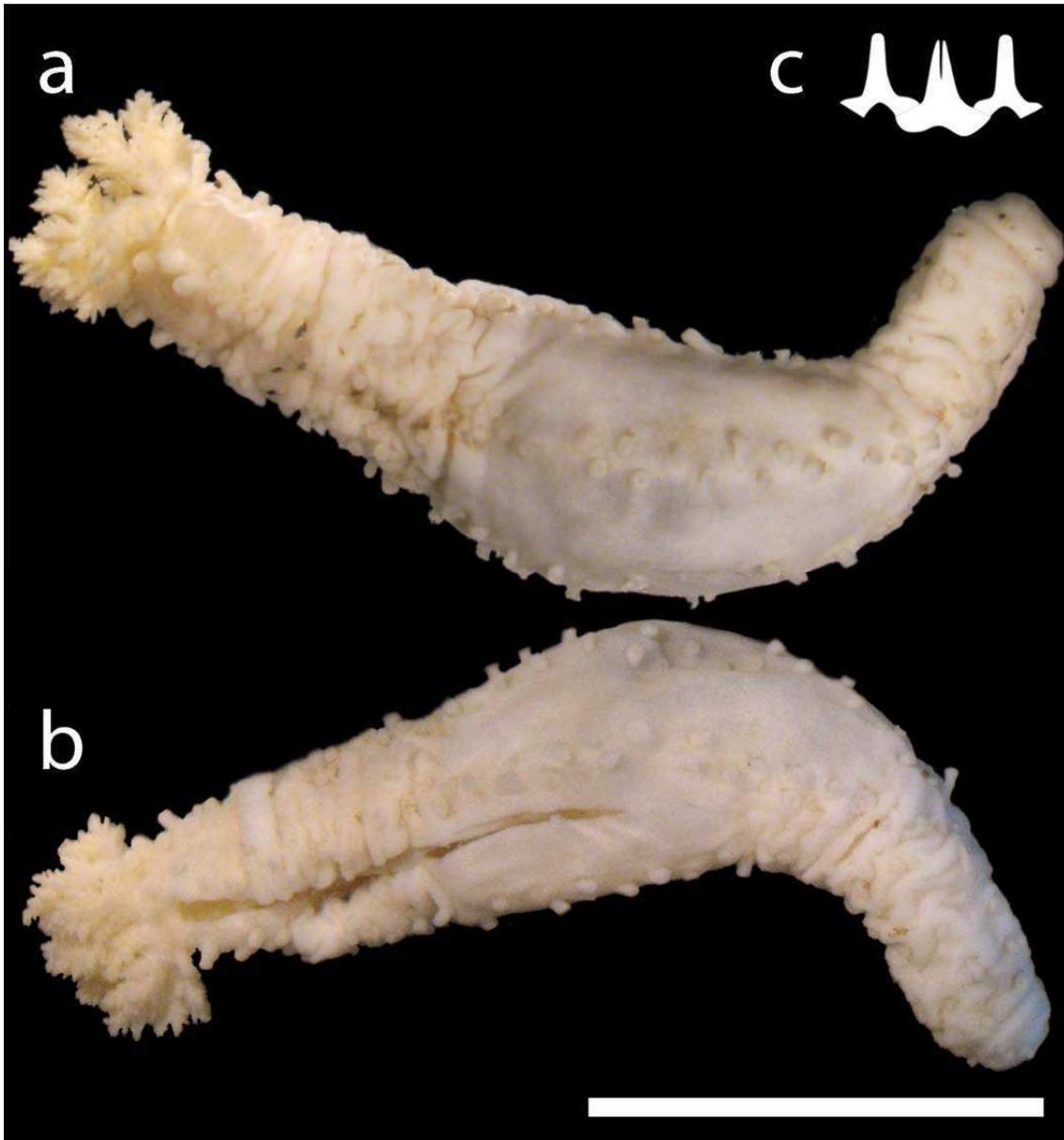


Figura 30. Ejemplar de *Pseudocnus perrieri* de aguas afuera de Mar del Plata. a. Vista dorsal. b. Vista ventral. c. Anillo calcáreo. Escala: 1 cm.

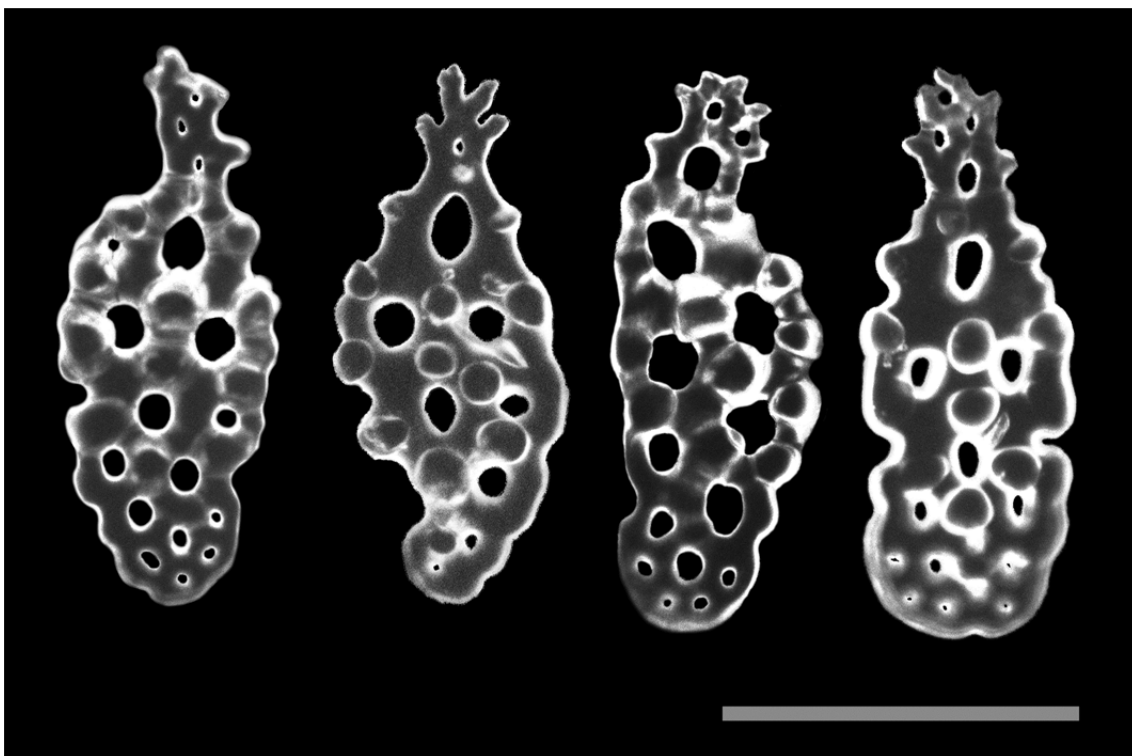


Figura 31. Botones coronados del tegumento de *Pseudocnus perrieri*. Escala: 100  $\mu\text{m}$ .

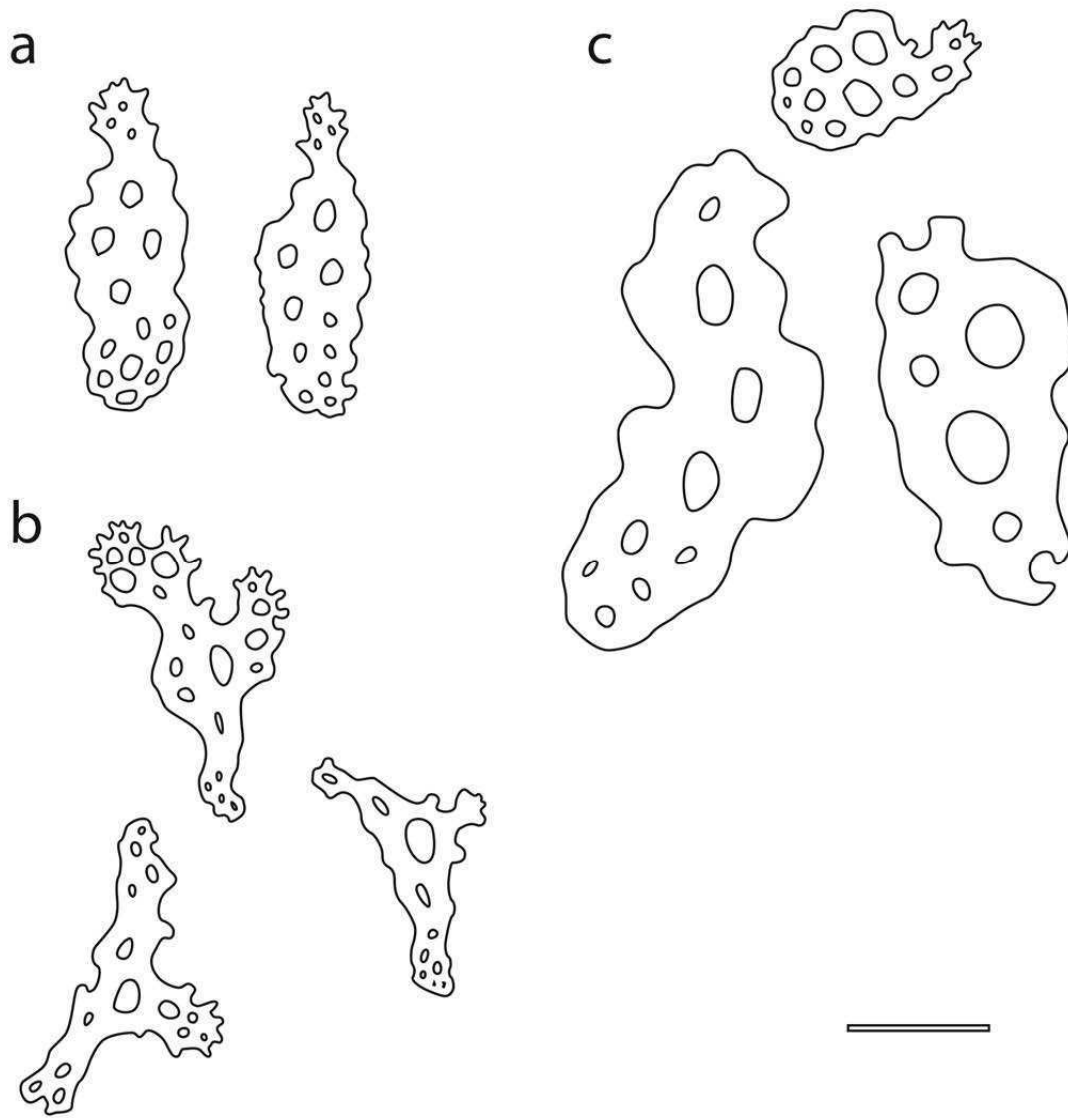


Figura 32. Esquemas de los osículos de *Pseudocnus perrieri*. a. Tegumento. b. Tentáculos. c. Introverto. Escala: 100  $\mu$ m.

Género *Neopsolidium* Pawson, 1964

Diagnosis (modificada de Pawson 1964): Boca y ano en los extremos, suela extremadamente delimitada, región dorsal sin escamas, con osículos con forma de placas de gran tamaño y copas pequeñas. Ventralmente placas y botones.

Especie tipo: *Neopsolidium convergens* (Hérouard, 1901)

### ***Neopsolidium convergens* (Hérouard, 1901)**

*Cucumaria convergens* Hérouard 1901: 130

*Psolidium convergens*: Perrier 1904: 15, Perrier 1905: 38, Hérouard 1906: 12, Vaney 1908: 295, Ekman 1925: 111, Deichmann 1947: 336.

*Neopsolidium convergens*: Pawson 1964: 462, Tommasi *et al.* 1988a: 2, Solís-Marín *et al.* 2013: 589.

Localidad tipo: Puerto Toro, Isla Navarinos, Canal Beagle.

Material examinado: Estancia Moat, Canal Beagle, Tierra del Fuego, 54°54'S - 67°08'O, 12 marzo 2011, intermareal: 9 ejemplares. Canal Beagle, Tierra del Fuego, 54°51'S - 68°29'O, febrero 2010, intermareal: 2 ejemplares. Canal Beagle, Tierra del Fuego, 54°51'S - 68°29'O, marzo 2010: 2 ejemplares. Bahía Ensenada, Canal Beagle, Ushuaia, Tierra del Fuego, Febrero 2000, 3 m: 2 ejemplares.

Descripción: Cuerpo aplanado semicircular, hasta 26,9 mm, entre blanco y amarillo claro, boca y ano terminal, 5 papilas anales. 10 tentáculos, 2 ventrales reducidos a 1/3, podios dorsales en toda la superficie, ventralmente en zig-zag o doble hilera en cada ambulacro, todos los ambulacros presentes, podios ventrales doble de tamaño respecto a los dorsales. Pared del cuerpo rígida, particularmente en la región dorsal (fig. 33 a., b.). Anillo calcáreo simple poco calcificado, piezas radiales e interradiales unidas por la base, muesca anterior solo en piezas radiales (fig. 33 c.). Una vesícula de Poli tubular o globular, canal pétreo mitad del tamaño de las piezas interradiales, madreporito forma coral, unido al lado dorsal del anillo calcáreo. Árbol respiratorio, desde la región posterior hasta la región media del animal, 2 ramas principales unidas cada una, al mesenterio derecho e izquierdo.

Osículos en la región dorsal, placas gruesas (200  $\mu\text{m}$  - 375  $\mu\text{m}$ ), barras (200  $\mu\text{m}$  - 230  $\mu\text{m}$ ) y botones con 4-5 orificios (55  $\mu\text{m}$  - 120  $\mu\text{m}$ ). Tegumento ventral con barras (187  $\mu\text{m}$ ), placas (250  $\mu\text{m}$  - 270  $\mu\text{m}$ ). Tentáculos con barras (50  $\mu\text{m}$  - 143  $\mu\text{m}$ ) y podios con barras (190  $\mu\text{m}$  - 210  $\mu\text{m}$ ) y placas (120  $\mu\text{m}$  - 140  $\mu\text{m}$ ) (fig. 34 a., b.; 35 a., b., c., d., e.).

Observaciones: La presente especie puede ser confundida con *Cladodactyla crocea*. Las diferencias entre ambas son en cuanto a la textura, *C. crocea* presenta un tegumento gelatinoso mientras que *N. convergens* es más rígido. En cuanto a los osículos *N. convergens* posee placas gruesas y botones, distintos de las barras presentes en *C. crocea*.

Distribución: Islas Malvinas, Tierra del Fuego y Cabo de Hornos (modificado de Pawson 1964).

Distribución batimétrica: hasta 15 m (Pawson 1964).



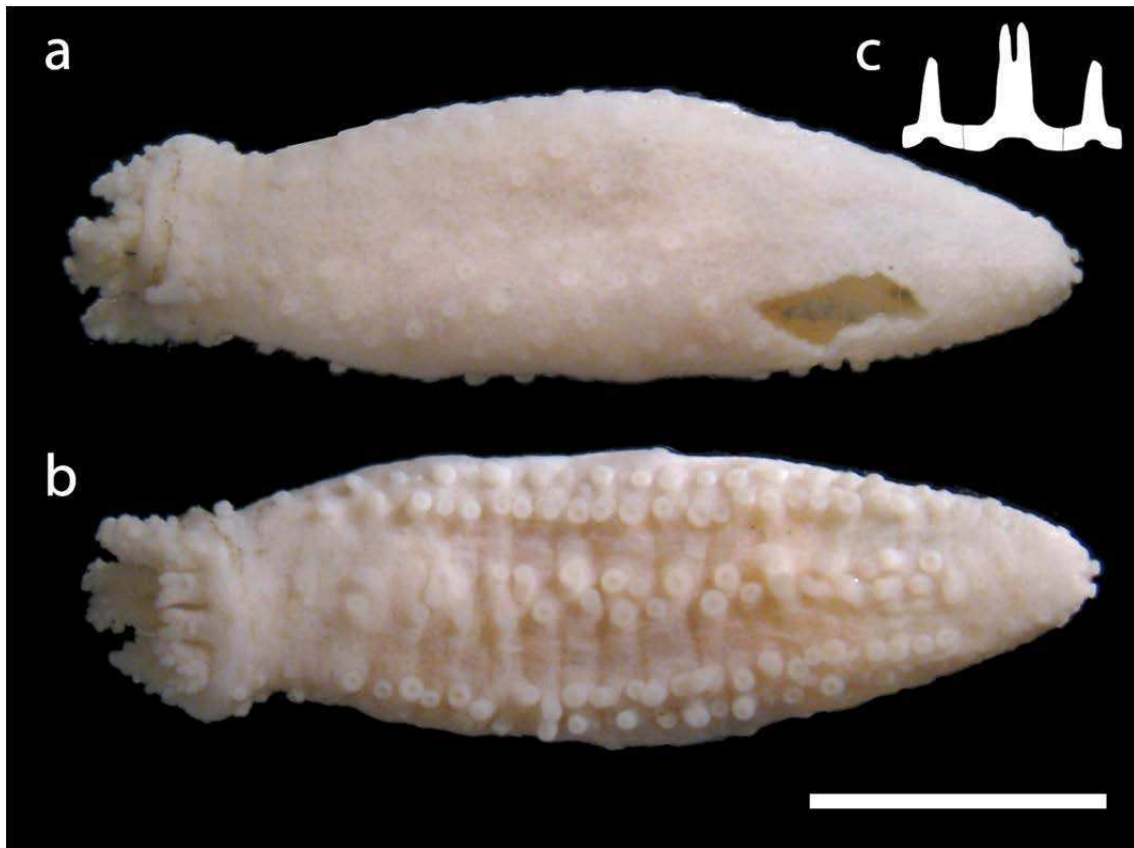


Figura 33. Ejemplar de *Neopsolidium convergens* de Bahía Ensenada, Ushuaia. a. Vista dorsal. b. Vista ventral. c. Anillo calcáreo. Escala: 5 mm.

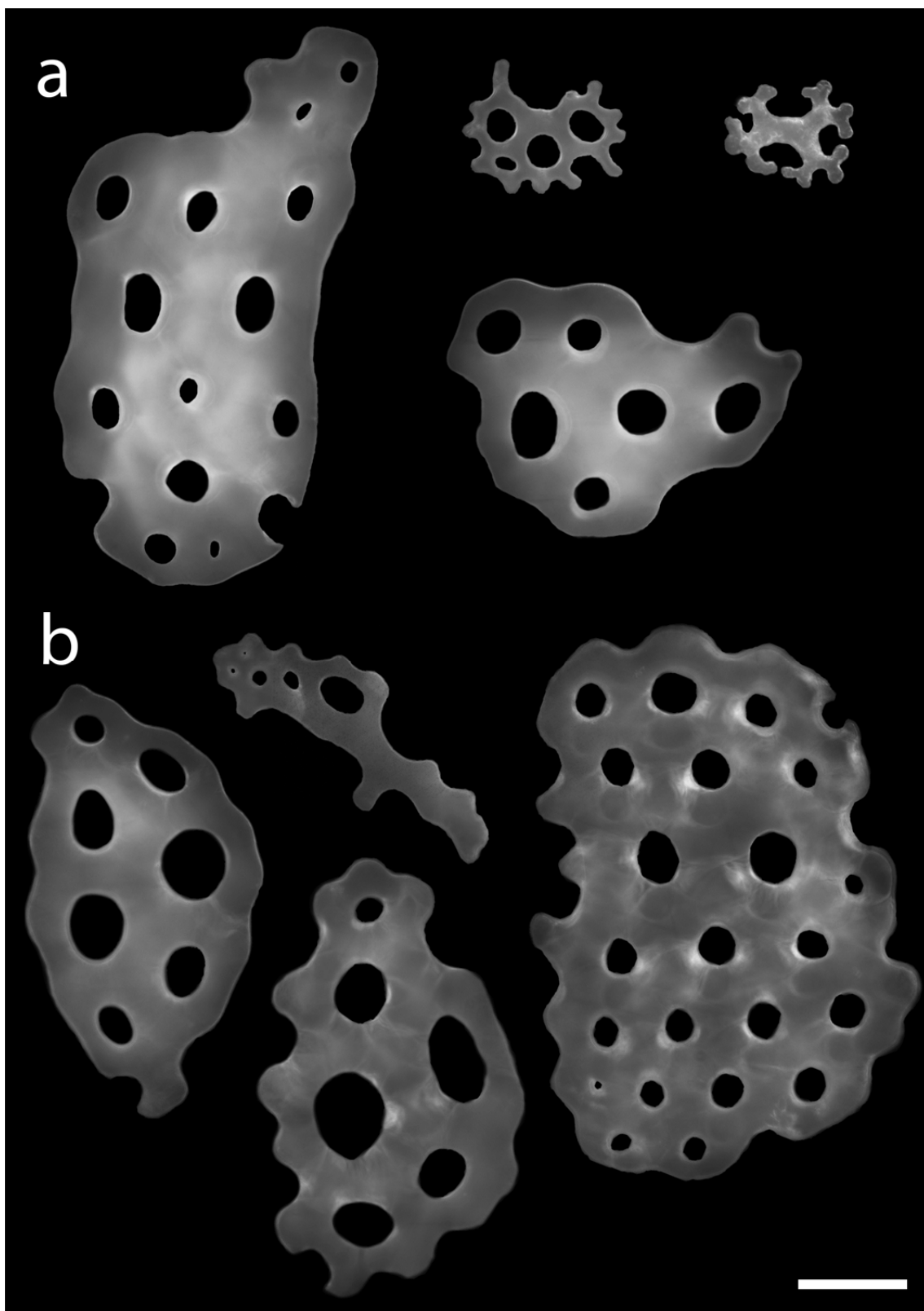


Figura 34. Imágenes de osículos de *Neopsolidium convergens*. a. Osículos de la región dorsal. b. Osículos de la región ventral. Escala: 20  $\mu\text{m}$ .

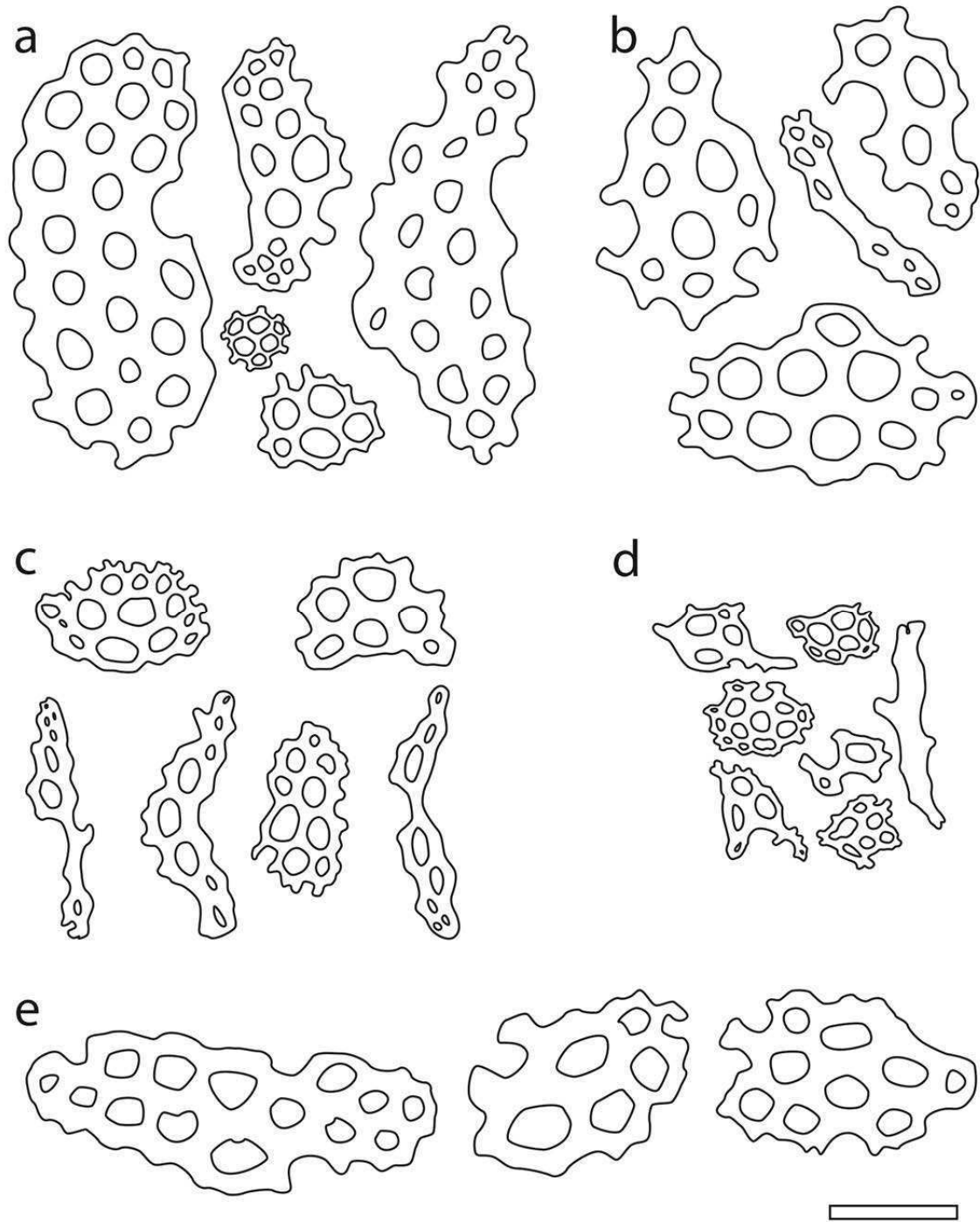


Figura 35. Esquema de los osículos de *Neopsolidium convergens*. a. Tegumento dorsal. b. Tegumento ventral. c. Podios. d. Tentáculos. e. Introvert. Escala: 100  $\mu$ m.

## Discusión familia Cucumariidae

A diferencia de lo que ocurre con los miembros de la familia Psolidae, los Cucumariidae poseen grandes diferencias en sus osículos, como por ejemplo los osículos en forma de barras encontramos en *Cladodactyla crocea* difieren mucho de los botones con extremo coronado que encontramos en *Pseudocnus leoninus*. Por otra parte las especies *Pseudocnus leoninus* y *Pseudocnus perrieri* poseen un gran parecido tanto externamente como en la forma de sus osículos, también observado por Pawson (1969) y por Hernández (1981). Para estas especies la forma del anillo calcáreo es altamente diagnóstica, y la presencia de botones de cuatro orificios en el caso de *Pseudocnus leoninus* carácter diagnóstico utilizado por Pawson (1969) y Hernández (1981) para separar a ambas especies.

En lo que respecta a *Pseudocnus perrieri*, mostró una alta similitud en forma y tamaño con respecto a la especie *Pseudocnus cornutus* de Cherbonnier (1941) la cual fue descrita en base a dos ejemplares uno a 100 millas de Santa Cruz y otro ejemplar de Islas Malvinas. Los osículos observados en la especie de Cherbonnier son altamente similares a los de *Pseudocnus perrieri*, la diferencia descrita por Cherbonnier (1941) y por Hernández (1985) se encuentra en la terminación de las placas y barras coronadas, las cuales en *P. cornutus* poseen dos procesos similares a unos cuernos. Todo el material observado correspondiente a *Pseudocnus perrieri* posee dichos procesos con diversos grados de extensión. Además en algunos ejemplares estos procesos pueden estar quebrados y no observarse. En lo que respecta a las estructuras internas y el anillo calcáreo, no se observaron diferencias entre ambas especies. Es por ello que la especie descrita por Cherbonnier (1941) se sinonimiza de la especie *Pseudocnus perrieri* descrita por Ekman (1927). En este sentido el número bajo de ejemplares y que estos hayan presentado procesos algo más extensos que los de *P. perrieri* habría llevado a Cherbonnier a dichas conclusiones.

La especie *Pseudocnus leoninus* posee una historia nomenclatorial compleja la cual fue tratada en gran medida por Panning (1951, 1962). En dichas publicaciones se establecen las variedades de “*dubiosus*”: *dubiosus dubiosus*, *dubiosus koellikeri*, *dubiosus africanus*, *dubiosus jaegeri* y *dubiosus leoninus*. Los cambios realizados por Panning derivan de una problemática anterior y es la localidad tipo de *Cucumaria*

*leonina* descrita por Semper (1868) para Singapur. Esta entidad descrita por Semper nunca fue hallada en Singapur, por otro lado si fue observada en los intermareales del sur de Argentina y sur de Chile (Deichmann 1947, Panning 1962, Pawson 1964, 1969, Hernández 1981, 1985). Numerosos autores motivados por esta confusión generaron en la literatura 4 nombres a la entidad del sur de Argentina. *Cucumaria leonina*, utilizado por Ludwig (1898), Perrier (1905), Ekman (1925) y Deichmann (1947), tanto Perrier (1905), Ekman (1925) y Deichmann (1947) confirman la distribución sudamericana de esta especie y rechazan la distribución indopacífica. Deichmann (1941) considera a la especie del sur de Argentina como sinónimo de la entidad *Cucumaria dubiosa* Semper, 1868 descrita para Perú. Panning (1949) crea el género *Pseudocnus*, en el cual incorpora a la entidad *dubiosa* cuya nueva combinación es *Pseudocnus dubiosus* y que es considerada por Panning (1949) un sinónimo de *Cucumaria leonina* Semper, 1868. Panning (1951) reconsidera la sinonimia, y presenta a la especie como *Pseudocnus leoninus* pero indica que la entidad del sur de Argentina es una subespecie cuya nueva combinación es *Pseudocnus dubiosus leoninus*. Este nombre es utilizado por Pawson (1969) y Hernández (1981). Sin embargo Pawson (1969) plantea las dificultades de esta especie y la necesidad de un correcto tratamiento de su taxonomía y nomenclatura.

En primer lugar, la procedencia de Singapur es claro que forma parte de una confusión y esto se encuentra aceptado por numerosos autores (Ekman 1925, Deichmann 1941, 1947, Panning 1951, 1962, Pawson 1964, 1969, Hernández 1981). El tipo de *Cucumaria dubiosa* está perdido y es por esto que se observó material correspondiente a la descripción de *Pseudocnus dubiosus* de la localidad tipo (Perú, USNM 1088386). La observación del material y de los osículos permite concluir que la entidad de Perú presenta diferencias con la entidad encontrada en Argentina. Según las descripciones, los osículos y la forma de los tentáculos son diagnósticas. Respecto a los tentáculos Panning (1962) menciona que *Pseudocnus leoninus* tiene 2 tentáculos más pequeños, mientras que para *Pseudocnus dubiosus* no hay diferencias. Además Deichmann (1941), Pawson (1969) y Hernández (1985) observan también diferencias en los tentáculos de *Pseudocnus leoninus*. Semper (1868) describe que en *Cucumaria dubiosus* son 10 tentáculos y del mismo tamaño y por el contrario para *Cucumaria leonina* no hace ninguna mención. En el material observado los dos tentáculos ventrales presentaron un tamaño menor coincidiendo con lo mencionado por Panning (1962), Deichmann (1941), Pawson (1969) y Hernández (1985).

Respecto a los osículos Deichmann (1941) y Panning (1962) mencionan que *Pseudocnus dubiosus* presenta una baja cantidad de botones de cuatro orificios, según Panning (1962) no se encuentran, para Deichmann se encuentran en número reducido y ausentes en otros ejemplares.

Con la información obtenida, mantener el status de subespecie para estas dos entidades no tiene fundamento, las diferencias desarrolladas a partir de la literatura y las observadas con material tanto de Perú como de Argentina nos llevan a separar a las dos entidades en dos especies distintas, *Pseudocnus dubiosus* con distribución Pacífica norte (Panning 1962) y *Pseudocnus leoninus* con distribución en sur de Chile, Argentina e Islas Malvinas (Deichmann 1947, Panning 1962, Pawson 1969, Hernández 1981, 1985).

Por otro lado, la especie *Pseudocnus leoninus* es una de las más abundantes en los intermareales del sur de Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego, siendo en la mayoría de los mismos la única especie de dendroquirótido encontrada en el intermareal rocoso, conjuntamente con el sináptido *Chiridota pisanii*, el cual se encuentra en fondos fangosos de Santa Cruz y Tierra del Fuego (Hernández, 1981, 1985).

Para las especies del género *Trachythyone*, Hernández (1982, 1987) realizó una recopilación de las diversas especies indicando que las 3 especies con distribución en el Mar Argentino son *Trachythyone lechleri*, *T. parva* y *T. peruana*. En el material examinado no se encontraron ejemplares de *T. peruana*, esto podría deberse al menor número de muestreos realizados a profundidad en plataforma. En 1987 Hernández describe una nueva especie con distribución en Antártida conocida como *Trachythyone baja*, la misma fue sinonimizada por O'Loughlin (2009) en su recopilación de los estudios de la BANZARE, con la especie *Trachythyone bouvatensis* (Ludwig & Heding, 1935).

La especie *Cladodactyla crocea* externamente posee grandes similitudes con *Pseudocnus leoninus* y *Pseudocnus perrieri*. La forma de los osículos, la textura fina de su tegumento y los podios dorsales invaginados y reducidos permiten diferenciar a *C. crocea* de ambas especies del género *Pseudocnus*. Esta especie fue descrita para Islas Malvinas por Lesson (1830). Ekman (1925) describe una especie de Cabo de Hornos que coincide con la descripción de *C. crocea*, pero según él con ciertas diferencias a nivel de los osículos que lo llevan a crear una subespecie *Cladodactyla crocea croceoides*. Las diferencias observadas en esta tesis para los miembros de una misma

población de la especie *C. crocea*, coinciden con las diferencias de formas vistas por Ekman (1925). Por otro lado comparando las formas osiculares de los individuos pequeños con los mayores, se puede observar una menor ornamentación en los pequeños, en donde existe una mayor proporción de barras con 2 perforaciones. Estos elementos fueron utilizados por Ekman (1925) para erigir su subespecie. Por estas características planteadas anteriormente, *Cladodactyla crocea croceoides* (Ekman 1925) es sinónimo de *Cladodactyla crocea* (Lesson 1830) y por prioridad el nombre de Lesson es el válido.

Por otra parte O'Loughlin *et al.* (2009) es la cita más reciente que menciona a *Cladodactyla crocea* como posible especie incubadora y Wyville-Thomson (1878) y Bell (1908) son reportes previos del comportamiento de incubación en esta especie. O'Loughlin *et al.* (2009) reporta en su publicación incubantes en enero, mientras que los registros del material utilizado del National Museum of Victoria (NMV F160031) informan que el material es de Banco Burdwood y fue recolectado el 21 de mayo 2004. En ejemplares de agosto de 2012, aguas afuera de Mar del Plata, se encontraron 10 hembras incubantes (fig. 36 a., b.), confirmando nuevamente que este comportamiento está presente en *C. crocea* y posiblemente tenga un mínimo de cuatro meses teniendo en consideración el presente reporte y el de O'Loughlin *et al.* (2009). No fue registrado el comportamiento en septiembre ni en marzo, en donde se encontró a *C. crocea* (ver material examinado de *C. crocea*).

Esto último contradice con Wyville-Thomson (1878) que encuentra ejemplares de hasta 100 mm con incubantes en enero, pero los tamaños cercanos a 100 mm dejan dudas respecto a la identificación. En el Mar Argentino *Cladodactyla crocea* tiene tallas de hasta 30,2 mm. Wyville-Thomson (1878) no da información de los osículos, ni deja registrado los lotes observados, pero la diferencia de tallas indica que se trata de otra especie. Bell (1908) no indica fechas ni tallas. De los reportes previos mencionados no existía una clara información respecto a la mecánica del comportamiento, pero los ejemplares obtenidos permitieron observarlo. En los individuos incubantes colectados en agosto de 2012 existen claramente 2 franjas ambulacrales con podios bien definidos, los cuales se encuentran retraídos en todos los organismos estudiados de otros meses (incluso aquellos sin incubantes del mes de agosto). Los podios presentes en cada una de las bandas ambulacrales se unen entre sí generando un tubo dentro en el cual las crías son protegidas.

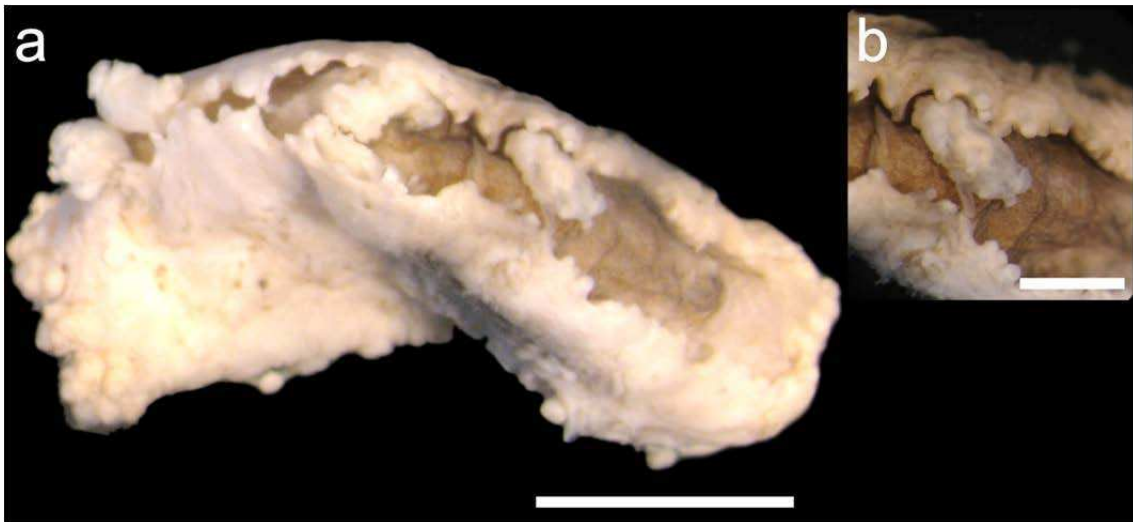


Figura 36. Ejemplar hembra de *Cladodactyla crocea* con incubantes en el dorso. Escala a: 5 mm b: 2 mm.



### Sección 3 - familias Sclerothyonidae y Sclerodactylidae

Familia Sclerothyonidae Thandar, 1989

Diagnosis (modificado de Smirnov 2012 y de Martínez & Brogger 2012): 10 tentáculos, 2 ventrales reducidos, podios en los radios. Anillo calcáreo con prolongaciones posteriores en las piezas radiales más largas que las piezas y divididas. Piezas del anillo macizas. Osículos en forma de mesas con 2 ó 4 pilares y botones con cerca de 10 perforaciones.

Género *Thandarum* Martínez & Brogger, 2012

Diagnosis (modificada de Martínez & Brogger 2012): Podios no retráctiles restringidos a los ambulacros. Osículos con mesas de 4 pilares y botones. Barras en podios y placa terminal con forma de estrella, tentáculos con barras y rosetas en el introverto.

Especie tipo: *Thandarum hernandezii* Martínez & Brogger, 2012

#### ***Thandarum hernandezii* Martínez & Brogger, 2012**

*Thandarum hernandezii*: Martínez & Brogger, 2012: 1; Martínez *et al.*, 2013: 1

Localidad tipo: Provincia de Buenos Aires, 36°10'S - 55°54'O, 15 m

Material examinado: Holotipo, Provincia de Buenos Aires, 36°10'S - 55°54'O, 15 septiembre 2009, 15 m: (MACN-In 39256). Paratipos misma localidad y fecha del holotipo: 6 ejemplares (MACN-In 39257/1-6).

Descripción: Cuerpo ligeramente curvado, hasta 14,1 mm, tegumento fino y suave; en vida rosado-anaranjado, preservado blanco; ano y tentáculos terminales; 10 tentáculos dendríticos, 2 ventrales reducidos. Cuerpo con doble hilera de podios restringida a los radios, trivium y bivium completos (fig. 37 a., b.). Anillo calcáreo no tubular, piezas radiales e interradales unidas en la base, radiales con prolongaciones posteriores en mosaico, 3-4 piezas. Piezas radiales 3 veces mayores que interradales (fig. 37 c.). Vesícula de Poli 1, canal pétreo bifurcado, 1 madreporito en forma de dos riñones.

Árboles respiratorios con múltiples ramas extendidas hasta la mitad del cuerpo, gónadas unidas al gonoducto hacia la mitad del cuerpo, con múltiples ramas extendidas por todo el celoma. Osículos del tegumento como botones de 50–80  $\mu\text{m}$  de largo con 4 orificios hasta más de 10 perforaciones y mesas de cuatro pilares típicamente de 130  $\mu\text{m}$  de alto y 260  $\mu\text{m}$  de diámetro. Podios con barras de 2 orificios centrales y 2 terminales, placa terminal en forma estrellada con múltiples perforaciones típicamente 80–120  $\mu\text{m}$  de diámetro. Introverto con rosetas 40–55  $\mu\text{m}$  de largo y tentáculos con barras 80–100  $\mu\text{m}$  de largo con 1 a múltiples perforaciones terminales (fig. 38 a., b., c., d.).

Observaciones. Este género al momento de la publicación se encontraba en la familia Sclerodactylidae, subfamilia Sclerothyoninae. Luego Smirnov (2012) eleva a la subfamilia Sclerothyoninae al status de familia. La familia Sclerothyonidae contiene en la actualidad a *Sclerothyone*, *Temparena* y *Thandarum*.

Distribución: Provincia de Buenos Aires (36°10'S - 55°54'O).

Distribución batimétrica: 15 metros.

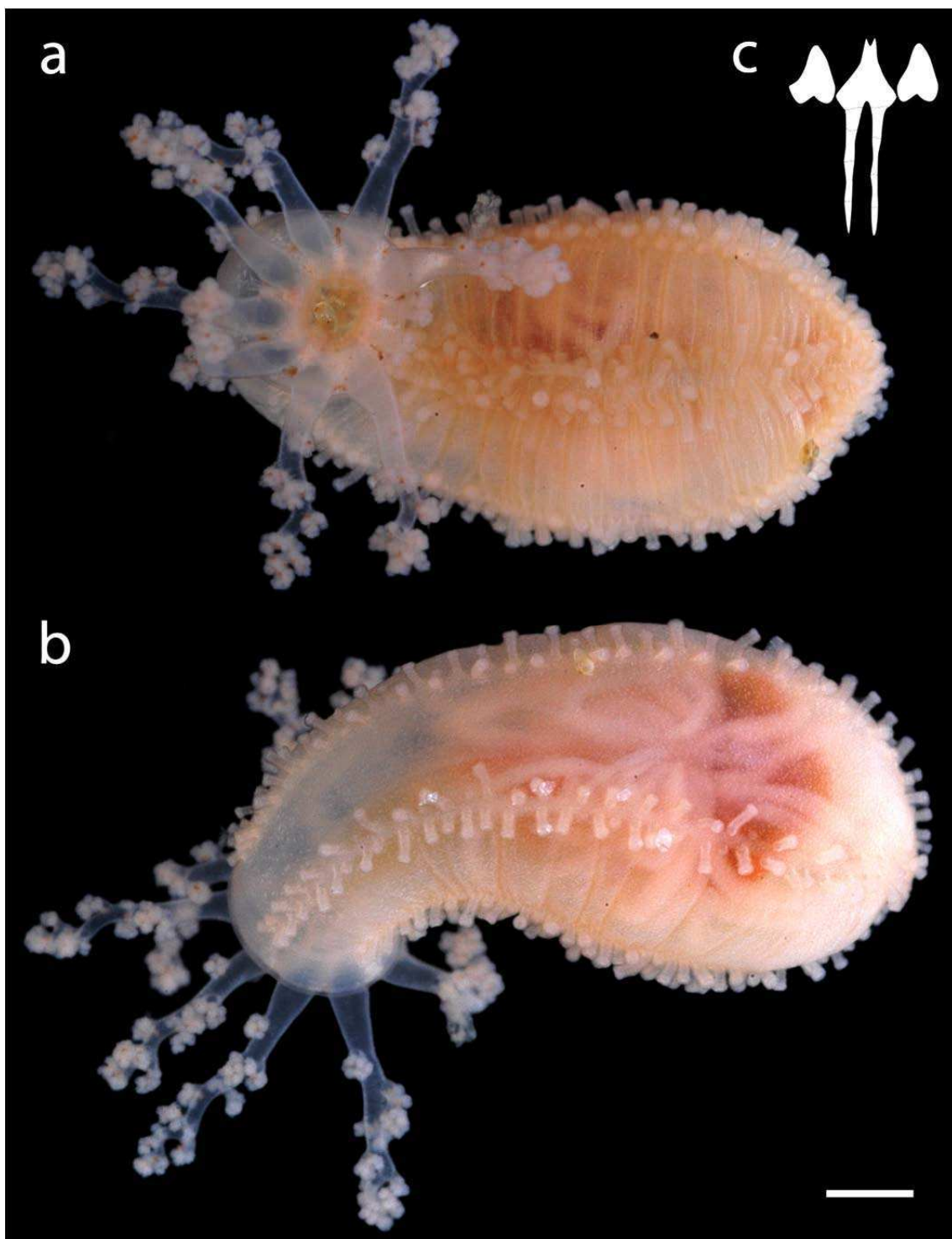


Figura 37. Holotipo de *Thandarum hernandezii* de Provincia de Buenos Aires (MACN-In: 39256). a. Vista dorsal. b. Vista ventral. c. Esquema del anillo calcáreo. Escala: 1 mm.

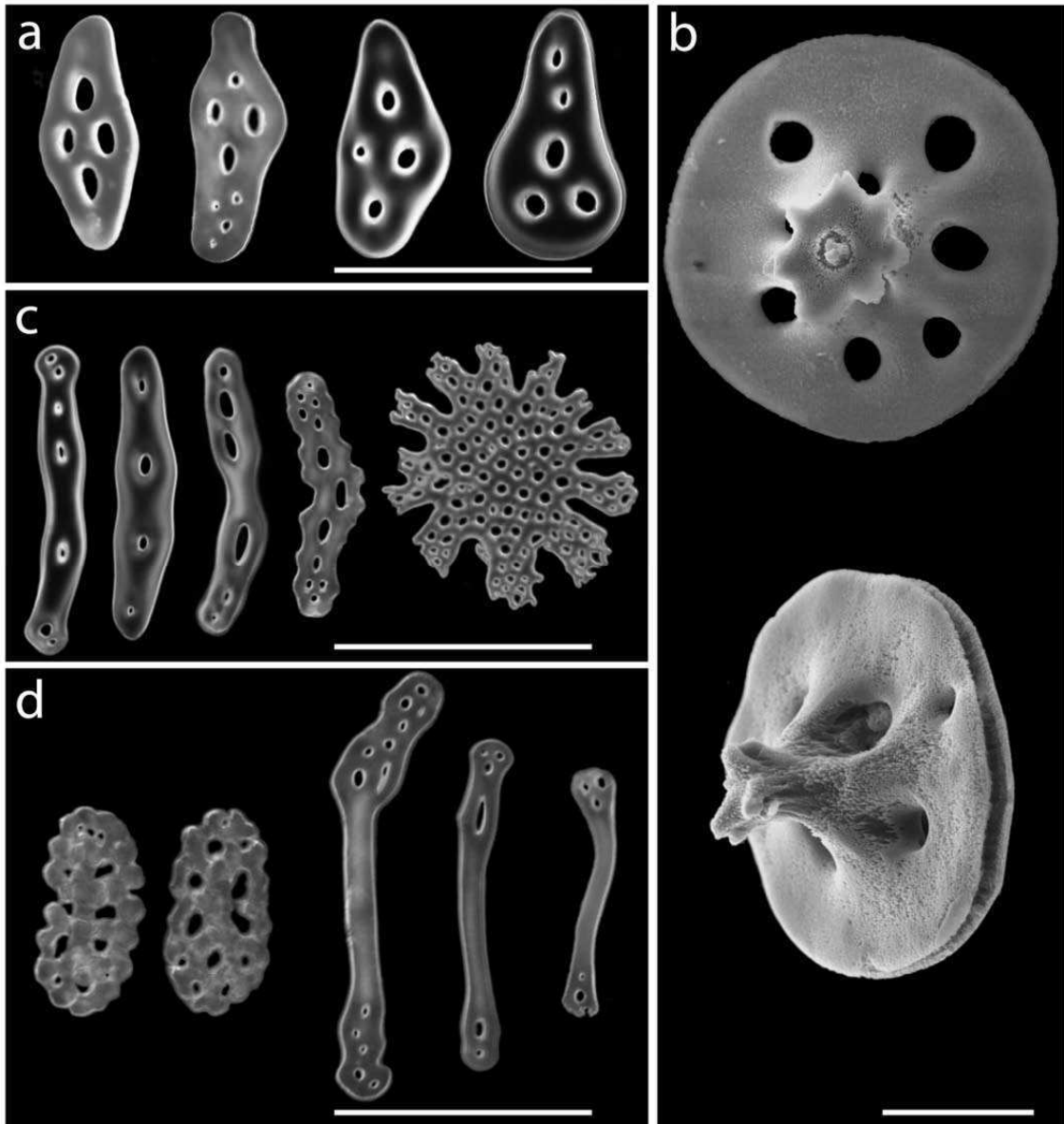


Figura 38. Imágenes de osículos de *Thandarum hernandezii*. a. Botones de la pared del cuerpo. b. Mesas de cuatro pilares de la pared del cuerpo. c. Barras y placa terminal estrellada de los podios. d. Barras de los tentáculos y rosetas del introvert. Escalas a, c y d: 50  $\mu\text{m}$ ; b: 100  $\mu\text{m}$ .

Familia Sclerodactylidae Panning, 1949

Diagnosis (según Martínez *et al.* 2012): Dendroquirótido de 10 tentáculos. Podios a lo largo del radio y usualmente en el interrradio, a veces papiliformes. Anillo calcáreo alto; piezas radiales e interr radiales no fragmentadas, conectadas a lo largo de toda la pieza formando un tubo; piezas radiales con procesos posteriores de tamaño mediano, generalmente subdivididos en 3-4 piezas segmentos de igual tamaño. Osículos en forma de mesa de 2 y cuatro pilares y placas, a veces canastas y botones.

Género *Havelockia* Pearson, 1903

Diagnosis (según Thandar 1989): Anillo calcáreo corto, robusto, sólo con prolongaciones anteriores libres; procesos posteriores en pares, en las piezas radiales, divididos en múltiples piezas. Osículos de la pared del cuerpo como mesas en forma de discos, perforadas con cuatro orificios centrales y cuatro periféricos más pequeños, que pueden estar ausentes o reducidos; dos pilares unidos en el ápice en forma de diente.

Especie tipo: *Havelockia herdmani* Pearson, 1903

***Havelockia pegi* Martínez, Thandar & Penchaszadeh, 2013**

*Havelockia pegi* Martínez, Thandar & Penchaszadeh, 2013: 1

Localidad tipo: Villarino, Provincia de Chubut, 42°25'S - 64°31'O, 10 m.

Material examinado: Holotipo, Villarino, Golfo San José, Provincia de Chubut, 42°25'S - 64°31'O, septiembre 2006, 10 m (MACN-In 39019). Paratipos. Provincia de Buenos Aires, 38°15'S - 57°15'O, 9 septiembre 2009, 48 m: 2 paratipos (MACN-In 39021). Villarino, Golfo San José, Provincia de Chubut, 42°25'S - 64°31'O, 10m: 1 paratipo (MACN-In 39020). El sótano, Golfo San Matías, Provincia de Río Negro, Argentina, 41°00'S - 65°08'O, noviembre 2011, 15 m: 1 paratipo (ICML-UNAM 5.195.0). San Matías, Provincia de Río Negro, 41° 20'S - 62° 59'O, 16 noviembre 2009, 34 m: 1 paratipo (CNP-INV 415).

Descripción: Todos los individuos parcialmente eviscerados; largo hasta 86 mm. Cuerpo desde forma en U a cilíndrico. Color en vida y en alcohol, castaño con tentáculos púrpura en vida y violeta claro o castaño fijados. Podios distribuidos en todo el cuerpo sin ningún tipo de arreglo (fig. 39a.). Podio máximo de hasta 2 mm de largo, ventosas bien desarrolladas. 10 tentáculos, arborescentes, dos ventrales reducidos a 1/4 del tamaño de los ocho restantes. Dientes anales presentes. Anillo calcáreo corto-tubular con placas compactas, fusionadas en gran parte de su largo; procesos posteriores de a pares en las piezas radiales de largo moderado, divididas en 3-4 segmentos (fig. 39b.). Vesícula del Poli simple, forma de saco, libre en lado izquierdo del mesenterio; canal pétreo largo, en lado derecho del mesenterio, madreporito lenticular. Gónada del holotipo madura, dividida en dos racimos de túbulos anclados al medio del cuerpo, ocupando gran parte del celoma. Árboles respiratorios, cada uno con dos ramas que se extienden a lo largo del cuerpo, la rama derecha ligeramente más larga. Músculos longitudinales dispuestos en cinco bandas bien desarrolladas. Músculos retractores unidos a las piezas radiales. Cloaca de largo cercano a 1/4 - 1/5 del largo del cuerpo.

Osículos del cuerpo poco abundantes, sólo unos pocos detectados, especialmente en la región anal y base de los podios, compuesta por mesas oblongas o irregulares, cuyo disco (65-160  $\mu\text{m}$ ) presenta 4-8 orificios y la espira 2 pilares cortos a veces fusionados en su extremo. Osículos de los podios como mesas de cuatro orificios rectas o ligeramente curvadas (115-172  $\mu\text{m}$ ), con cuatro orificios centrales y un orificio a cada terminal, espira de 2 pilares con dientes en su extremo o bien espira disminuida o ausente. Placa terminal circular 225  $\mu\text{m}$ , con orificios centrales pequeños y grandes hacia el exterior. Introvertos y tentáculos con rosetas 30-62  $\mu\text{m}$  (fig. 40 a., b., c., d.; fig. 41 a., b.).

Observaciones: Todos los individuos examinados, presentaban cierto grado de evisceración, incluso en algunos individuos (no contemplados en el material analizado) no se encontraron los tentáculos, el anillo calcáreo y el primer tramo del tracto digestivo. En contraposición con lo diagnóstico de este comportamiento, se presenta la dificultad de no contar con varios caracteres importantes, principalmente el anillo calcáreo y los tentáculos (tanto coloración, forma, número como osículos presentes) (Thandar 1989).

Hábitat: arena, conchilla y grava.

Distribución: Océano Atlántico, desde Provincia de Buenos Aires, Mar del Plata (38°15'S - 57°15'W) hasta Provincia de Chubut, Villarino (42°25'S - 64°31'W).

Distribución batimétrica: 10-48 m.

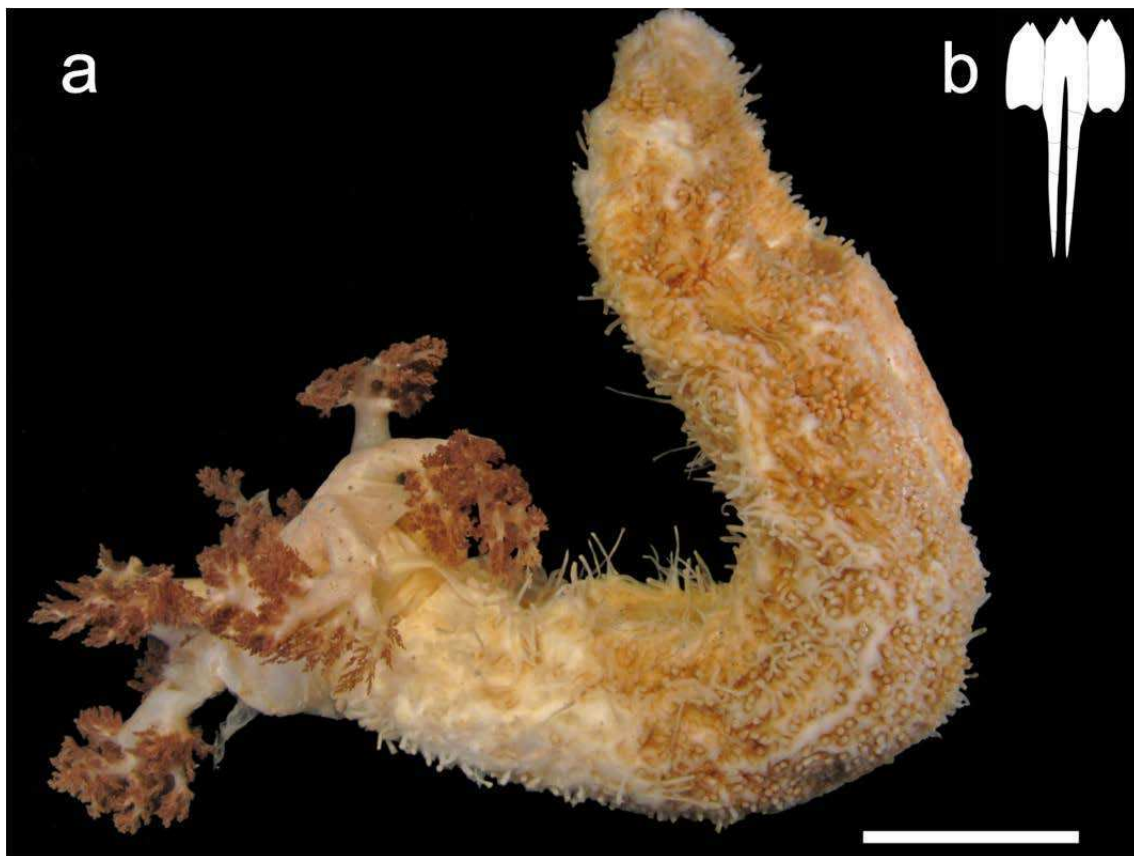


Figura 39. Holotipo de *Havelockia pegi*, MACN-In 39019. a. Ejemplar en vista lateral. b. Anillo calcáreo. Escala: 2 cm.



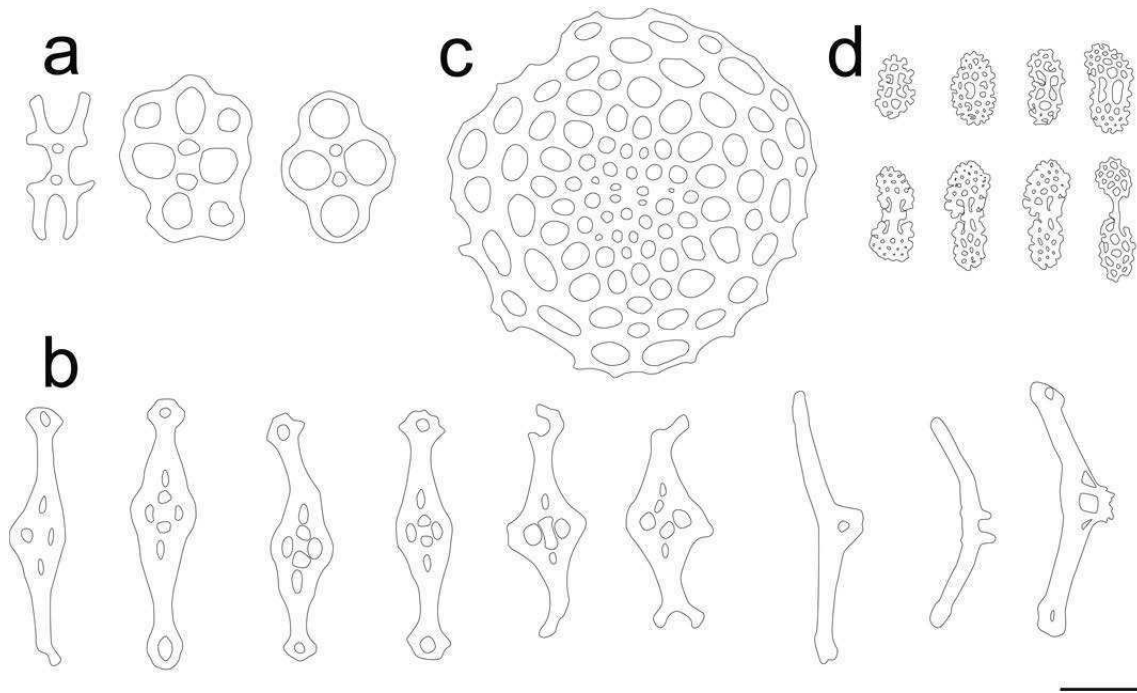


Figura 40. Esquema de los osículos de *Havelockia pegi*. a. Mesas de la pared del cuerpo. b. Mesa tetraperforada de los podios. c. Placa terminal de podios. d. Rosetas del introvert y tentáculos. Escala: 50  $\mu$ m.

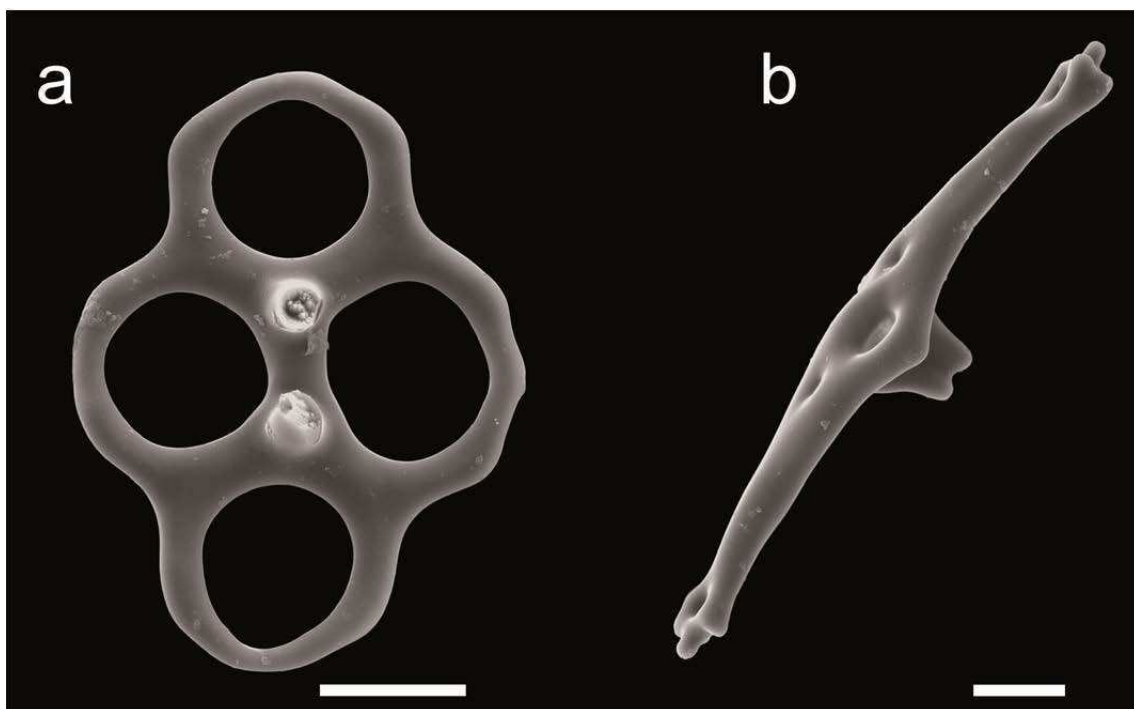


Figure 41. Imágenes de los osículos de *Havelockia pegi*. a. Mesa de la pared del cuerpo cerca del ano. b. Mesa tetraperforada del podio. Escala: 20  $\mu$ m.

## Discusión de las familias Sclerodactylidae y Sclerothyonidae

La familia Sclerodactylidae según Pawson & Fell (1965) y posteriormente Thandar (1989), estaba compuesta por tres subfamilias, Cladolabinae, Sclerodactylinae y Sclerothyoninae. Por la forma del anillo calcáreo, los géneros *Thandarum*, *Sclerothyone* Thandar, 1989 y *Temparena* Thandar, 1989 fueron dispuestos dentro de la subfamilia Sclerothyoninae. Por otro lado en la subfamilia Sclerodactylinae se encuentra el género *Havelockia*, *Coronatum* y *Pseudothyone*. Por último en la subfamilia Cladolabinae, incluye al género *Euthyonidiella*. A partir de la presencia de un anillo calcáreo con prolongaciones posteriores, las dos especies reportadas para el Mar Argentino, *Thandarum hernandezii* y *Havelockia pegi*, hasta el trabajo de Smirnov (2012) pertenecían a la familia Sclerodactylidae. Sin embargo las diferencias observadas a nivel del anillo calcáreo son justificativo suficiente para separar las dos subfamilias. El anillo calcáreo de *Havelockia pegi* presenta piezas robustas y de gran área con prolongaciones posteriores de hasta 3 veces el largo de las piezas del anillo, mientras que para *Thandarum hernandezii*, el anillo calcáreo se encuentra reducido a pequeñas piezas y las prolongaciones son hasta 8 veces más largas que las piezas del anillo (Martinez & Brogger 2012; Martinez *et al.* 2013). Esta diferencia es marcada también por Thandar (1989) en su esquema de los anillos calcáreos de la familia Sclerodactylidae. Por lo tanto se adopta el criterio de Smirnov (2012), y se incluye a *Havelockia pegi* en Sclerodactylidae y *Thandarum hernandezii* en Sclerothyonidae.

En América del Sur la familia Sclerodactylidae presenta además las especies *Pseudothyone belli* (Ludwig, 1887) y la recientemente publicada *Coronatum baiensis* Martins & Souto, 2012. Para la familia Sclerothyonidae encontramos a *Thandarum hernandezii* y por último para la familia Cladolabidae a *Euthyonidiella dentata* Cherbonnier 1961. Estas son las especies reportadas para la región pero considerando publicaciones recientes (Martinez & Brogger 2012; Martins *et al.* 2012; Martinez *et al.* 2013) el conocimiento de la región se encuentra en progreso, siendo *H. pegi*, el primer miembro confirmado de la familia Sclerodactylidae registrado para el Atlántico Sudoccidental.

Particularmente *H. pegi* presenta una baja cantidad de osículos en la pared del cuerpo, placas terminales circulares y rosetas tanto en introvertos como tentáculos, estas

características son distintivas y sólo comparables con especies de aguas cálidas. Ejemplos de esto son las especies *H. discolor* (Sluiter, 1901) que no presentan osículos en la pared del cuerpo y *H. conciliatrix* (Sluiter, 1901) con osículos sólo en los podios. Además la especie *H. conciliatrix* posee papilas cónicas y una región interr radial dorsal desnuda y *H. discolor* barras en los tentáculos, característica que conjuntamente con la ausencia de osículos en la pared del cuerpo y en los podios, permite distinguirla de *H. pegi*. Observando a otros esclerodactílidos de América del Sur, *C. baiensis* posee mesas ovales y discos con verrugas (Martins *et al.* 2012) mientras que *P. belli* botones con verrugas y no posee mesas en la pared del cuerpo.

La especie *Havelockia pegi* posee osículos del cuerpo similares a los de *Pentamera chilensis* (Ludwig, 1887) y dicha situación, sumada a la dificultad que presenta *H. pegi* en detectar los osículos en forma de mesa cerca del ano, podría haber generado confusión en las identificaciones. Hernández (1985) en su tesis de doctorado identifica ejemplares de la especie *Pentamera chilensis* para Chubut, Golfo Nuevo. Sin embargo cercano a esta región no fue reportada, aunque sí se encontró *H. pegi* (ver material examinado de *H. pegi*). Con individuos más pequeños podría ser posible que la distribución de los podios deje espacios interambulacrales que en adultos no se observan, y dado que las tallas que registra Hernández (1985) son hasta 40 mm, sería posible que dichos individuos hayan sido confundidos con *H. pegi*. Algo similar ocurre con el material observado por Zaixso & Lizarralde (2000) quienes también señalan a *P. chilensis* para el Golfo San José; aunque ese material no pudo ser examinado en este trabajo de tesis, posiblemente se trate de *H. pegi*. Claramente *H. pegi* difiere de *P. chilensis* por la presencia de podios en los interambulacros y el anillo calcáreo, el cual es una estructura maciza y no formada por varias piezas como sí ocurre con los miembros de la familia Phyllophoridae y en particular con las especies del género *Pentamera*.

El anillo calcáreo con prolongaciones posteriores es un carácter diagnóstico, para el Mar Argentino, de las especies *Thandarum hernandezii* y *Havelockia pegi*. Sin embargo, mientras que para *T. hernandezii* observamos podios en los interambulacros, *H. pegi* posee podios en todo el cuerpo, no solo en ambulacros. Además *T. hernandezii* posee mesas de cuatro torres en todo el cuerpo mientras que *H. pegi* tiene mesas de solo 2 torres en la región cercana al ano (Martinez & Brogger 2012; Martinez *et al.* 2013).

## Discusión global de la sección taxonomía

La especie *Neopsolidium convergens* fue asignada por Pawson (1964) como especie tipo del género *Neopsolidium*, dicho género fue creado para incorporar a las especies de la familia Psolidae con suela poco marcada. En diversas publicaciones sobre la fauna del Pacífico, Deichmann (1941, 1947) establece que esta especie, que fuera descrita por Hérouard (1901) en el género *Cucumaria* y asignada por Perrier (1904) al género *Psolidium*, posee suficientes caracteres como para no pertenecer a este género. El material observado conjuntamente con la morfología de la familia Psolidae llevaría a pensar que esta especie no pertenece a la familia Psolidae, para la cual se observan escamas y una suela bien definida como recopila O'Loughlin & Maric (2008) en su publicación de las especies del género *Psolidium*. Estas características no están presentes en la especie *Neopsolidium convergens*. Por el contrario en la región dorsal existe una gran cantidad de osículos, similar a los observado para diversos miembros de la familia Cucumariidae y descrito por diversos autores (Hernández 1981, O'Loughlin *et al.* 2009, Pawson *et al.* 2010). Con la información previa y el material examinado en este trabajo, de diversas tallas de *Neopsolidium convergens*, se concluye que esta especie pertenece a la familia Cucumariidae, principalmente por la ausencia de una suela y de escamas dorsales y además por presentar boca y ano en posición terminal, a diferencia de Psolidae que se encuentran sobre la superficie dorsal (Hernández 1981, O'Loughlin & Maric 2008, O'Loughlin *et al.* 2009, Pawson *et al.* 2010).

A pesar de encontrarse en dos familias distintas y poseer caracteres internos diagnósticos (propios de ambas familias), las especies *Hemioedema spectabilis* y *Havelockia pegi* presentaron externamente algunas similitudes que podrían dar lugar a una identificación errónea, dado el solapamiento en su distribución (Hernández 1981). Externamente resulta diagnóstica la coloración de los tentáculos, *Hemioedema spectabilis* presentan una coloración similar a la del cuerpo, mientras que *Havelockia pegi* es marcadamente más oscuro, violeta en el organismo vivo y castaño cuando está fijado.

Dentro de las especies de Dendrochirotida con distribución en el Mar Argentino, para este trabajo fueron encontradas un total de 14, 12 redescritas y 2 nuevas especies para la ciencia. Por otro lado en la bibliografía son citadas además: *Heterocucumis*

*steineni*, *Heterocucumis godeffroyi*, *Trachythyone peruana*, *Pseudocnus cornutus*, *Pentamera chiloensis* y *Psolus marcusii* (Pawson 1969, Tommasi 1971, Hernández 1985, O'Loughlin 2002).

Las especies *Trachythyone peruana*, *Pseudocnus cornutus*, *Psolus marcusii* y *Pentamera chiloensis*, ya fueron discutidas en cada una de las secciones. En cuanto a las especies del género *Heterocucumis*, *H. godeffroyi* tiene un registro reciente para Perú (Solís-Marín *et al.* 2013), confirmando su distribución en el Pacífico central. Además Deichmann (1941, 1947), Pawson (1969) y Solís-Marín *et al.* (2012) describen a esta especie para aguas chilenas y peruanas, siendo Chiloé el punto más austral de su distribución. La especie es reportada para la zona del estrecho de Magallanes y para Islas Kerguelen por O'Loughlin (2002), generando sospechas respecto a su verdadera distribución. Por otro lado Pawson (1969) indica que esta especie posee, en lo que respecta a los osículos, la posibilidad de confusión con las especies del género *Pseudocnus* con distribución tanto en Chile como en Argentina. Además, Solís-Marín *et al.* (2013) destacan que la amplitud en la distribución de esta especie podría estar errada y los registros requieren de verificación.

En el caso de *Heterocucumis steineni*, la localidad tipo es Islas Georgias del Sur (Ludwig 1898a). Pawson (1969) indica que la especie podría no distribuirse en Mar Argentino. Solo dos registros citan a esta especie en Argentina y en Antártida e Islas Georgias del Sur (O'Loughlin 2012, De Moura *et al.* 2012). Su dudosa amplia distribución hace suponer que la especie no está en nuestro país.

Entre algunos problemas taxonómicos resueltos en este trabajo, *Psolus segregatus* no es una subespecie de la especie europea *Psolus squamatus*. El conflicto con la especie *Pseudocnus leoninus* es discutido, y no es subespecie de *Pseudocnus dubiosus*, está última solo con distribución en aguas peruanas y del norte de Chile. Además *Cladodactyla crocea croceoides* es considerada un sinónimo de la especie *Cladodactyla crocea*.

Localmente todas las especies de la familia Psolidae pueden distinguirse por las valvas orales y el número de escamas entre el ano y la boca como fuera observado también para las especies de *Psolus* por Ekman (1925) y Pawson (1969). Lo que permitiría en estos grupos tener una alternativa en la diagnosis cuando los osículos son morfológicamente similares.

*Havelockia pegi* como *Thandarum hernandezi*, son las únicas especies de Dendrochirotida encontradas en este trabajo para el Mar Argentino presentando anillo calcáreo con prolongaciones posteriores. En América del Sur se suman *Pseudothyone belli* (Ludwig, 1887), *Coronatum baiensis* Martins & Souto, 2012 y *Euthyonidiella dentata* Cherbonnier 1961. De estas cinco especies, tres son reportadas para la región en publicaciones recientes (Martinez & Brogger 2012; Martins *et al.* 2012; Martinez *et al.* 2013). Esto sería indicativo de la necesidad de profundizar los estudios sobre los dendroquirótidos y holotúridos y la posibilidad de que existan más especies aún no descritas.

No se registraron procesos de incubación no reportados en trabajos anteriores para la familia Psolidae. Sin embargo, al igual que ocurriera con *Cladodactyla crocea*, sería factible que la reproducción sea de corta duración y de esta manera no se haya detectando el mismo en los meses analizados. Lo mismo podría ocurrir también con otras familias. Respecto a *Psolus patagonicus*, para el cual existían reportes tentativos, el proceso de incubación es de cerca de 9 meses (Giménez & Penchaszadeh 2010), facilitando éste amplio intervalo temporal su reporte.

Los osículos son diagnósticamente importantes como fuera visto por numerosos autores (*e.g.*: Hyman 1955, Hendler *et al.* 1995, Pawson 2007, Pawson *et al.* 2010). Sin embargo, para ciertos grupos, los caracteres externos pueden resultar igualmente diagnósticos (Ekman 1923, Pawson 1969) especialmente en la familia Psolidae, cuyas escamas externas, posición y número de valvas orales y la presencia y ausencia de podios, permiten tratar con material tipo sin dañarlo. Por otro lado en cucumáridos, la especie *Pseudocnus leoninus* poseen ambulacros bien definidos en la región dorsal, mientras que en *Cladodactyla crocea* están reducidos. Considerando a las especies *Thandarum hernandezi* y *Havelockia pegi*, la primera presenta podios restringidos a los ambulacros mientras que la segunda los presenta en todo el cuerpo.

Los caracteres externos son una gran herramienta, aunque recién a fines del siglo pasado comenzaron a tener mayor peso en las identificaciones. En este sentido podemos comparar reportes de Deichmann (1941) y de Samyn *et al.* (2010) que se diferencian en la importancia relativa de la forma de los osículos, en el primero forma parte del 80 % de la descripción (incluyendo la descripción de nuevas especies) mientras que en el segundo es menos del 50%. A pesar que las formas de los osículos son de gran

importancia en las diagnosis, en la actualidad las descripciones de caracteres no relacionados con los osículos han aumentado (Martinez *et al.* 2012, Martins *et al.* 2012a,b, Martinez *et al.* 2013, Solís-Marín *et al.* 2013, Thandar 2013) lo cual favorecería la identificación de aquellos grupos para los cuales los osículos son similares (Ekman 1923).

## Capítulo 2 – Aspectos sobre la filogenia de los dendroquirótidos del Mar Argentino

### Introducción

La relación filogenética se basa en el marco de la reproducción sexual y que las diversas poblaciones están genéticamente separadas una de otra. Este concepto de poblaciones reproductivas es lo que se conoce como especies para la filogenia. Las relaciones están basadas en ancestros comunes, aquellas que poseen ancestros comunes más recientes se dirá que están más relacionadas que aquellas que poseen un ancestro común más antiguo. Gráficamente se puede representar con un árbol filogenético, el cual presenta grupos monofiléticos los cuales son especies que están más relacionadas entre sí que las de otros grupos monofiléticos (Henning, 1965). Por otro lado grupos polifiléticos son aquellos que presentan características similares, pero donde las mismas surgieron de manera paralela en diferentes ancestros, denominándose a este concepto como convergencia (Henning, 1965). El análisis filogenético se esquematiza con árboles denominados cladogramas, los mismos establecen que los nodos son ancestros y entre nodos se realizan cambios en los estados de los caracteres. Aquel cladograma con el menor número de cambios según el método de parsimonia, es el más apropiado.

Es inevitable que la clasificación de los organismos basándose en el parecido morfológico (sin olvidar la ontogenia y la distribución geográfica) lleve a descubrir los sucesivos grados de relación filogenética. De los textos de Henning (1965) se desprende que en un caso ideal en que el sistema taxonómico esté bien desarrollado, los géneros de una determinada familia deberían encontrarse dentro de un grupo monofilético, dado que los mismos poseen un ancestro común.

En el capítulo de taxonomía se realizó un resumen del histórico ordenamiento taxonómico de la clase Holothuroidea y en particular del orden Dendrochirotida. Respecto su filogenia es el trabajo de Kerr & Kim (2001) uno de los primeros en resumir, a partir de diversos trabajos (Selenka 1867; Semper 1868; Östergren 1907; Pawson & Fell 1965), las relaciones filogenéticas que se desprenden de ellos a partir de caracteres morfológicos en la clase Holothuroidea.

Tanto a partir de datos morfológicos como moleculares, es que diversos trabajos consideran que los equinoideos son un grupo hermano de los holotúridos (ver Janies



2001, Smith & Reich 2013) dando por resultado el grupo denominado Equinozoa, término que se utiliza convenientemente a la hora de describir hábitats o formas del cuerpo (Pawson, 2007).

En estudios de filogenia planteados por Kerr & Kim (2001) y Samyn *et al.* (2005) sólo se tratan los órdenes Synaptida y Aspidochirotida, utilizando caracteres morfológicos. Existen otros que plantean las relaciones filogenéticas pero utilizan caracteres moleculares, Smith (1997) plantea las diferencias entre una y otra técnica mostrando las limitaciones de ambas y que tal vez la forma más acabada sea utilizando ambas. La información obtenida a partir del registro fósil permite el estudio de los ancestros y la idea real de filogénia. La única posibilidad de realizar estudios comparativos entre el registro fósil y los actuales es con caracteres morfológicos, los cuales, al comparar con miembros del registro fósil pocas veces existe posibilidad de incorporar datos moleculares (Kerr & Kim 2001). El registro fósil en holoturios, presenta grandes dificultades por la proporsión de tejido blando que estos poseen, lo cual se ve reflejado en lo pobre de su literatura paleontológica (Pawson, 2007). Trabajos como los de Kerr & Kim (1999, 2001), Pawson (1980) y Smith & Reich (2013) entre otros, son de los únicos que se focalizan en temáticas paleontológicas en holoturios. Sin embargo los esfuerzos realizados en diversas áreas plantean un mayor número de trabajos a futuro (Pawson, 2007). Las dos estructuras más importantes en cuanto al registro fósil son el anillo calcáreo y las piezas de carbonato de calcio tanto de escamas como osículos (Gilliland, 1993). Estas estructuras son las que permiten el análisis del registro fósil.

En el último trabajo de Smirnov (2012) sobre la clase Holothuroidea se plantea un ordenamiento que recopila la información en más de 100 años de investigación en holoturios. Del mismo se desprende una filogenia coincidente, a grandes rasgos, con lo planteado por Smith & Reich (2013) y por Kerr & Kim (2001) aunque muchas de las modificaciones realizadas a nivel de familias aún están siendo estudiadas.

Respecto al registro fósil, Reich (2010) deduce que los primeros holoturios habrían aparecido hacia el Ordovinicico Superior. A fin de estudiar los cambios en la morfología de los holoturios, Smith & Reich (2013) analizaron material de Palaeocucumaria el cual es uno de los mejor preservados y data del Devónico Próximo, es decir, más cercano a la actualidad, que el primer holoturio del Ordovícico Superior.

Trabajos como el de Smith & Reich (2013) permiten un estudio más exhaustivo del anillo calcáreo, madreporito y canal pétreo entre otros caracteres. El estudio del anillo calcáreo en este género permitió plantear la homología entre esta estructura y la linterna de Aristóteles (Smith & Reich 2013), probando la cercanía evolutiva entre los equinoideos y los holoturios.

En equinodermos en general se han realizado diversos análisis filogenéticos empleando datos moleculares (*e.g.* Cohen *et al.* 2004; O'Loughlin & Waters 2004; Stöhr *et al.* 2012) incluso algunos donde para holotúridos se han incorporando genes ribosomales y mitocondriales (Arndt *et al.* 1996; Solís-Marín *et al.* 2004; Kerr *et al.* 2005; El-Naggar *et al.* 2008; Honey-Escandón *et al.* 2012). Es empleando caracteres moleculares que Smith & Reich (2013) proponen que los sináptidos son el grupo basal dentro de los holotúridos. Al analizar el dendrograma basado en caracteres moleculares y bajo la premisa que la internalización del madreporito y su descalcificación ocurrió dos veces de manera independiente. La primera en Synaptida y la segunda en el grupo Aspidochirotida + Dendrochirotida y lo mismo ocurrió para ambos clados con la reducción de los tentáculos (Smith & Reich, 2013). Sumado a este resultado, al analizar los datos morfológicos incluyendo a *Palaeocucumaria*, Smith & Reich (2013) muestran resultados coincidentes en cuanto a un grupo Aspidochirotida + Dendrochirotida separado de los Synaptida, y con los Synaptida, Elasipodida como grupos basales.

En dendrochirotidos es en el trabajo de Arndt *et al.* (1996) en donde se analizan las familias del orden Dendrochirotida. En este estudio Arndt *et al.* (1996) desarrollan un cladograma a partir de dos genes, la secuencia de la citocromo oxidasa 1 y la subunidad ribosomal 16S, considerando 16 especies, 9 de las cuales se encuentran en la familia Cucumariidae, 1 especie de la familia Psolidae, 1 de la familia Phyllophoridae y 1 especie de la familia Sclerodactylidae. Por último en esta publicación y a partir de la estrecha relación genética entre las especies comparadas de familias Sclerodactylidae y Phyllophoridae se propone la unión de ambas familias (Arndt *et al.* (1996). Esto se contradice con lo propuesto por Thandar (1989) y por Smirnov (2012), él primero propone una nueva subfamilia y muestra las diferencias existentes entre los anillos calcáreos de estas últimas; y el segundo eleva a nivel de familia a dichas subfamilias planteadas por Thandar en 1989. Por último, Smith & Reich (2013) dan al anillo calcáreo un gran valor diagnóstico lo que apoyaría la taxonomía llevada adelante por Smirnov (2012).

Durante el Triásico hay una rápida divergencia del clado de las familias de Dactylochirotida, Dendrochirotida, Molpadiida y Aspidochirotida, indicando la rápida divergencia de estos grupos en ese período, los registros de algunas de las familias del orden Dendrochirotida datan de fechas similares, Ypsilothuriidae 201.9 Ma (Jurásico), Psolidae 234.3 Ma (Triásico) y Heterothyonidae 234.3 Ma (Triásico) (Kerr & Kim 2001).

Según Kerr & Kim (2001) los osículos en forma de placa y una morfología testácea surgieron y se perdieron al menos en dos oportunidades en los holoturios, dado que las placas y las escamas poseen registros previos (Devónico).

Hernández (1985) en su meritoria tesis doctoral establece una aproximación al estudio filogenético de diversas especies del Mar Argentino y Antártida. En esta aproximación utiliza ejemplares de diversos órdenes incluyendo a los dendroquirótidos. Las especies consideradas por este autor encontramos a *Psolidium dorsipes*, *Neopsolidium convergens*, *Psolus antarcticus*, *Psolus patagonicus*, *Psolus squamatus*, *Pentamera chiloensis*, *Pentamera bonaerensis*, *Pseudocnus dubiosus leoninus*, *Pseudocnus perrieri*, *Pseudocnus cornutus*, *Trachythyone peruana*, *Trachythyone parva parva*, *Trachythyone lechleri*, *Hemioedema spectabilis*, *Cladodactyla crocea*, *Bernasconidiella ornata* y *Ekmocucumis steineni*. En lo que respecta a las especies *Pentamera bonaerensis* y *Bernasconidiella ornata* son dos especies descritas exclusivamente en su tesis y por tanto no válidas, pero aún así su análisis es interesante, en lo que respecta a *P. bonaerensis*, y aunque no existe material depositado, las características descritas la hacen cercana a la especie *Thandarum hernandesi*. Hernández (1985) muestra las relaciones filogenéticas obtenidas para las especies estudiadas (fig. 42). Se destaca un agrupamiento notorio de todas las especies de la familia Psolidae, incluyendo a *Neopsolidium convergens*, la cual aparece cercana a *Psolidium dorsipes*. Las especies *Pseudocnus perrieri* y *Pseudocnus cornutus* aparecen como un grupo monofilético y se separaron de *Pseudocnus dubiosus leoninus*.

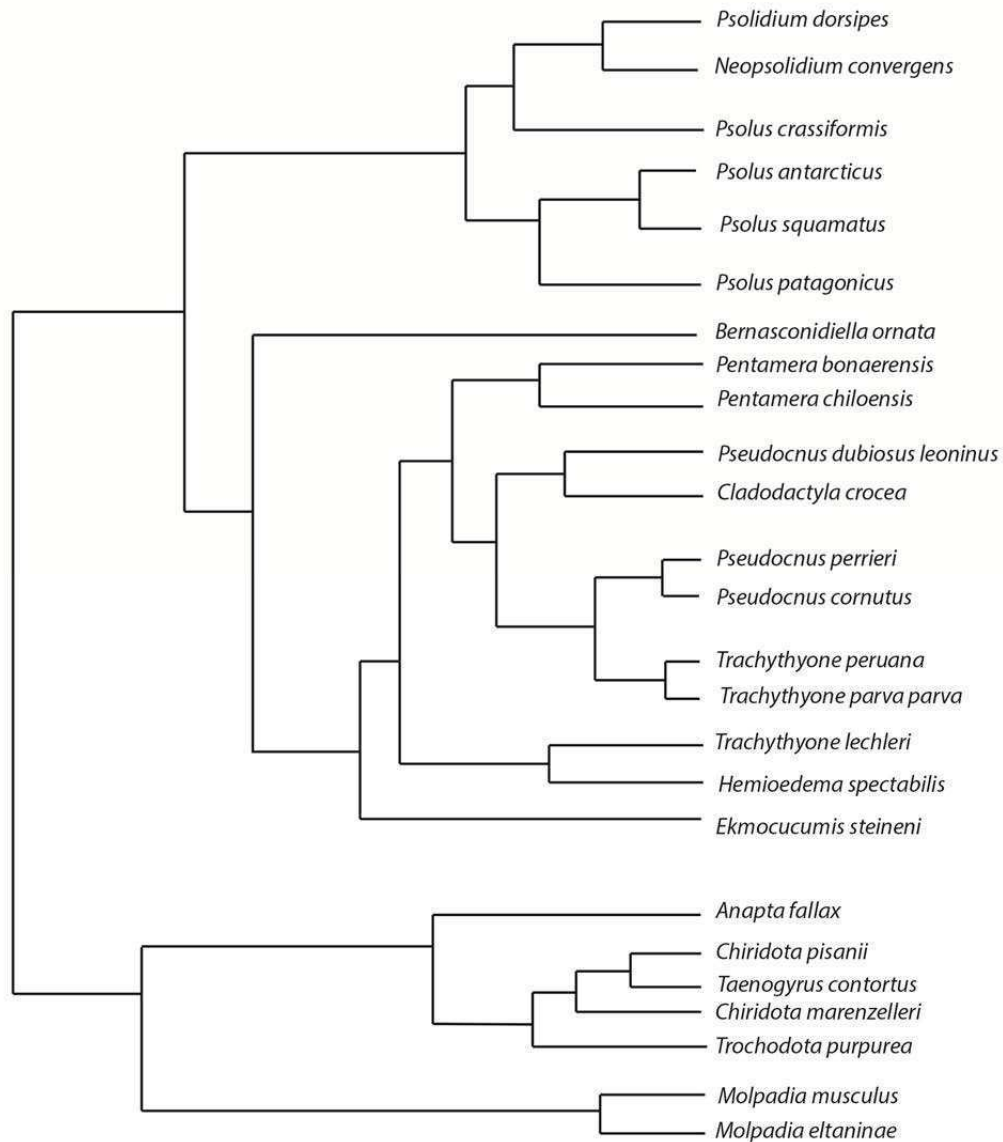


Figura 42. Relaciones filogenéticas establecidas por Hernández (1985).

Los objetivos de este capítulo son estudiar las relaciones filogenéticas entre las especies del orden Dendrochirotida. Comprobar la relación entre las de dendroquirótida y de los grupos externos. También estudiar la relación entre las especies cogenéricas y las de la misma familia, con el fin de comprobar el ordenamiento taxonomico actual para las especies del Mar Argentino. Por otro lado se espera comprobar la designación del género *Neopsolidium* en la familia Cucumariidae y reafirmar o rechazar la hipótesis planteada en el capítulo de taxonomía y ecología.

## **Materiales y métodos**

Con el fin de establecer las relaciones filogenéticas entre las distintas especies de dendroquirótidos, se utilizaron 48 caracteres. Se consideraron tanto partes blandas como duras de los organismos (desarrollados en la sección de taxonomía) basando la selección de dichos caracteres en trabajos previos (Kerr & Kim 2001, Smith & Reich 2013). Se determinaron estados discretos, los cuales permitieron realizar una matriz de datos (48 x 16). La selección de los caracteres se realizó tomando en cuenta aquellos caracteres diagnósticos y que den información significativa en la inferencia filogenética, tanto a nivel de especie como para taxones superiores. El estudio comprendió de 16 especies, 14 pertenecientes al orden Dendrochirotida, con las 4 familias desarrolladas, Psolidae, Cucumariidae, Sclerodactylidae y Sclerothyonidae. Como grupo externo, se eligieron dos especies, una perteneciente al orden Elasipodida, y otra del orden Synaptida. Algunos de los caracteres diagnósticos no se encontraron en estas especies, dado que los mismos fueron seleccionados a fin de resolver las relaciones filogenéticas del orden Dendrochirotida. En esos casos se consideró como “-“, es decir dato inaplicable. También se tomaron en cuenta caracteres diagnósticos de los grupos externos elegidos.

Para el análisis filogenético, se utilizó el análisis de máxima parsimonia con el programa TNT, con todos los caracteres de igual peso. El soporte de los nodos se midió con el soporte de Bremer (100 iteraciones), se calculó el índice de consistencia e índice de retención.

## Resultados

A continuación se enumeran los 48 caracteres y se describe de manera sencilla cada uno de ellos. Además se detallan los posibles estados de dichos caracteres, para más detalle respecto a los diversos caracteres ver capítulo 1.

1. Talla cuerpo (0. *mayor a 5 cm*; 1. *3 - 5 cm*; 2. *0 - 3 cm*): talla en centímetros del largo del cuerpo.
2. Pared del cuerpo (0. *gruesa*; 1. *escamas dorsales*; 2. *pared fina*): espesor relativo de la pared del cuerpo.
3. Suela (0. *presente*; 1. *ausente*): región ventral delimitada, distinta de la región dorsal.
4. Cuerpo (0. *aplanado*; 1. *pentagonal*; 2. *pentagonal o cilíndrico*): forma del cuerpo.
5. Extremos del cuerpo (0. *romos*; 1. *afinado hacia los extremos*): forma de los extremos del cuerpo.
6. Color (0. *igual dorso-ventralmente*; 1. *diferenciada dorso-ventralmente*): coloración del cuerpo.
7. Boca (0. *ventral*, 1. *dorsal*; 2. *terminal*): posición de la boca.
8. Ano (0. *terminal*, 1. *dorsal*; 2. *ventral*): posición del ano.
9. Valvas orales (0. *ausentes*; 1. *cinco valvas o menos*; 2. *más de cinco valvas*): escamas modificadas de la región oral.
10. Valvas anales (0. *ausentes*; 1. *presentes y cinco valvas o menos*; 2. *presentes y más de cinco valvas*): escamas modificadas de la región anal.
11. Papilas anales (0. *presentes*; 1. *ausentes*): podios modificados rodeando el ano.
12. Tentáculos (0. *más de 12*; 1. *solo 12*; 2. *10 iguales*; 3. *10 y 2 reducidos*): Número y tamaño de tentáculos.
13. Forma de los tentáculos (0. *escudo*; 1. *dendrítica*; 2. *pinnado*): Forma promedio de los tentáculos.

14. Podios (0. *dispuestos solo en ambulacros*; 1. *dispuestos en interambulacros*): disposición de los podios respecto a los ambulacros.
15. Franjas ambulacrales (0. *franjas ambulacrales presentes*, 1. *franjas ambulacrales ausentes*): regiones ambulacrales en el cuerpo.
16. Distribución de podios dorso-ventral (0. *dorsal faltante*; 1. *ninguna faltante*): podios en el cuerpo.
17. Anillo calcáreo (0. *sin prolongaciones posteriores*; 1. *con prolongaciones posteriores*): morfología del anillo calcáreo.
18. Piezas del anillo calcáreo (0. *iguales*; 1. *radiales más altas que interradales*): relación entre las piezas radiales e interradales.
19. Pieza radial AB (0. *relación ancho/alto 1*; 1. *relación ancho/alto mayor a 1*; 2. *relación ancho/alto menor a 1*): relación entre el ancho y alto de la pieza radial AB.
20. Conexión entre piezas del anillo calcáreo (0. *toda la base*; 1. *mitad de la base*; 2 *a lo largo de la pieza*): distancia de unión entre las piezas del anillo calcáreo.
21. Pieza radial o interradales (0. *múltiples piezas*; 1. *pieza maciza*): morfología del anillo calcáreo, conformación del mismo.
22. Bulbo muscular contiguo al anillo (0. *ausente*; 1. *presente*): primer tramo del tubo digestivo muscularizado, notoriamente más ancho que el resto del tubo.
23. Vesículas de Poli (0. *más de 1*; 1. *solo 1*): número de vesículas de Poli.
24. Largo canal pétreo/largo pieza radial (AB) (0. *igual a 1*; 1. *mayor a 1*; 2. *menor a 1*): Relación entre el largo del canal pétreo y el largo de la pieza radial (AB).
25. Canal pétreo (0. *no bifurcado*; 1. *bifurcado*): morfología del canal pétreo.
26. Madreporito (0. *globular*; 1. *lenticular*; 2. *forma de riñón*; 3. *rulo*): forma del madreporito.
27. Árbol respiratorio (0. *ausente*; 1. *presente*): sistema que permite la respiración cloacal.

28. Árbol respiratorio (0. *ramas iguales*; 1. *ramas de distinto tamaño*): relación entre las ramas del árbol respiratorio.
29. Músculos longitudinales (0. cinco divididos; 1. cinco no divididos): morfología de los músculos longitudinales.
30. Músculos longitudinales (0. *igual al tamaño de la pieza radial AB*; 1. *mayor*; 2. *menor*): relación entre los músculos longitudinales y la pieza radial AB.
31. Hábitat (0. *fango*; 1. *fondo arenoso*; 2. *fondo rocoso*): tipo de fondo en el cual se encuentra presente la especie.
32. Profundidad (0. *submareal profundo*, más de 50 metros; 1. *submareal somero hasta 50 metros*; 2. *intermareal*; 3. *más de un tipo de profundidad*): profundidad en la cual se encuentra presente la especie.
33. Placas perforadas (0. *ausentes*; 1. *presentes*): osículos cuya forma es de placa y presentan perforaciones.
34. Botón de cuatro orificios (0. *ausentes*; 1. *presentes*): osículos con forma de botones, con 4 orificios.
35. Mesas (0. *ausentes*; 1. *presentes*): osículos con forma de mesa.
36. Rosetas (0. *ausentes*; 1. *presentes*): osículos con forma de roseta.
37. Barras (0. *presentes*; 1. *ausentes*): osículos con forma de barra.
38. Barras (0. *tentáculos, podios y tegumento*; 1. *tentáculos y podios*): disposición de los osículos con forma de barra en el cuerpo.
39. Botones (0. *ausentes*; 1. *presentes*): osículos con forma de botones distinto de cuatro orificios.
40. Botones (0. *lisos*; 1. *con abollonaduras*): morfología de los osículos con forma de botón.
41. Canastas (0. *ausentes*; 1. *presentes*): osículos con forma de canastas.
42. Botones con corona (0. *ausentes*; 1. *presentes*): osículos con forma de botones con corona.



43. Embudos ciliares (0. *presentes*; 1. *ausentes*): órganos excretores del celoma
44. Cruces (0. *presentes*; 1. *ausentes*): osículos con forma de cruz.
45. Ruedas (0. *presentes*; 1. *ausentes*): osículos con forma de rueda.
46. Escamas dorsales con perforaciones (0. *presentes*; 1. *ausentes*): Escamas de la región dorsal con orificios.
47. Talla del anillo calcáreo (0. *hasta 1/4 del cuerpo*; 1. *desde 1/4 del cuerpo*): largo del anillo calcáreo en relación al largo total del cuerpo.
48. Parte del anillo calcáreo en mosaico (0. *no*; 1. *sí*): morfología del anillo calcáreo tanto las piezas como las prolongaciones en el caso de estar presentes.

Dado que todas las especies desarrolladas en la sección de taxonomía pertenecen al orden Dendrochirotida y ante la necesidad de probar la monofilia del grupo con especies externas al orden, a continuación se desarrolla la descripción de la especie *Benthodytes sp.*, perteneciente al orden Elasipodida.

Orden Elasipodida Théel, 1882

Familia Psychropotidae Théel, 1882

Género *Benthodytes* Théel, 1882

Diagnosis (según Hansen 1975): Ano dorsal. Procesos dorsales no pareados ausentes. Papilas circumorales o postorales presentes. Tentáculos blandos, flexibles y retráctiles.

Especie tipo: *Benthodytes typica* Théel, 1882

#### ***Benthodytes violeta* Martínez, Solís-Marín & Penchaszadeh, 2014**

Cuerpo aplanado a subcilíndrico, hasta 200 mm de largo; cuerpo y tentáculos violetas vivo y fijado. Boca ventral, ano terminal direccionado dorsalmente con dos papilas en el lado dorsal. 16 tentáculos de hasta 2 mm de largo. Apéndices dorsales ocho pares de hasta 3 mm, en la región media anterior. Borde festoneado, región ventral con un ambulacro de cuatro hileras de podios. Cuerpo gelatinoso y grueso (fig. 43 a., b., c.). Vesículas de Poli dos con forma de gota de 30 mm y 10 mm. Canal pétreo de hasta 0.5 mm unido a la región dorsal anterior del mesenterio. Madreporito globular, 0.3 mm, unido al mesenterio. Árboles respiratorios ausentes, gónada bifurcada en dos ramas.

Osículos en forma de barras de 200-400  $\mu\text{m}$  de largo, con múltiples espinas, típicamente en los extremos de las barras y cruces pequeñas 120-310  $\mu\text{m}$  de tres y cuatro brazos, más comunes en la región posterior del cuerpo. Cruces primarias de 120-700  $\mu\text{m}$  con apófisis central bipartita típicamente en la región anterior y media del cuerpo, todas las cruces con espinas osículos ventrales, menos abundantes que los dorsales, cruces y

barras con múltiples espinas, las cruces localizadas anteriormente. Tentáculos y gónadas con barras con espinas centrales y cruces de tres y cuatro ejes (fig. 44 fig. a., b., c.; 45 a., b., c., d.)

Distribución: Cañón Submarino de Mar del Plata (38°S - 54°W)

Distribución batimétrica: 1508-1950 m

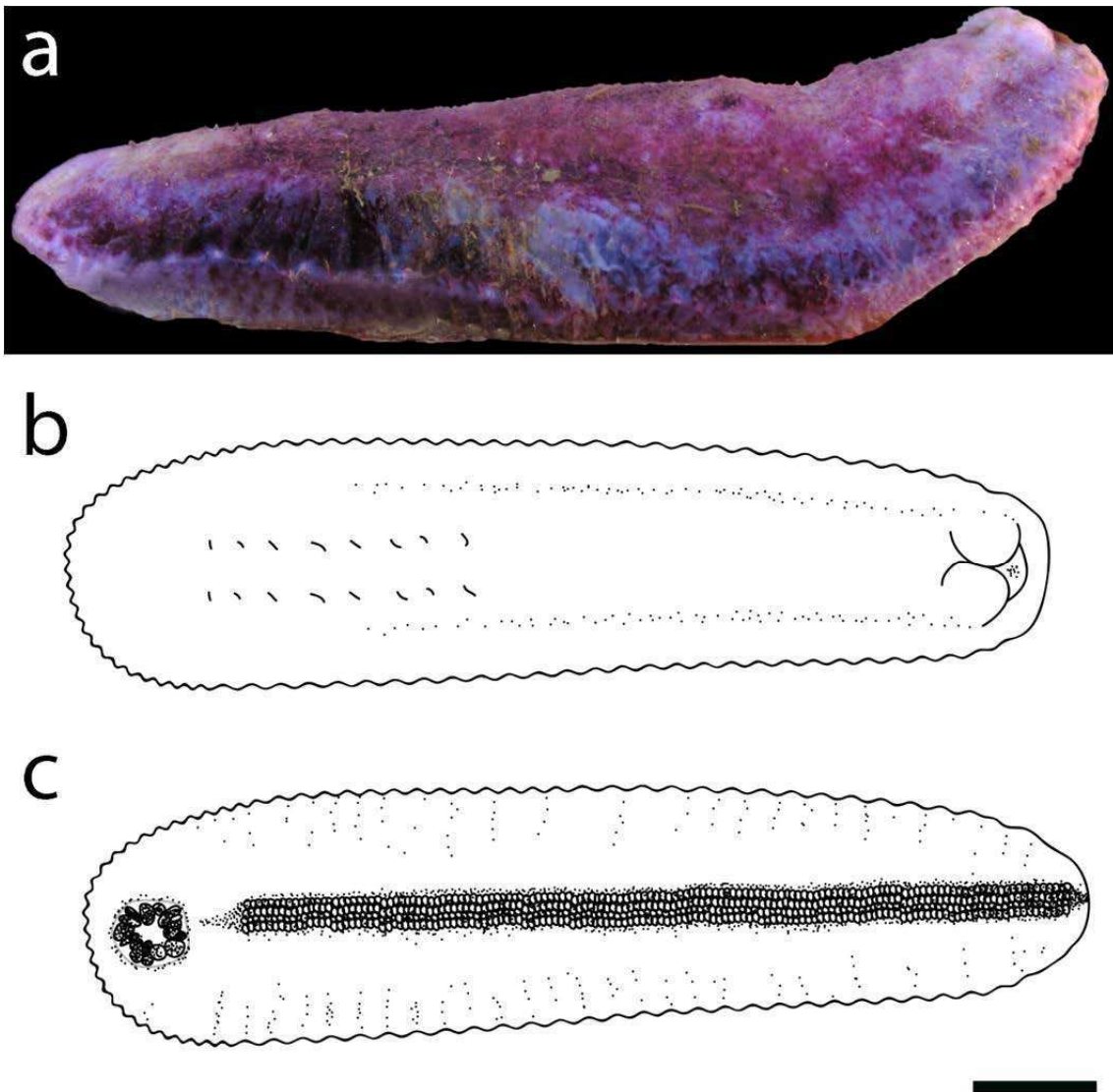


Figura 43. Ejemplar de *Benthodytes* sp. del Cañón Submarino de Mar del Plata. a. Vista lateral. b. Vista dorsal. c. Vista ventral. Escala 30 mm.

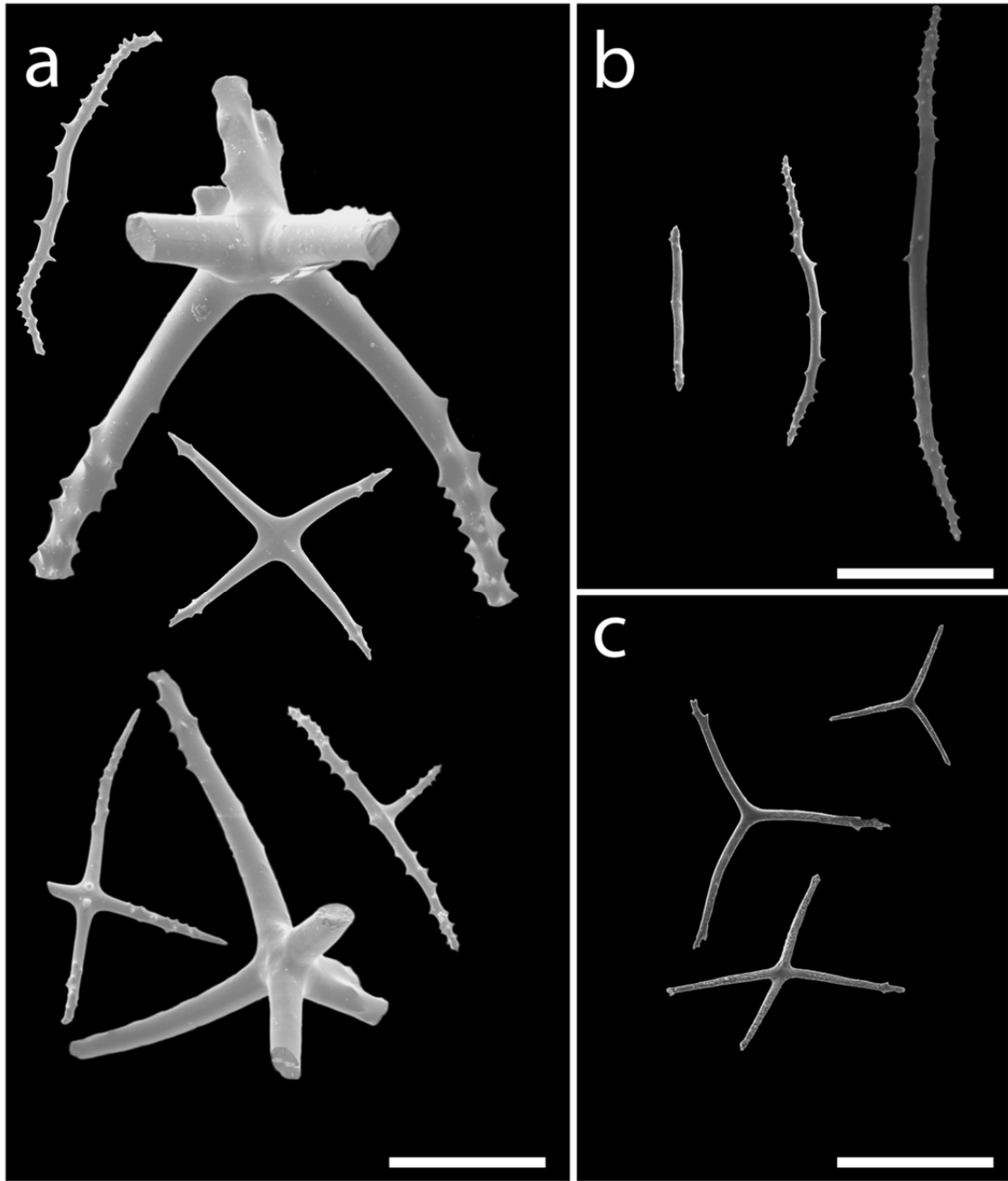


Figura 44. Imágenes de SEM de las formas de los osículos de *Benthoodytes* sp.. a. Pared del cuerpo. b. Tentáculos. c. Gónada. Escala: 200  $\mu$ m.

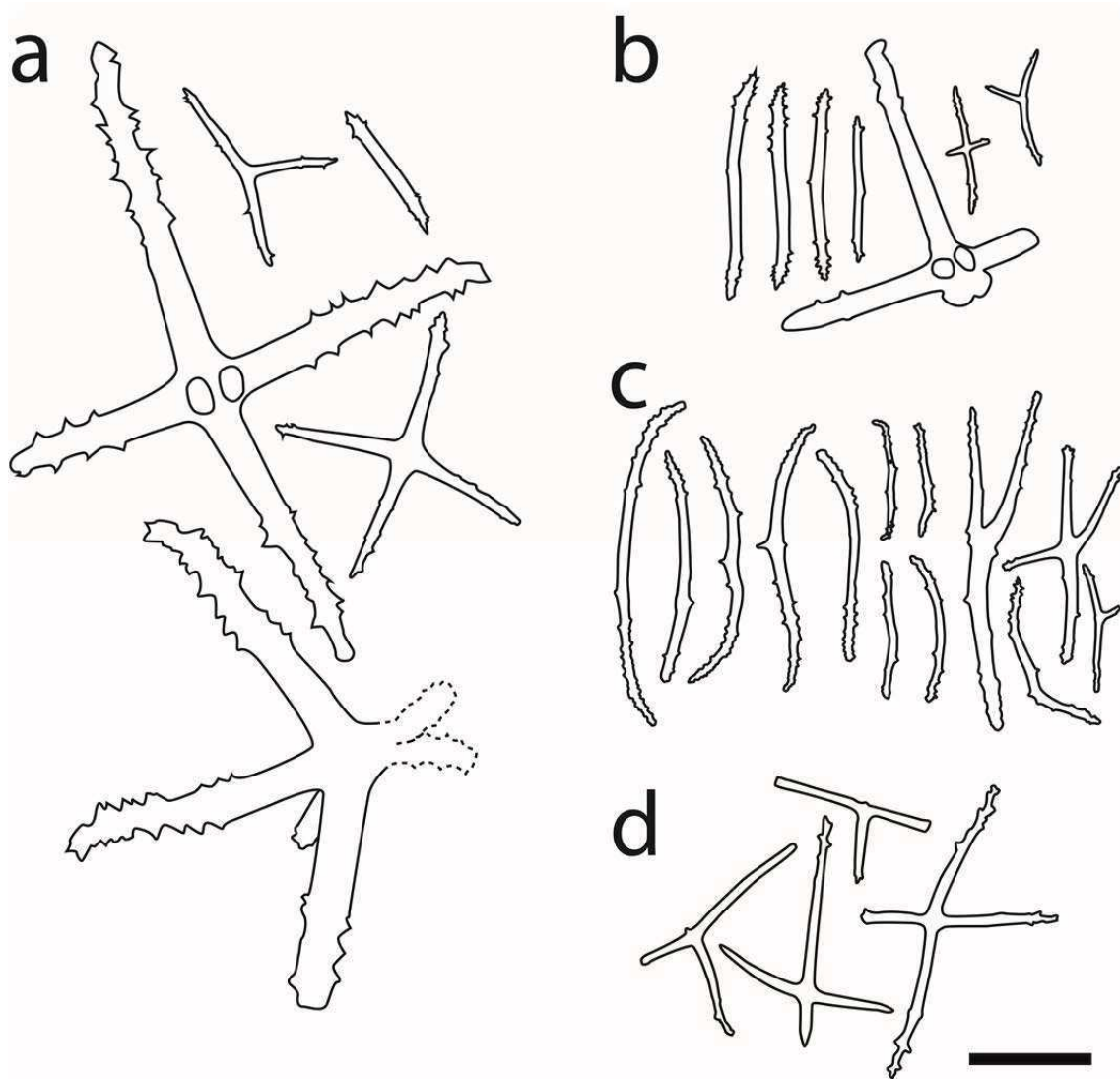


Figura 45. Formas de osículos de *Benthodytes* sp. a. Pared del cuerpo dorsal. b. Pared del cuerpo ventral. c. Tentáculos. d. Gónada. Escala 200  $\mu$ m.

### Orden Synaptida Cuénot, 1891

Diagnosis (modificado de Smirnov 2012): Vermiformes, tentáculos pétalo-digitados, pinnados o secundariamente simples, con terminaciones en prolongación. Canales radiales ausentes, podios y papilas ausentes, canales de los tentáculos extendidos desde el anillo, ampollas de los tentáculos no están libres en el celoma. Sin canal radial hemal. Músculos retractores no interrumpidos por bandas musculares radiales. Canal pétreo unido al mesenterio. Sin árboles respiratorios. Bandas musculares longitudinales no divididas. Anillo calcáreo con piezas, generalmente, de tamaño similar, pieza radial con perforación permite el paso del sistema nervioso. Osículos, ruedas, sigmoideos, anclas, placas de anclas sin mesas.

### Familia Chiridotidae Östergren 1898

Diagnosis (modificado de Smirnov 2012): Tentáculos 10, 12 ó 18 igual que el orden. Osículos, ruedas de seis radios con dientes internos, también sigmoideos. Tentáculos con barras con terminaciones con ramas.

### Género *Chiridota* Eschscholtz 1829

Diagnosis: 12 tentáculos. De 1 a 10 dígitos a cada lado del pedúnculo, el par terminal mayor. 3-20 vesículas de Poli. Embudos ciliados simples. Osículos en forma de ruedas hexarradiadas, agrupados en papilas. Sin barras sigmoideas, con barras curvas. Músculos con osículos en forma de gránulos (modificado de Smirnov 2012).

### ***Chiridota pisanii* Ludwig, 1887**

*Chirodota pisanii* Ludwig 1887: 29, Lampert 1889: 851

*Chiridota pisanii*: Ludwig 1892a: 359, 1892b: 350, 1898a: 71, 1898b: 445, Perrier 1905: 79, Clark 1907: 29, Ekman 1925: 143, Heding 1928: 297, 1931: 682, Deichmann 1947: 347, Pawson 1964: 464, 1969: 140, Hernández 1981: 162, Tommasi *et al.* 1988b: 5, Larrain 1995: 90, O'Loughlin 2002: 298, Altnöder *et al.* 2007: 7, Lambert 2009: 878, Brogger *et al.* 2013: 308, Solís-Marín *et al.* 2013: 599

*Chirodota purpurea* Théel 1886: 15, Lampert 1889: 851

*Chiridota purpurea*: Ludwig 1892: 359

*Anapta fallax*: Ludwig 1898: 70

Localidad tipo: Archipiélago Los Chonos, Chile.

Material examinado: Punta Quilla, Puerto Santa Cruz, Santa Cruz (12 enero 2010) (50° 08'S - 68° 23'O), intermareal, (2 individuos); Cabo Vírgenes, Santa Cruz (14 enero 2010), (52° 20'S - 68° 21'O), intermareal, (12 individuos)

Descripción: Largo hasta 90 mm, color rojo en vida, marrón fijado. Boca y ano terminales, 12 tentáculos pinnados en disposición circular. Sin podios. Pared del cuerpo delgada y translúcida (fig. 46 a.). Anillo calcáreo con 12 piezas macizas triangulares de igual tamaño, radiales perforadas (fig. 46 b.). 7-10 vesículas de Poli, madreporito en rulo, canal pétreo mayor al largo de la pieza radial. Árbol respiratorio ausente. Cinco bandas musculares delgadas, de la mitad del tamaño del anillo calcáreo.

Osículos del cuerpo en papilas dispuestas en los laterales, principalmente en la región anterior, ruedas y barras (fig. 47).

Observaciones: Théel (1886) reporta 16 vesículas de Poli y Altnöder *et al.* (2007) 4-11, indicando la variabilidad del carácter.

Distribución: Región de Magallanes hasta 42°S en ambos océanos (Altnöder *et al.* 2007)

Distribución batimétrica: intermareal hasta 102 metros (Altnöder *et al.* 2007)



Figura 46. Individuo en vista lateral de *Chiridota pisanii* de Puerto Deseado, Santa Cruz. a. Individuo entero. b. Anillo calcáreo. Escala: 1 cm.

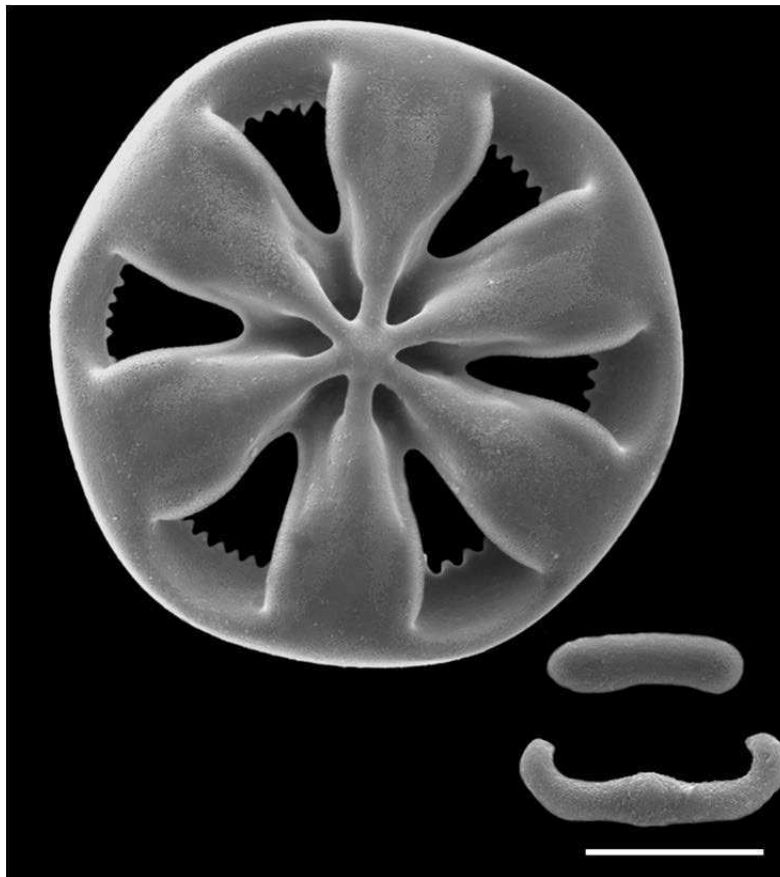


Figura 47. Osículos del tegumento en *Chiridota pisanii*. Escala: 20  $\mu$ m.



La Tabla 1 muestra los estados de carácter para cada una de las 16 especies. Con la matriz principal de datos se desarrolló en TNT un análisis de nuevas tecnologías el cual generó dos árboles. El árbol consenso con los valores de índice de Bremer se encuentran en la figura 48. El índice de consistencia dio 0,525 mientras que el de retención 0,615.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48			
<i>Benthodytes</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1	0	1	-	-			
<i>Chiridota pisanii</i>	2	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	3	1	1	1	2	2	3	1	0	0	0	0	1	0	-	0	0	1	1	1	1	0	0			
<i>Psolus antarcticus</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	2	2	1	3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	3	1	1	1	2	2	3	1	0	0	0	0	1	0	-	0	0	1	1	1	1	0	0			
<i>Psolus segregatus</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	3	1	0	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1	0	3	1	1	1	2	2	3	1	0	0	0	0	1	0	-	0	0	1	1	1	1	0	0			
<i>Psolus patagonicus</i>	2	1	0	0	0	1	1	1	2	2	1	3	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2	0	3	1	1	1	2	2	3	1	0	0	0	0	1	0	-	1	0	1	1	1	0	0			
<i>Psolidium dorsipes</i>	2	1	0	0	0	1	1	1	2	2	1	3	1	1	1	0	1	0	2	0	1	0	1	2	0	3	1	1	1	2	2	3	1	0	0	0	1	-	0	-	0	0	1	1	1	0	0				
<i>Psolidium disciformis</i>	2	2	0	0	1	0	2	0	0	0	0	3	1	1	0	1	0	1	2	1	1	1	1	2	0	0	1	0	1	2	2	3	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	-	0	0		
<i>Cladodactyla crocea</i>	1	0	1	2	1	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	3	1	1	1	2	2	3	0	1	0	0	0	1	0	-	1	0	1	1	1	1	-	0	0			
<i>Hemioedema spectabilis</i>	1	0	1	2	1	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	3	1	0	1	2	2	3	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	-	0	0			
<i>Neopsolidium convergens</i>	0	2	1	1	1	2	0	0	0	0	0	3	1	1	0	1	0	0	2	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1	1	1	-	0	0		
<i>Pseudocnus perrieri</i>	1	0	1	2	0	1	2	0	0	0	0	3	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	-	0	0	
<i>Pseudocnus leoninus</i>	0	0	1	1	0	2	0	0	0	1	3	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	1	2	1	0	1	0	1	2	1	3	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	-	0	0	
<i>Trachythyone lechleri</i>	2	2	0	0	0	1	2	0	0	0	0	3	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	2	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1	1	1	-	0	0		
<i>Trachythyone parva</i>	1	0	1	2	1	0	2	0	0	0	0	3	1	1	0	1	1	1	2	2	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	-	0	0	0	1	1	1	-	1	1	
<i>Thandarum hernandezi</i>	2	2	1	1	1	0	2	0	0	0	0	3	1	0	0	1	1	1	2	1	1	0	1	2	1	2	1	0	1	2	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	-	1	1		
<i>Havelockia pegi</i>	0	2	1	2	0	0	2	0	0	0	1	1	2	-	1	-	0	0	1	0	1	0	0	1	0	3	0	-	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	-	0	0		

Tabla 1. Codificación correspondiente a los 48 caracteres y las 16 especies analizadas.

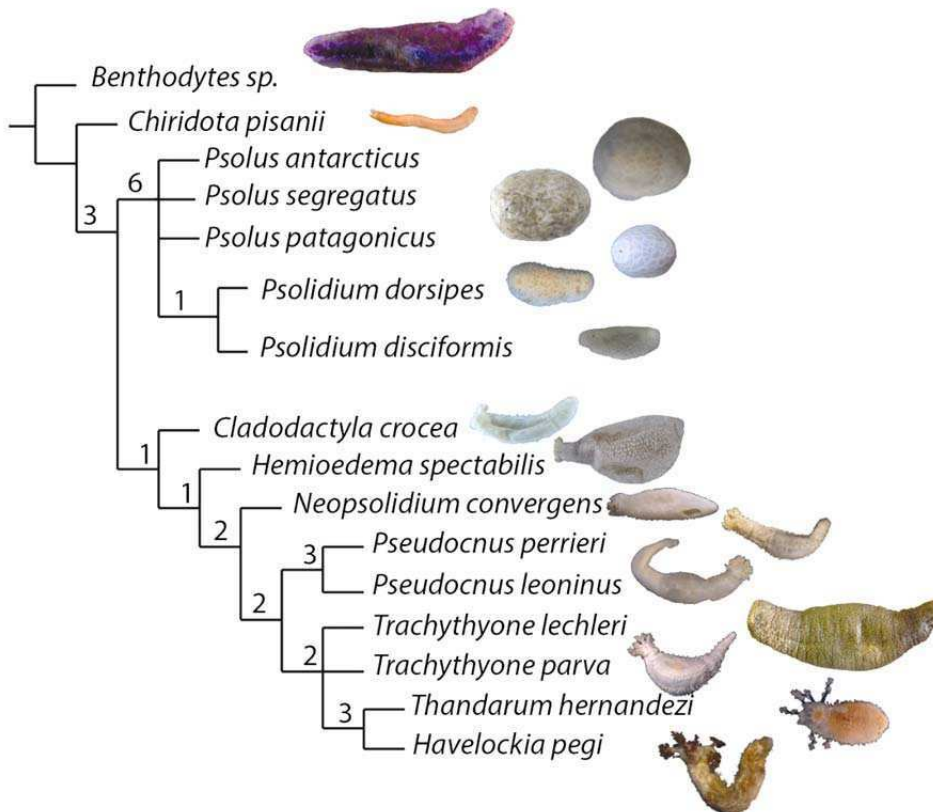


Figura 48. Árbol obtenido para 48 caracteres y 16 especies y los valores de soporte de Bremer para cada nodo.

**Discusión:**

La designación como grupo externo de las especie *Benthodytes violeta* y *Chiridota pisanii* fue considerada en base a lo planteado por Smith & Reich (2013) que establecen a Elasipodida y Synaptida (ex Apodida) como los grupos ancestrales. En el árbol obtenido las dos especies aparecen como grupo externo de los Dendrochirotida con un soporte de nodo de 3. El árbol muestra 2 grupos, uno correspondiente a los miembros de la familia Psolidae y otro con la familia Cucumariidae dentro del cual se incluye a todas las especies de las familias Sclerodactylidae y Sclerothyonidae. Las diferencias entre las tres familias ya fueron discutidas en el capítulo de taxonomía. Los resultados obtenidos en el árbol las diferencias entre estas especies se encuentran basadas principalmente en el anillo calcáreo, para el cual existen un 10 % de caracteres, esto podría haber generado la unión de estas familias. Es posible que la presencia de botones en la mayor parte de las tres familias genere también una asociación. Por otro lado esta unión de familias reduce el valor del soporte del nodo, que es 1.

En el arreglo obtenido las especies de la familia Sclerodactylidae y Sclerothyonidae se separaron en un grupo monofilético, y esta monofilia es sustentada por un índice de Bremer de 3. Recientemente Smirnov 2012 separa a estas familias las cuales según Thandar (1989) pertenecían a la misma familia. Sin embargo Martínez *et al.* (2012) reafirman la separación generada por Smirnov 2012. En lo que respecta a los árboles obtenidos, probablemente un aumento en el número de caracteres referentes al anillo calcáreo podría generar mayores diferencias entre ambos.

Dentro del clado 2, las especies del género *Pseudocnus* son soportadas con un índice de 3, probando la monofilia de este género como habría sido resuelto por Panning (1949). La monofilia del grupo *Pseudocnus*, dentro de la familia Cucumariidae, difiere con lo que ocurre en la filogenia establecida por Arndt *et al.* (1996) en la cual *Pseudocnus* aparece fuera de la familia Cucumariidae. Además en los estudios de filogenia molecular desarrollados por Arndt *et al.* (1996), las familias Phyllophoridae, Cucumariidae y Sclerodactylidae presentaron poca distancia. Esto explicaría la morfología del árbol que incluye a todas las especies de estas familias.

Finalmente todas las especies de la familia Psolidae fueron las que mejor soporte de Bremer tuvieron (6). Se obtuvo una politomía para las especies del género *Psolus* y un grupo monofilético con *Psolidium*.

Hernández (1985), observa un grupo monofilético con los dos miembros del género *Pentamera*. En el capítulo de taxonomía fue discutido ya, la ausencia de este género en aguas argentinas. Si observamos que la distancia que ambas presentan en el trabajo de Hernández (1985) es mayor que la distancia que tienen otros géneros, que pone duda respecto a si estas dos especies efectivamente pertenecen al género *Pentamera*. En el cladograma de consenso obtenido las familias Sclerodactylidae y Sclerothyonidae presentaron un arreglo monofilético similar al obtenido para *Pentamera* por Hernández (1985). Por lo tanto no se descarta la posibilidad de que Hernández haya trabajado con especies no pertenecientes al género *Pentamera*.

Otro problema en Hernández (1985) es la cantidad de caracteres, para el número de especies resulta bajo y además muchos de los caracteres utilizados resultan poco diagnósticos, lo que perjudicaría la correcta resolución de la taxonomía de los dendroquirótidos.

Los osículos presentan un gran valor diagnóstico, esto considerando toda la bibliografía referente a taxonomía de holotúridos, las diagnosis suelen destinar un párrafo para los osículos. La proporción de caracteres referentes a los osículos, debe ser importante, en este sentido, Hernández (1985) utiliza un 30 % de caracteres osiculares mientras que en el presente trabajo este porcentaje baja al 20 %, principalmente por el aumento de otros caracteres. A pesar de la reducción en el número de caracteres osiculares, el árbol se ajusta a la taxonomía actual. Por otro lado, muchos de los caracteres utilizados por Hernández (1985) poseen una gran subjetividad respecto a los nombres utilizados para las diversas piezas, indicando la necesidad de un catálogo de nombres para las diversas formas osiculares.

Por otro lado Hernández (1985) destina solo 2 caracteres (6 %) al anillo calcáreo el cual fue observado por Pawson & Fell (1965) que es diagnóstico a nivel de familias, en este trabajo se aumentó ese valor a 10%, aun así los esclerodactílidos no presentaron diferencias respecto a los cucumáridos, esto podría deberse a que las mayores diferencias entre estas familias vienen dadas por caracteres puntuales, como ser

prolongaciones posteriores y no siguen un patrón asociado por la forma, lo cual se refleja en el árbol obtenido.

En el capítulo de taxonomía, el género *Neopsolidium* fue tratado dentro de la familia Cucumariidae. En este capítulo se prueba filogenéticamente dicha designación, el nodo que separa los *Psolidae* de las otras familias posee un valor de soporte de Bremer de 3. Este género habría sido tratado por Pawson (1964) dentro de la familia *Psolidae*, aunque con ciertas dudas, como ocurriera en el pasado en el cual esta especie fue sinonimizada con *Trachythyone* (O’Loughlin 2009). Finalmente, tanto con la información establecida en el capítulo de taxonomía para la especie *Neopsolidium convergens*, como lo observado en todas los cladogramas, esta especie no pertenece a la familia *Psolidae*. Esto fue discutido además por O’Loughlin & O’Hara (1992) y O’Loughlin (2009) trabajos en los cuales sugiere la inclusión de este género dentro de la familia Cucumariidae.

## Capítulo 3 - Biogeografía del orden Dendrochirotida

### Introducción (Variables ambientales)

La plataforma continental de la Argentina es una de las más largas y bajas plataformas del mundo y se extiende desde el Río de la Plata (RP) hasta Tierra del Fuego (TF) (34°S-55°S) (Martos & Piccolo 1988). Presenta numerosas bahías como Bahía Blanca, Golfo San Matías (GM), San José (GSJ), Nuevo (GN) y San Jorge (GSJO) y la Península Valdés. La extensión de la plataforma se estima en cerca de 1.000.000 km<sup>2</sup> (Acha *et al.* 2004) (fig. 49).

La Plataforma además varía entre los 850 km de largo a los 51° S hasta un par de kilómetros cerca de los 55° S (Martos & Piccolo 1988). La circulación general viene dada por la confluencia de dos corrientes, una Norte y cálida conocida como Corriente de Brasil y otra sur y fría conocida como Corriente de Malvinas (Garzoli & Garraffo 1989, Bastida *et al.* 1992, Brandini *et al.* 2000, Acha *et al.* 2004, Lucas *et al.* 2005) (fig. 50).

La corriente de Malvinas deriva de la corriente de Cabo de Hornos y posee gran concentración de nutrientes. La misma afecta en el sur, tanto a costas como a regiones profundas, en la medida que se desplaza hacia el norte afecta solo a las regiones profundas de la plataforma (Garzoli & Garraffo 1989, Bastida *et al.* 1992). Respecto a la salinidad presenta un rango que oscila entre los 33,8 ‰ y los 34,4 ‰ mientras que la temperatura oscila entre los 4° y los 11° C (Bastida *et al.* 1992).

La corriente de Brasil por otro lado es cálida y oligotrófica, es una rama de la Corriente Subecuatorial (Garzoli & Garraffo 1989, Bastida *et al.* 1992). Las regiones más australes de esta corriente son las que presentan mayor cantidad de nutrientes, los valores más bajos se presentan en las regiones subtropicales dominadas por la corriente de Brasil, y coincide con los valores más bajos de clorofila-a (Brandini *et al.* 2000).

La corrientes de Brasil y Malvinas confluyen entre las latitudes 35 y 45° S, y a esta zona se la conoce como Confluencia Brasil-Malvinas (Garzoli & Garraffo, 1989, Garcia *et al.* 2004). Esta zona de confluencia presenta grandes variaciones espacio-temporales dando como resultado una zona de mezcla entre aguas subtropicales y subantárticas (Garzoli & Garraffo 1989, Brandini *et al.* 2000, Rivas *et al.* 2006). Esta

mezcla produce explosiones de diversidad, en relación a la concentración de clorofila a, los máximos valores anuales se encuentran en primavera y verano, mientras que en invierno se encuentran los valores más bajos (Rivas *et al.* 2006). Estos picos de clorofila a, que reflejan una alta productividad primaria, soportan un gran número de pesquerías en la región de confluencia, en la plataforma argentina (Bremec *et al.* 2000, Acha *et al.* 2004, Schejter *et al.* 2002).



Figura 49: Mapa de Argentina y países limítrofes. RP: Río de la Plata, GSM: Golfo San Matías, GSJ: Golfo San José, GM: Golfo Nuevo, GSJO: Golfo San Jorge, IM: Islas Malvinas, TF: Tierra del Fuego.

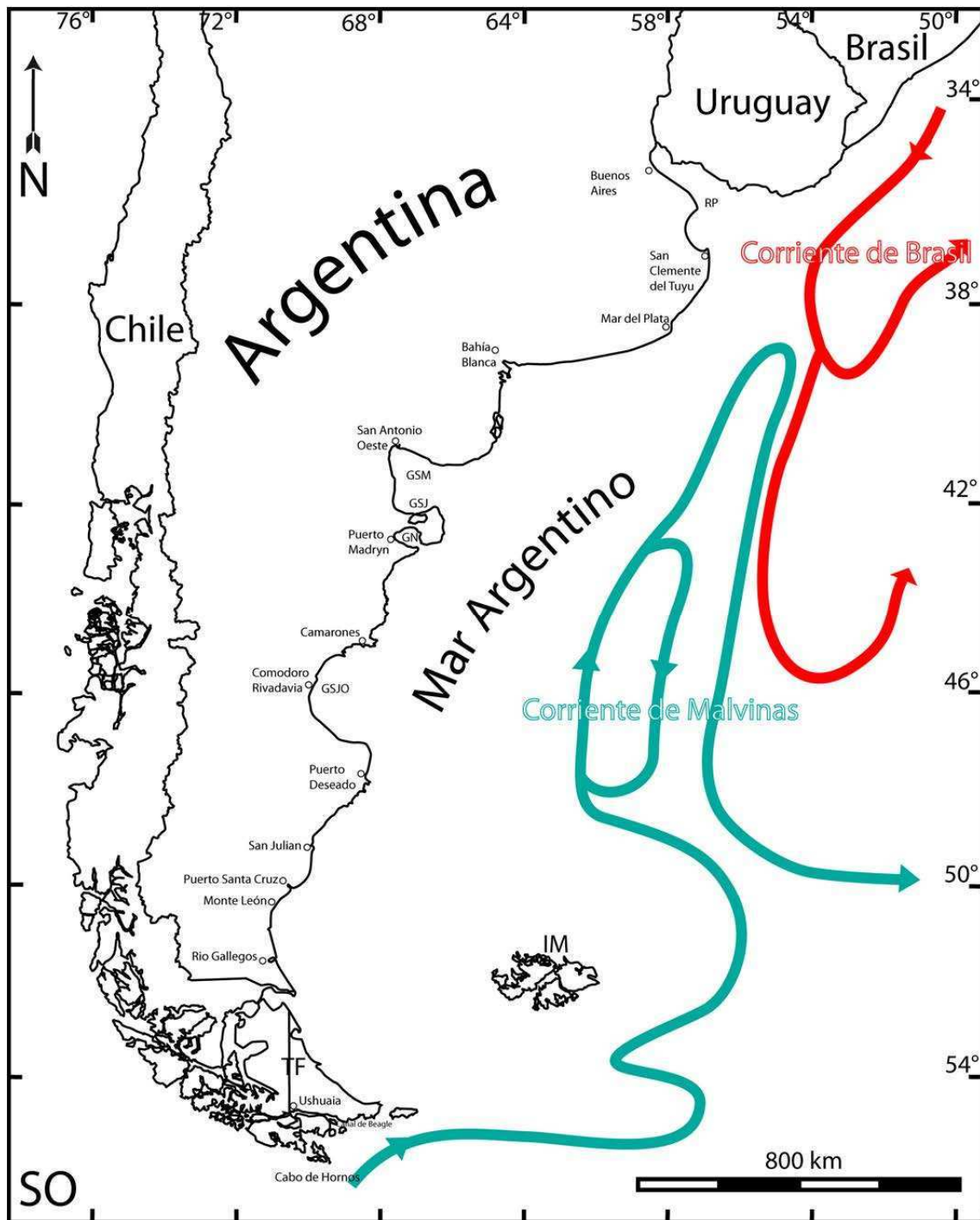


Figura 50: Esquema de movimiento de las Corrientes de Brasil y Malvinas en el Mar Argentino. Tomado de Piola & Rivas 1997.

La mezcla de estas corrientes presenta grandes niveles de disipación lo que lleva a evitar la formación de una termoclina (Rivas *et al.* 2006). Esta mezcla lleva a la



creación de frentes en primavera y verano que definen un límite entre las aguas estratificadas y las que son aguas de mezcla (Martos & Piccolo 1988).

En el Mar Argentino se evidencian diversas zonas con una oceanografía particular, a continuación se describen las que resultan de mayor interés para nuestro estudio biogeográfico.

En primer lugar el Río de la Plata es un estuario con una gran planicie de baja profundidad entre los 35° y los 36° de latitud sur y recibe agua dulce de dos grandes ríos, el Paraná y el Uruguay. Este sistema, con una estratificación bien marcada, está formado por una capa superior de agua dulce de baja densidad proveniente de los ríos, por encima de una capa de agua de mar más densa, proveniente de la incursión marina en la cuenca (Guerrero *et al.* 1997, Acha *et al.* 2004, Lucas *et al.* 2005).

La dinámica de la capa de agua superior que se descarga a la plataforma continental viene dada por la acción del viento, mientras que la capa inferior se encuentra controlada topográficamente. La ruptura de la estratificación de la columna de agua y la mezcla se origina posterior a varias horas de vientos hacia la costa (Guerrero *et al.*, 1997). En el estuario interno, la floculación de la materia orgánica en la punta de la cuña salina y la resuspensión de los sedimentos dada por la fricción de los cambios de marea genera un frente de turbidez (Framiñan & Brown 1996).

En la región denominada Rincón (39°S-41°S, depth < 40 m) es caracterizado por una homogeneidad vertical dada por la marea, y un frente de costa que separa agua de mezcla proveniente de los ríos Negro y Colorado y agua de plataforma.

El gradiente de salinidad en la plataforma aumenta a partir del agua originada en el Golfo San Matías. El frente orientado norte-sur, encierra un área de 10000 km<sup>2</sup> con baja estacionalidad, por otro lado la batimetría y la circulación promedio desarrollada en la plataforma contribuyen a mantener este frente (Guerrero & Piola 1997, Acha *et al.* 2004, Lucas *et al.* 2005).

Continuando con las regiones, en Península Valdés se desarrolla un frente termal de mezcla a meso-escala (100-1000 km), observado en primavera y verano. Este frente costero de mezcla limita con una región estratificada de aguas no costeras. La estratificación del agua de plataforma se encuentra generada por un calentamiento de la superficie durante la primavera y el verano, y la mezcla de la región costera esta

generada por un gradiente vertical generado por corrientes de marea dado por la topografía de la región (Acha *et al.* 2004).

El efecto del viento sobre la capa superficial colabora en la homogeneidad del frente. La estructura del frente se mantiene hasta el otoño cuando la estratificación de las aguas de la plataforma decae mientras que el origen del frente es en primavera (Acha *et al.* 2004).

La región norte del Pasaje Drake, norte del frente subantártico, se encuentra diluido por un exceso de lluvias en el Pacífico sur este y por la descarga de agua dulce continental a lo largo de la costa oeste de Sudamérica. La corriente de Cabo de Hornos, característica de esta región, ingresa a la plataforma a través del estrecho Le Maire colaborando con la baja salinidad del agua al sur del Estrecho de Magallanes. En plataforma, esta agua está diluida por agua continental, principalmente en la región del Estrecho de Magallanes. Durante el verano las lluvias en la región del estrecho generan una masa de agua que es llevada por vientos (principalmente del oeste), generando una pluma de agua de baja densidad, mezclada verticalmente por mareas que llega hasta 200 km aguas afuera y cerca de 100 metros de profundidad y 800 kilómetros al norte, llegando al límite sur del Golfo San Jorge en donde se encuentra con la marea de costa que aquí se genera. Esta pluma posee una salinidad homogénea verticalmente y una estratificación térmica en el sector norte (Acha *et al.* 2004).

Cerca del talud continental argentino, la plataforma subantártica de la corriente de Malvinas, produce un frente termohalino (Martos & Piccolo 1988, Lutz & Carreto 1991).

El talud de la plataforma es un importante elemento que propone un límite en la plataforma continental entre los 90 y los 100 metros. Durante el verano el frente presenta un gradiente de térmico y de densidad pero es débil en gradiente de salinidad. En contraposición durante el invierno la densidad es controlada por la salinidad. La localización geográfica del frente varía dependiendo de las dinámicas de la corriente de Malvinas, para la cual se pueden esperar variaciones cíclicas semianuales, anuales y bianuales (Acha *et al.* 2004). Carreto *et al.* (1995) mostró que entre los 38° - 39° S el frente varía estacionalmente, pasando de la región costera durante la primavera y el otoño hasta aguas afuera en verano.

El frente del talud continental se desarrolla desde el banco Burdwood / Namuncurá a lo largo del talud al este de la Islas Malvinas (Guerrero *et al.* 1997) hasta el norte donde confluyen las corrientes Brasil/Malvinas.

Esta confluencia generada en el encuentro de estas dos grandes corrientes oceánicas en el Atlántico Sudoeste producen una extensa región de frentes interrelacionados que se extienden hasta aguas afuera (Acha *et al.* 2004). Piola & Rivas (1997) han mostrado una extensión de la confluencia Brasil/Malvinas sobre la plataforma generando un frente superficial termohalino entre las aguas de ambas corrientes. Esto se genera cercano a los 50 metros en 32° S y se extiende al sur a través del talud continental cerca de los 36° S debajo de una superficie de baja densidad proveniente del Río de la Plata y albufera Los Patos (Acha *et al.* 2004).

Toda la región de la plataforma Argentina tiene una alta producción primaria (Rivas *et al.* 2006) y esto afecta a las poblaciones de holotúridos que allí se desarrollan (Martinez *et al.* 2011, Brogger *et al.* 2013).

La plataforma es topográficamente homogénea, posee una suave plataforma, bancos lineales, escalones y cañones señales de un nivel del mar distinto. A lo largo de la plataforma podemos encontrar regiones de fondos arenosos, fangosos, cantos rodados y fondos rocosos (Bastida *et al.* 1992).

El estudio de zonas o áreas con un patrón de fauna y de condiciones ambientales determinadas es lo que se considera un estudio biogeográfico. Para definir los límites, los diversos autores han trabajado tanto con variables ambientales como con distribución de fauna (Boschi 1979, Spalding 2007, Balech & Ehrlich 2008).

Podemos definir diferentes escalas de división, principalmente en los trabajos se discuten regiones y provincias y distritos. Spalding *et al.* (2007) define a la eco región como la menor escala de unidad en las eco regiones marinas del mundo. Estas eco regiones poseen características distintivas como ser el aislamiento, aguas de surgencia, ingreso de nutrientes, agua dulce, temperatura, sedimentos, corrientes, batimetría y forma de la costa (Spalding *et al.* 2007).

Boschi (1979) establece 2 regiones biogeográficas para el Mar Argentino, la primera es la región del litoral de Buenos Aires localizada entre Cabo Frio y Chubut, dominada por aguas cálidas. Las profundidades de esta región oscilan entre los 40 y 60

metros, con temperaturas entre 8° y 23° C. A esta región se la conoce como “Provincia Biogeográfica Argentina”. La segunda región es de baja temperatura, se extiende desde el sur en la región costera hasta los 44° - 45° S latitudes a las cuales se profundiza y alcanza la región norte hasta cerca de 34° - 35° S donde se distribuye a 150-200 km del continente, a profundidades mayores de 80 metros. A diferencia de las aguas cálidas de la Provincia Biogeográfica Argentina, estas aguas poseen una temperatura entre 4° - 16° C y se extiende desde el Pacífico a lo largo de la costa sur de Chile esta región es denominada Provincia Magallánica (Boschi 1979) (fig. 51). Por otro lado Spalding (2007) establece 2 Provincias para el Mar Argentino, Provincia Cálida Templada del Sudoeste Atlántico (PCTSA) y Provincia Magallánica (PM). Además subdivide a estas Provincias en 6 eco regiones, 2 para la PCTSA, las cuales son Río de la Plata y plataforma Uruguay-Buenos Aires. Finalmente menciona 4 para la PM, Golfos Norpatagónicos, Plataforma Patagónica, Malvinas y Canales y Fiordos del sur de Chile, esta última incluye parte del territorio de la región sur de Argentina, principalmente la Isla de Tierra del Fuego. Los nombres de Spalding (2007) difieren de los utilizados por Boschi (1979) pero la división de las provincias es relativamente similar, diferenciándose en la región de profundidad de la Provincia de Buenos Aires (fig. 52).

Finalmente Balech & Ehrlich (2008) establecen 2 Provincias Biogeográficas, y 4 distritos, Uruguayo, Rionegrino, Chubutiano y Subpatagónico, a este último lo subdividen en subdistritos, Santacruceño y Fueguino. La división de las Provincias coincide con el trabajo de Boschi (1979) al igual que el nombre dado a las provincias.

En lo que respecta a la distribución de equinodermos, Balech & Ehrlich (2008) mencionan 9 especies, 3 asteroideos, 3 equinoideos y 3 ofiuroides, para la Provincia Argentina y 7 especies, 4 asteroideos y 3 equinoideos para la Provincia Magallánica. En este trabajo no se menciona ningún holotúrido. Por otro lado Brogger *et al.* (2013) estudian la fauna de equinodermos y consideran la distribución de equinodermos coincidente con los trabajos de Boschi (1979), con patrones de distribución coincidentes con las provincias biogeográficas.

La fauna de holotúridos en el Mar Argentino y regiones limítrofes, se ha discutido en otros trabajos, principalmente la distribución general sin focalizarse en las provincias biogeográficas que estas especies ocupan (Pawson 1969, Tommasi *et al.* 1988b, Hernández 1981, 1985, Martínez *et al.* 2013).

Según lo observado en la bibliografía, el número total de especies de holoturoideos en aguas someras de Argentina sería de 27, con 18 especies para el orden Dendrochirotida (Martinez & Brogger 2012, Brogger *et al.* 2013, Martinez *et al.* 2013). Según Pawson (1969) cerca de 13 especies presentan distribución en Chile, indicando que la fauna de holotúridos entre ambos países está estrechamente conectada, resultado lógico dada la cercanía de ambos países (Pawson, 1969). No existen reportes para el Mar Argentino del orden Aspidochirotida (Pawson 1969, Hernández 1981, Martinez & Brogger 2012, Brogger *et al.* 2013, Martinez *et al.* 2013), dentro de este orden las familias más representativas a nivel mundial son Holothuriidae y Stichopodidae, las cuales son tropicales, no encontrando miembros de estas por debajo de los 35° S (Pawson 1970).

Los resultados de distribución y profundidad obtenidos en el capítulo de ecología y taxonomía permiten analizar las especies de Dendrochirotida de Argentina en el marco de un estudio biogeográfico considerando las provincias establecidas por diversos autores.

Los objetivos de este capítulo son comparar las distribuciones de las especies de Dendrochirotida del Mar Argentino con las provincias oceanográficas y las variables ambientales. Además observar si las distribuciones de los organismos coinciden con las distribuciones previstas por las provincias biogeográficas. Comparar la distribución de especies entre las distintas áreas del Mar Argentino y analizar lo que ocurre en países limítrofes. Relacionar las distribuciones de los dendroquirótidos con lo observado para otros holotúridos y equinodermos, destacando barreras biogeográficas que apliquen no sólo a dendroquirótidos sino también a otras clases.

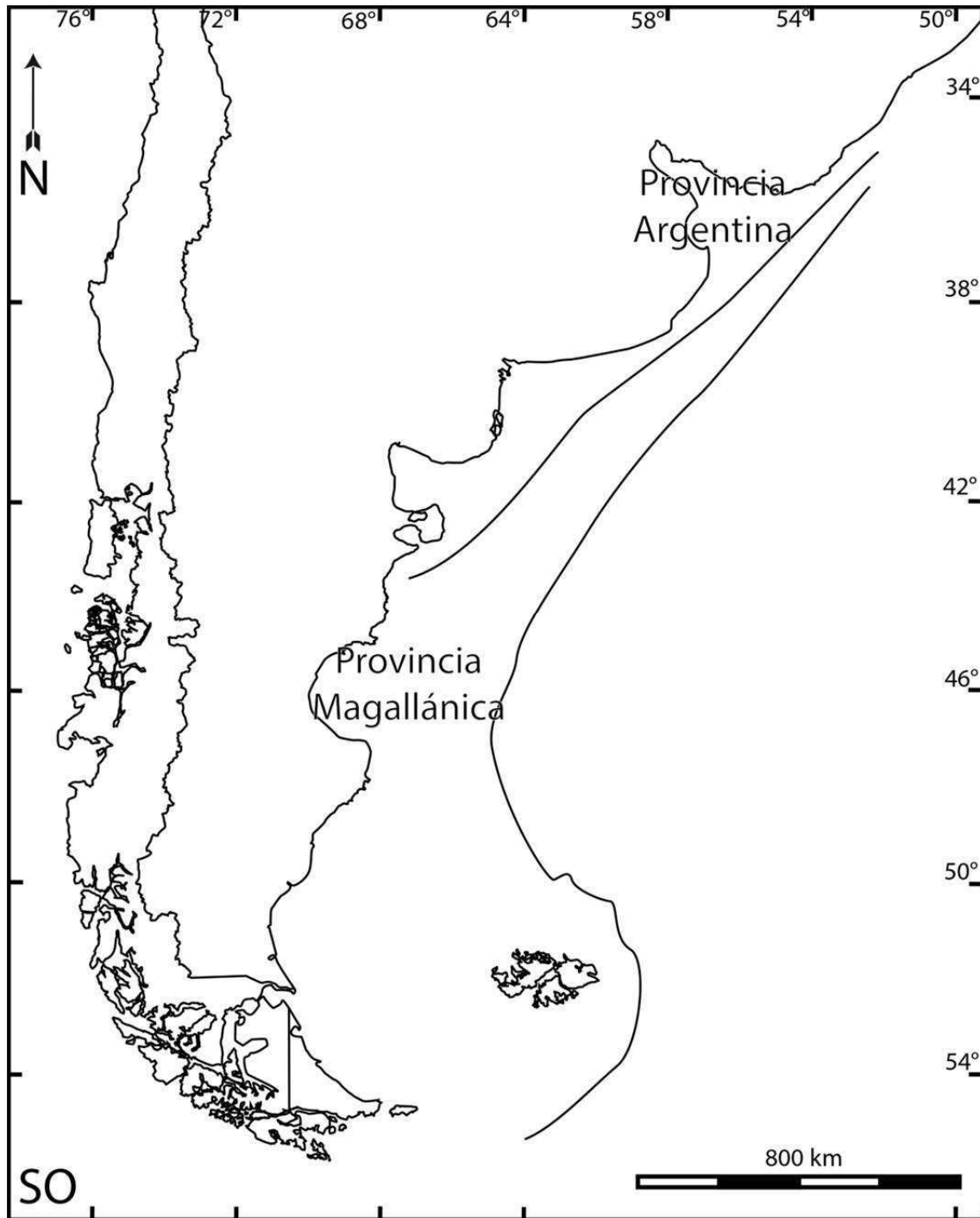


Figura 51: Mapa del Mar Argentino con división de las Provincias Biogeográficas según Boschi (1979).



Figura 52: Mapa del Mar Argentino con división de las Provincias Biogeográficas según Spalding *et al.* (2007).

## Materiales y métodos

El capítulo de taxonomía permitió desarrollar las distribuciones observadas de las distintas especies, a partir de los lotes examinados y material identificado, sin considerar, información bibliográfica no observada. Con los puntos de presencia de las distintas especies a lo largo de la costa argentina, se comparó dicha distribución con las variables ambientales y con las provincias biogeográficas planteadas en los trabajos de Boschi (1979), Spalding *et al.* (2007) y Balech & Ehrlich (2008). Con esto se permite comparar el grado de coincidencia y relación entre estos elementos y la distribución de los dendroquirótidos del Mar Argentino.

## Resultados

Considerando la división de las provincias biogeográficas planteadas por Boschi (1979) y Balech & Ehrlich (2008), solo *Hemioedema spectabilis* se encontró simultáneamente en la Provincia Argentina y en la Provincia Magallánica. Son exclusivas de la Provincia Argentina *Havelockia pegi* y *Thandarum hernandezii*, la primera en ambos distritos (Rionegrino y Uruguayo) y la segunda solo en el distrito Uruguayo. El resto de las especies pertenecen a la Provincia biogeográfica Magallánica.

Considerando las provincias biogeográficas propuestas por Spalding *et al.* (2007), existió un gran número de especies presentes en las diversas provincias. Las especies *Psolus patagonicus*, *Pseudocnus leoninus*, *Pseudocnus perrieri*, *Cladodactyla crocea* y *Havelockia pegi* se distribuyen tanto en la Provincia Templada Cálida del Atlántico Sudoccidental y la Provincia Magallánica. Para la primera Provincia, la única especie endémica es *Thandarum hernandezii*. Según la división de Spalding *et al.* (2007) el único Psolidae no endémico de la Provincia Magallánica es *Psolus patagonicus*, las otras cinco especies solo se distribuyen en la provincia más austral.



De las 14 especies estudiadas, *Psolus patagonicus*, *Psolus segregatus*, *Psolus antarcticus*, *Psolidium dorsipes*, *Psolidium disciformis*, *Neopsolidium convergens*, *Trachythyone parva*, *Trachythyone lechleri*, *Pseudocnus leoninus*, *Pseudocnus perrieri*, *Cladodactyla crocea*, *Hemioedema spectabilis*, más del 80% tienen distribución en Tierra del Fuego. Solo *Thandarum hernandesi* y *Havelockia pegi* no se distribuyen en esas aguas. Las familias Psolidae y Cucumariidae ambas tienen a todas sus especies representadas en la región de Tierra del Fuego. En contraposición con Sclerodactylidae y Sclerothyonidae se encuentran solo en la Provincia Argentina.

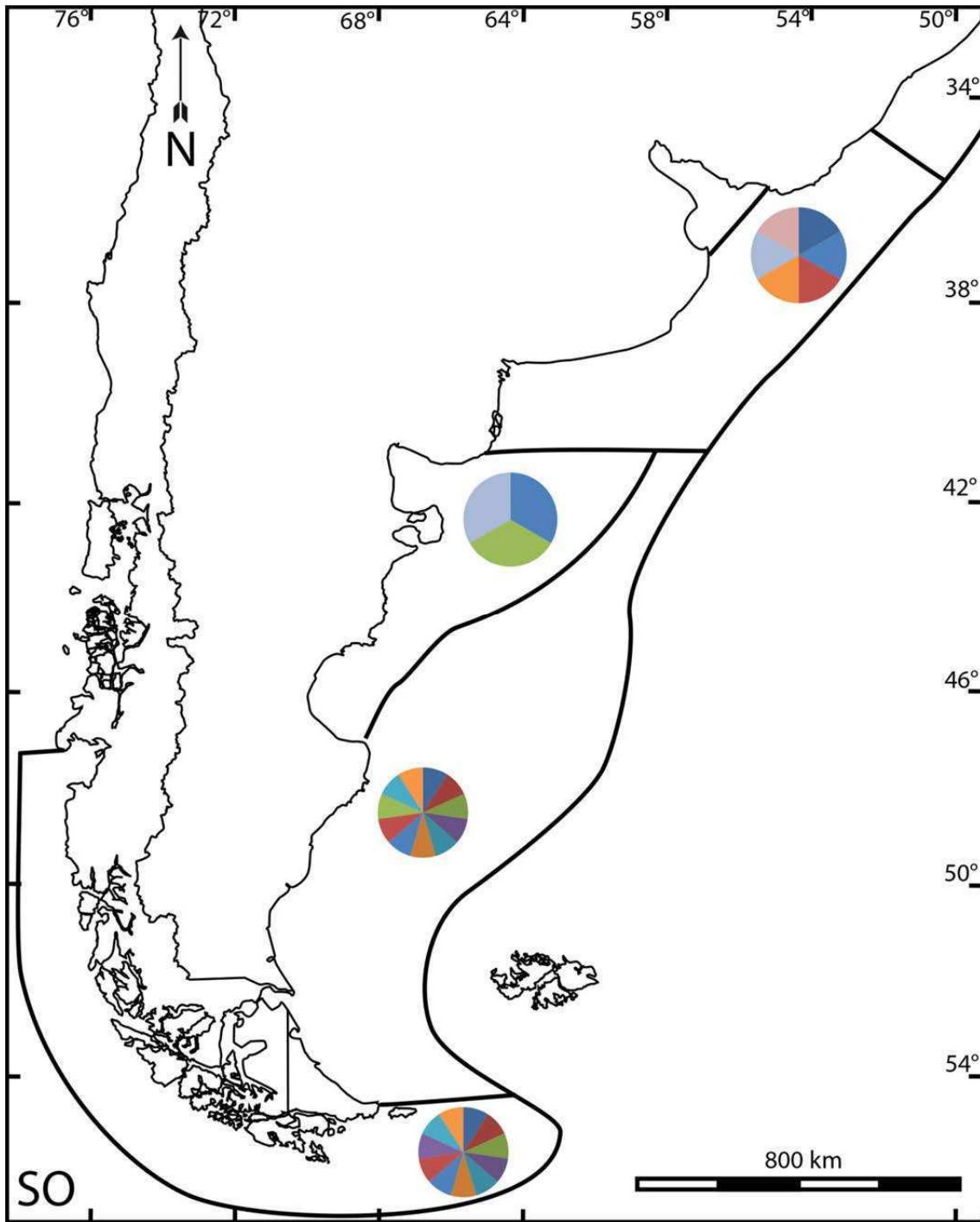


Figura 53: Cantidad de especies para cada Distrito descrito por Spalding *et al.* 2007.

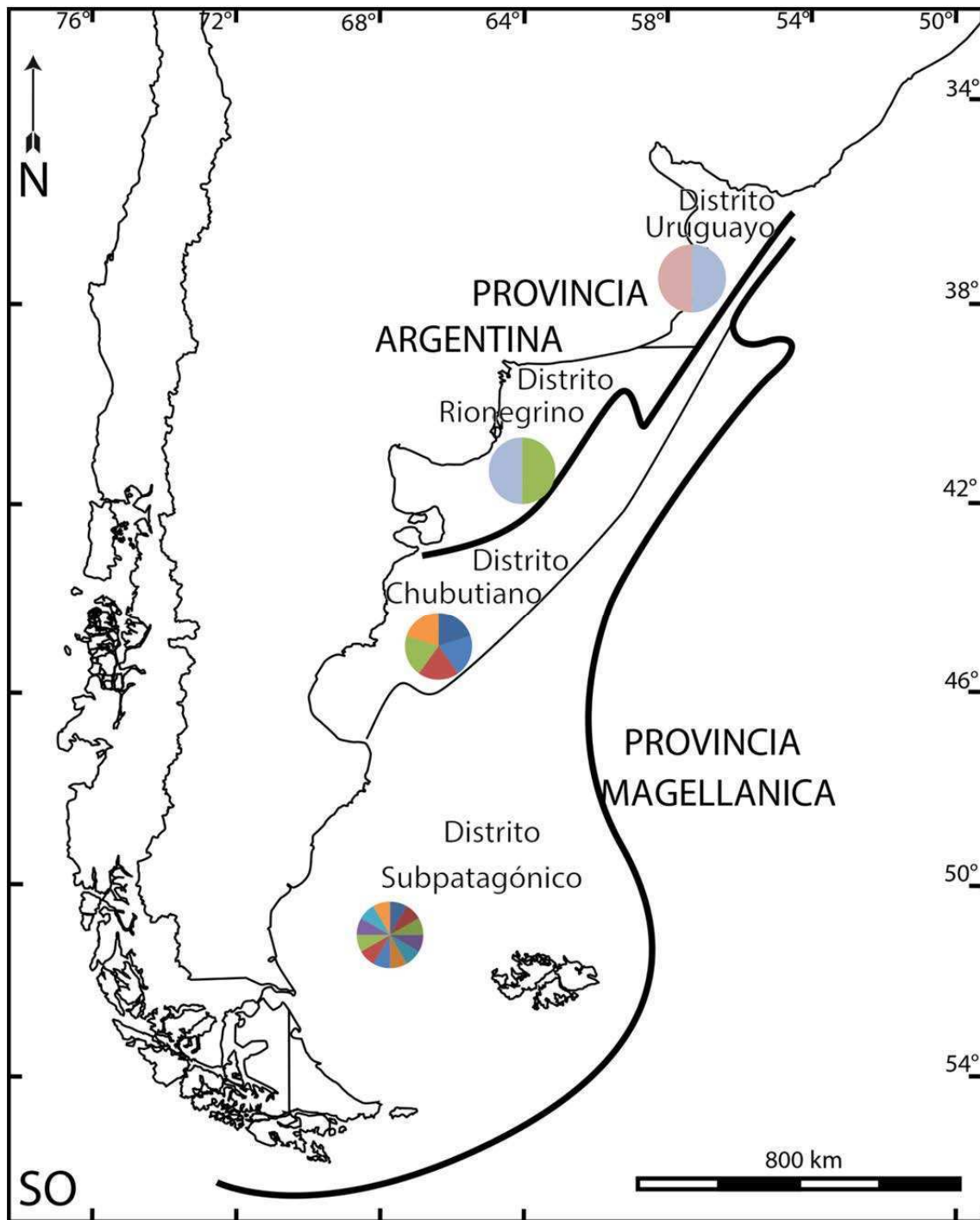


Figura 54: Cantidad de especies para cada Distrito descrito por Balech & Ehrlich 2008.

Respecto a las distribuciones, *Psolus patagonicus*, *Pseudocnus leoninus*, *Pseudocnus perrieri* y *Cladodactyla crocea*, mostraron un amplio rango, no solo latitudinal sino también en profundidad. Para estas especies la que presenta la mayor amplitud fue *Cladodactyla crocea* para la cual se hallaron ejemplares de más de 300

metros de profundidad, estaciones para las cuales no se encontraron ninguna de las otras especies antes mencionadas.

En cuanto a los fondos, entre las especies de fondos blandos tenemos a *Thandarum hernandesi*, *Trachythyone parva*, *Trachythyone lechleri*, *Hemioedema spectabilis* y *Havelockia pegi*. En este sentido, todos los miembros de la familia Psolidae se distribuyen en fondos duros mientras que esclerodactílicos y esclerotiónidos se restringen a fondos blandos.

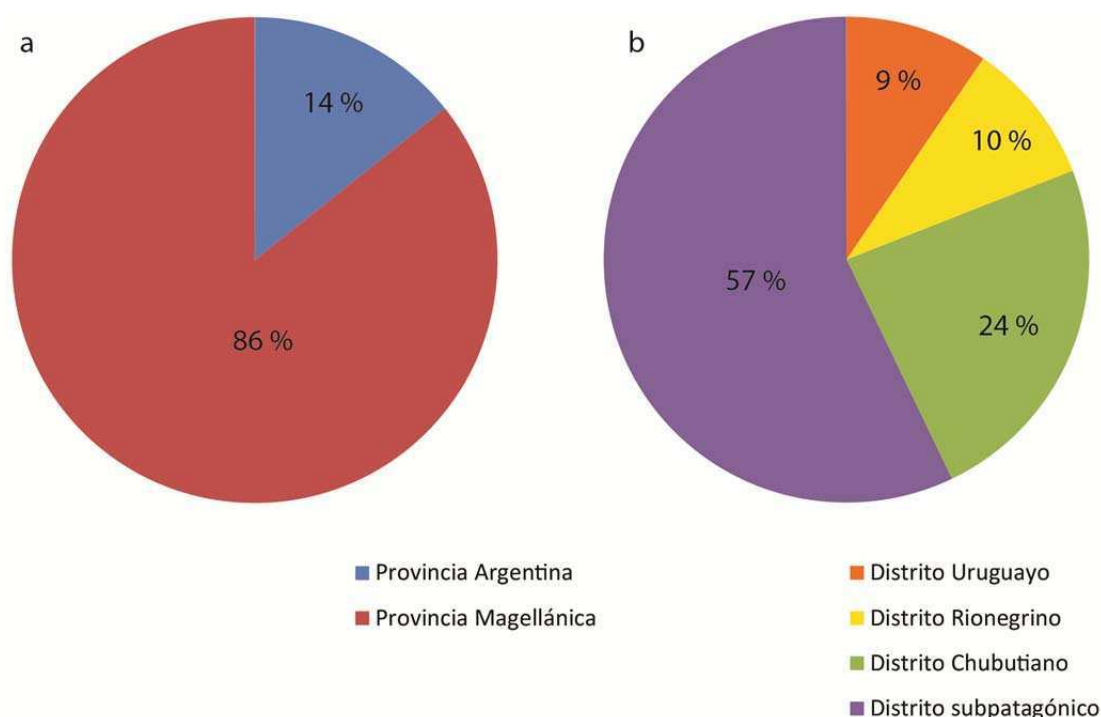


Figura 55: Composición de especies según la división de Balech & Ehrlich (2008) para a. provincias, b. distritos.

Finalmente en cuanto a las corrientes, las provincias descriptas por Boschi (1979) y Balech & Ehrlich (2008), guardan gran relación con el flujo de corrientes descrito por Piola & Rivas (1997), Rivas *et al.* (2006) y Rivas *et al.* (2010). En este sentido la mayor fauna de dendroquirótidos encontrada está asociada a la Corriente de Malvinas, la cual se distribuye al norte a profundidad (Piola & Rivas 1997, Acha 2004), en donde se distribuyen también muchas de las especies de Tierra del Fuego (fig. 53; fig. 54; fig. 55). Aunque la corriente de Malvinas es una tributaria de la Corriente Circumpolar Antártica, no se encontraron especies Antárticas en el Mar

Argentino, ni tampoco en Islas Georgias del Sur. Las especies más australes con distribución en Mar Argentino alcanzan la región del Cabo de Hornos, la Isla de los Estados y el Banco Burdwood / Namuncurá.

## Discusión

El Mar Argentino posee cerca de 27 especies de holotúridos (Martinez & Brogger 2012, Brogger *et al.* 2013, Martinez *et al.* 2013). Este valor resulta bajo en relación a Chile (74) y Nueva Zelanda (49) (Pawson 1970, Larrain 1995), indicando que las aguas frías del Atlántico presentan una baja diversidad. Algo similar fue reportado por Clark (1923) para la costa oeste de África, en la que toda la fauna Indopacífica quedaría restringida a la costa este de Sudáfrica, con 71 especies (Clark 1923). Para la región Atlántica sur de África Thandar (2008) reporta 23 especies, número similar al observado en Argentina.

Por otro lado Ventura *et al.* (2013) reportan para Brasil 49 especies, valor que es producto en gran medida, por las especies presentes en regiones tropicales, y que contrasta con Uruguay que aunque sesgado por la falta de información presenta un número considerablemente más bajo (3) (Martinez *et al.* 2013). De esta forma el valor total de especies reportadas para la bibliografía para el Mar Argentino sería un valor intermedio y esperado. Considerando lo mencionado en el capítulo de taxonomía, en el cual no se encontraron ejemplares de 5 especies y posiblemente las mismas no tendrían distribución en el Mar Argentino, más la presencia de una especie no reportada para estas aguas (*Psolidium disciformis*). El número bajaría de 27 a 23, coincidiendo con lo visto en África.

Particularmente para las especies de dendroquirótidos existe un alto porcentaje (más del 60 %) de los miembros de este orden para aguas someras de Argentina, considerando lo observado en este trabajo y los reportes previos (Pawson 1969, Hernández 1981, Martinez & Brogger 2012, Brogger *et al.* 2013, Martinez *et al.* 2013). Esto resultaría lógico dado que el grupo estaría asociado a aguas frías como lo menciona Pawson en diversas publicaciones (1969, 1970). De esta fauna cerca del 80%

estaría restringido a Tierra del Fuego y las familias Psolidae y Cucumariidae tienen a todas sus especies representadas en la región de Tierra del Fuego y en aguas exclusivamente chilenas. En contraposición con Sclerodactylidae y Sclerothyonidae que se encuentran solo en la Provincia Bonaerense (fig. 54; fig. 55). Esto resulta muy significativo al comparar con la fauna de Brasil, para la cual solo 9 % pertenecen a la familia Psolidae, en contraposición con lo que ocurre para filofóridos, esclerodactílicos y esclerotiódidos que son el 30 %.

Observando la distribución, la relación con el Pacífico Suroriental en la fauna de holotúridos argentinos es notoria. La conexión que existe en Tierra del Fuego entre el Pacífico y el Atlántico permite entender este patrón de distribución. En el sur de Argentina la similitud en la fauna con Chile fue destacado por Pawson (1969) y aquí es nuevamente observado.

Estos estudios son importantes para el conocimiento general de la dinámica de distribución de holotúridos en Sudamérica. En Chile es donde existe el mayor número de trabajos enfocados a los holotúridos (Pawson 1964, 1969, Larrain 1995), mientras que en Argentina, solo en la región de Cabo de Hornos se tiene un conocimiento exhaustivo (Ekman 1923, Ekman 1925, Deichmann 1947). En contraposición, para la región al norte de las Islas Malvinas, solo Hernández (1981, 1982) ha desarrollado trabajos en esta área. Esta falta de investigación en la región norte del Mar Argentino coincide con que durante la presente tesis, 2 de las nuevas especies identificadas correspondieran a esta región (Martinez & Brogger 2012, Martinez *et al.* 2013). En Brasil durante este período también se han reportado nuevas especies (Martins 2012a, b), todos estos trabajos enfocados a las familias Phylloporidae, Sclerodactylidae y Sclerothyonidae. Estas familias presentan una taxonomía que fue modificada por Smirnov (2012) recientemente (ver capítulo 1). Asociado a la complejidad de dicha fauna y en lo que respecta a Uruguay y sur de Brasil, faltan estudios en taxonomía de holotúridos (Martinez 2013, Ventura *et al.* 2013). Los reportes previos al libro de equinodermos de Latinoamérica (Alvarado & Solís-Marín 2013) son las publicaciones de Tommasi (1971, 1974, 1976), Tommasi *et al.* (1988a, b) y de Tiago & Ditaldi (2001), para Uruguay solo se tiene la información obtenida por Tommasi para aguas uruguayas (Martinez 2013). De las especies encontradas al sur del Río de la Plata para el Mar Argentino, ninguna presenta distribución al norte del Río de la Plata, algo observado en el presente trabajo y en reportes previos (Martinez *et al.* 2013).

Según Tommasi *et al.* (1988a) y Martínez *et al.* (2013) existe una barrera biogeográfica en la región de Río de la Plata. Con la información de autores previos (Tommasi *et al.* 1988a, Martínez & Brogger 2012, Brogger *et al.* 2013, Martínez *et al.* 2013) y los resultados obtenidos en este trabajo se ratifica que el Río de la Plata generaría una barrera biogeográfica. La presencia del Río de la Plata, su baja salinidad y la cantidad de sedimentos podrían disminuir el flujo de poblaciones de norte a sur de esta cuenca (Tommasi *et al.* 1988b, Martínez & Brogger 2012). Esto coincide con las provincias biogeográficas establecidas por Spalding *et al.* (2007) y Balech & Ehrlich (2008), aunque para esta última, el límite sería algo más al norte del Río de la Plata (fig. 51; fig. 52).

La Corriente de Malvinas presenta al sur conexión con la Corriente Circumpolar Antártica (Piola & Rivas 1997, Rivas 2010). Esto podría llevar al hallazgo de especies antárticas en el Mar Argentino, lo cual no ocurre, según lo observado para el material analizado. Las diferencias en temperatura y salinidad entre ambas regiones y la profundidad que las separa llevan a Spalding (2007) a separar estas regiones y explica el por qué no se encuentran estas especies antárticas en el sur de América.

Existen algunos reportes recientes que mencionan diversas especies con distribución en Mar Argentino y Antártida (de Moura *et al.* 2011, O'Loughlin *et al.* 2011). En lo que respecta al material analizado morfológicamente en esta tesis no se encontraron especies en ambas regiones simultáneamente. En particular la revisión bibliográfica de De Moura Barboza *et al.* (2011) aunque valiosa como recopilación no registra organismos observados. Por otro lado O'Loughlin *et al.* (2011) presentan secuencias genéticas de diversos organismos y todos los ejemplares estudiados de la especie *Psolus antarcticus* son de Antártida, es decir que no se estudian ejemplares de la localidad tipo que es Tierra del Fuego. Dado que no hay seguridad de que sean de la especie *Psolus antarcticus*, esto no resuelve la presencia de la especie en Antártida. Por lo tanto, se concluye, en base al material observado y al análisis biogeográfico realizado que esta especie no está presente en Antártida.

Finalmente a futuro resultaría importante hacer estudios en Uruguay y sur de Brasil a fin de conocer la influencia del Río de la Plata, en lo que respecta a la distribución equinodermos y en particular a holotúridos.

## Conclusiones finales

El Mar Argentino presenta un total de 14 especies de Dendrochirotida, de las cuales 12 se encontraban presentes en registros previos. Solo 5 especies descritas en la bibliografía no se encontraron. Probablemente un mayor número de muestreos ampliaría algunos márgenes de distribución, principalmente en aquellas especies con bajo número de material encontrado como ocurrió con la especie *Trachythyone lechleri* de Ushuaia.

También se estudiaron varios casos de sinonimias, algunos de ellos no planteados en la literatura, como son el caso de *Psolus patagonicus* y *Psolus marcusii*. Por otro lado, en especies de *Heterocucumis*, se destacó que las distribuciones reportadas no son correctas, y que no están presentes en el Mar Argentino. También ocurre lo propio con la especie *Psolus segregatus*, para la que se consigna una distribución acotada a la región sur de América y no a lo largo del Pacífico como se consideraba.

En el marco de esta tesis se describieron 2 especies nuevas para la ciencia del orden Dendrochirotida y una para el orden Elasipodida (*Benthodyes* sp.). Además se identificaron los lotes correspondientes a las especies del Mar Argentino y zonas limítrofes, de las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Museo de La Plata, Museu de Zoologia da Universidad de São Paulo de Brasil, Colección Nacional de Equinodermos "María Elena Caso Muñoz", Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos, UNAM de México, National History Museum of Los Angeles County. Es probable que un mayor número de muestreos en la región de la plataforma entre los 42° y 50° S a profundidades mayores a 100 metros permita ampliar rangos de distribución y no se descarta la posibilidad de encontrar nuevas especies para la ciencia en los próximos años.

Los resultados obtenidos con el análisis filogenético coinciden con la taxonomía actual y permitieron comprobar la alta relación filogenética que poseen las especies del orden Dendrochirotida de Argentina. Además las especies de la familia Psolidae también mostraron una gran afinidad, siendo uno de los grupos de dendroquirótidos con mayor sustento monofilético. Por otro lado, las especies del orden Synaptida y Elasipodida demostraron ser grupos externos estadísticamente sustentados. En todos los



árboles obtenidos, se observó muy poca relación filogenética entre las especies de estos grupos y los dendroquirótidos.

De las distribuciones de las especies se puede señalar que los esfuerzos a futuro deben estar focalizados en la región de Tierra del Fuego y aguas cercanas. Es posible que el caso de *Psolidium disciformis* que no registraba distribución en Argentina anteriormente sea indicativo de que otras especies con distribución en aguas chilenas puedan estar presentes también en aguas argentinas. Pawson (1969) describe 13 con distribución en Argentina y Chile, pero cerca de 27 halladas exclusivamente en aguas chilenas. Por otro lado estudios en la región de la Provincia de Buenos Aires, podrían aclarar la importancia del Río de la Plata como barrera biogeográfica.

Aunque en esta tesis no se reportan especies que se distribuyen tanto en la Antártida como en América del Sur, es notoria la relación que existe entre ambas regiones. Gran parte de los géneros tienen representantes en ambas zonas y la presencia de estas especies cogenéricas ha generado confusiones en la literatura. Se espera que los estudios genéticos sobre la fauna de ambas regiones puedan ayudar a comprender aún más la dinámica de distribución de las distintas especies.

**Referencias:**

- Acha EM, Mianzan HW, Guerrero RA, Favero M, Bava J (2004) Marine fronts at the continental shelves of austral South America physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44: 83-105.
- Altnöder A, Bohn JM, Rückert I-M, Schwabe E (2007) The presumed shelled juvenile of the parasitic gastropod *Entocolax schiemenzii* Voigt, 1901 and its holothurian host *Chiridota pisanii* Ludwig, 1886. *Spixiana* 30: 187–199.
- Andrade HV (1986) Observaciones bioecológicas sobre invertebrados demersales de la zona Central de Chile. En: Arana P (ed) *La Pesca en Chile*, Valparaíso 41-56.
- Arndt A, Marquez C, Lambert P, Smith MJ (1996) Molecular phylogeny of Eastern Pacific sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea) based on mitochondrial DNA sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6: 425–437.
- Balech E, Ehrlich M (2008) Esquema biogeográfico del Mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 19: 45-75.
- Bastida R, Roux A, Martínez DE (1992) Benthic communities of the Argentine continental shelf. *Oceanologica Acta* 15: 687-698.
- Bather FA (1907) Holothurian names. *Science* 26: 670 pp.
- Bell FJ (1882) Studies in the Holothuroidea I. On the genus *Psolus* and the forms allied thereto. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London*. 641-649.
- Bell FJ (1883) Studies in the Holothuroidea. II. Descriptions of New Species. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London*: 58-62.
- Bell FJ (1892) *Catalogue of the British echinoderms in the British Museum (Natural History)*. Taylor and Francis, London 197 pp.
- Bell FJ (1908) National Antarctic Expedition 1901-04. Echinoderma. *Natural History, Zoology (London)* 4: 1-16.
- Bernasconi I (1941) Buque Oceanográfico "Comodoro Rivadavia". *Physis* 19: 37-49.
- Boschi EE (1979) Geographic distribution of Argentinian marine decapod crustaceans. *Bulletin of the Biological Society of Washington* 3: 134-143.
- Brandini FP, Boltovskoy D, Piola A, Kocmur S, Rottgers R, Abreu PC (2000) Multiannual trends in fronts and distribution of nutrients and chlorophyll in the southwestern Atlantic (30°-62° S). *Deep-Sea Research* 47: 1015-1033.

- Brandt JF (1835) Prodrromus descriptionis animalium AB H. Mertensio in Orbis Terrarum. Petropoli, Sumptibus Academiae 87 pp.
- Brogger MI, Gil DG, Rubilar T, Martinez MI, Díaz de Vivar E, Escolar M, Epherra L, Pérez AF, Tablado A (2013) Echinoderms from Argentina: Biodiversity, Distribution and Current State of Knowledge. En: Alvarado JJ, Solís-Marín FA (eds) Echinoderms Research and Diversity in Latin America. Springer, Berlin, 658 pp.
- Bronn HG (1860) Die Klassen und Ordnungen der Strahlenthiere (Actinozoa): wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild, Leipzig und Heidelberg: C.F. Wintersche Verlagshandlung, Leipzig, 434 pp.
- Burmeister H (1837) Handbuch der Naturgeschichte. Enslin, Berlin 2(XII) pp. 369–858
- Carreto JJ, Lutz VA, Carignan MO, Cucchi Colleoni AD, de Marco SG (1995) Hydrography and chlorophyll a in a transect from the coast to the shelf-break in the Argentinian Sea. Continental Shelf Research 15: 315-336.
- Cherbonnier G (1941) Note sur une nouvelle holothurie antarctique, *Cucumaria cornuta* sp. nov. Bulletin Société Zoologique de France 66: 271-276.
- Cherbonnier G (1947) Etude de la couronne calcaire péripharingienne, des différents organes et de la spiculation chez une Holothurie dendrochirote: *Cucumaria lefevrei* Barrois. Bulletin du Laboratoire de Dinard 29: 13-23.
- Cherbonnier G (1958) Le genre *Hemioedema*. Bulletin de l'IFAN series A 2: 320-329.
- Cherbonnier G (1961) Deux nouvelles espèces d'holothuries dendrochirotes des cotes brésiliennes. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle 2° Série 33: 611-615.
- Chludil HD, Muniain CC, Seldes AM, Maier MS (2002) Cytotoxic and Antifungal Triterpene Glycosides from the Patagonian Sea Cucumber *Hemioedema spectabilis*. Journal of Natural Products 65: 860-865.
- Clark HL (1907) The Apodous Holothurians. A monograph of the Synaptidae and Molpadiidae, including a Report on the Representatives of these Families in the Collections of the United States National Museum. Smithsonian Contributions to Knowledge 35: 231.
- Clark H L (1923) The Echinoderm fauna of South Africa. Annals of the South Africa Museum 13: 221-451.
- Cohen BL, Améziane N, Eleaume M, De Forges BR (2004) Crinoid Phylogeny: a preliminar analysis (Echinodermata: Crinoidea). Marine Biology 144: 605-617.

- Cuénot L (1891) Études morphologique sur les échinodermes. Arch. Biol. 11: 313-680.
- De Moura Barboza CA, Bendayan De Moura R, Monnerat Lanna A, Oackes T, Campos LS (2011) Echinoderms as clues to Antarctic - South American connectivity. *Oecologia Australis* 15: 86-110.
- Deichmann E (1941) The Holothuroidea Collected by the Velero III during the years 1932 to 1948 Part I, Dendrochirotida Allan Hancock Pacific Expeditions. The University of Southern California Press, Los Angeles, California 61-196.
- Deichmann E (1947) Shallow water holothurians from Cabo de Hornos and adjacent waters. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 8: 325-351.
- Düben MWV, Koren J (1846) Om Holothuriernas Hudskellet. *Kongliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 1844: 211-228 figs 4-5.
- Dujardin MF & Hupé MH (1862) Historie Naturelle des zoophytes Échinodermes. Paris Encyclopédique de Roret 626 pp.
- El-Naggar AM, Ashaat NA, El-Belbasi HI, Slama MS (2008) Molecular phylogeny of Egyptian sea cucumbers as predicted from 16s mitochondrial rRNA gene sequences. *World Applied Sciences Journal* 5: 531-542.
- Ekman S (1923) Über Psolus squamatus und verwandte Arten. Zugleich ein Beitrag zur Bipolaritätsfrage. *Arkiv för Zoologi* 15: 1-59.
- Ekman S (1925) Holothurien. Further zoological Results Sweden Antarctic Expedition 1: 1-194.
- Ekman S (1927) Holothurien. de Gruyter, Berlin; Leipzig Ferguson JC (1990) Hyperosmotic properties of the fluids of the perivisceral coelom and watervascular system of starfish kept under stable conditions. *Comparative Physiology and Biochemistry* 95A: 245-248.
- Eschscholtz F (1829) System der Acalephen. Eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahltiere. Ferdinand Dümmler, Berlin, pp. 1-190.
- Fisher WK (1907) The Holothurians of the Hawaiian Islands. *Proceedings of the United States National Museum* 32: 637-744.
- Garzoli SL, Garraffo Z (1989) Transports, frontal motions and eddies at the Brazil-Malvinas currents confluence. *Deep-Sea Research* 36: 681-703.
- Gill T (1907) Holothurian Names. *Science*, New York, N.Y. 26 (2): 185-186.
- Gilliland PM (1993) The skeletal morphology, systematics and evolutionary history of holothurians. *Special Papers in Palaeontology* 47: 1-143.

- Giménez J, Penchaszadeh PE (2010) Brooding in *Psolus patagonicus* (Echinodermata: Holothuroidea) from Argentina, SW Atlantic Ocean. *Helgoland Marine Research* 64: 21-26.
- Guerrero RA, Acha EM, Framiñan MB, Lasta CA (1997) Physical oceanography of the Río de la Plata Estuary, Argentina. *Continental Shelf Research* 17: 727-742.
- Grube AE (1840) Actinien, Echinodermen und Wurmer, Königsberg 83 pp.
- Haeckel E (1896) Systematische Phylogenie der Echinodermen. En: Systematische Phylogenie der Wirbellosen Thiere (Invertebrata): Zweiter Teil des Entwurfs einer systematischen Stammengeschichte. Reimer, Berlin. 348–504.
- Hansen B (1975) Scientific results of the Danish deep-sea expedition round the world 1950-52. Systematics and biology of the deep-sea holothurians. *Galathea Report* 13: 1-262.
- Heding SG (1928) Synaptidae. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914–16. XLVI, *Vidensk. Meddr Dansk Naturh. Foren* 85: 105–323.
- Heding SG (1942) Holothuroidea. The danish ingolf-expedition 4: 1-39.
- Heding SG, Panning A (1954) Phyllophoridae Eine bearbeitung der polytentaculaten dendrochiroten holothurien des zoologischen museums in Kopenhagen. *Spolia Zoologica Musei Hauniensis* 13: 1-209.
- Hendler G, Miller JE, Pawson DL, Kier PM (1995) Sea Stars, Sea Urchins and Allies, Echinoderms of Florida and the Caribbean 390 pp.
- Hernández DA (1981) Holothuroidea de Puerto Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 4: 151-168.
- Hernández DA (1982) Holothuroidea des Sudwestatlantiks I. Die Trachythyone-Arten. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut* 79: 251-261.
- Hernández DA (1985) Holothuroidea del Mar Argentino. PhD, Buenos Aires, Argentina.
- Hernández DA (1987) *Trachythyone baja* sp. n., a new species from Antarctic waters (Echinodermata: Holothuroidea). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut* 84: 161-165.
- Henning W (1965) Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology* 10: 97-116.
- Hérouard E (1901) Holothuries. Expedition Antarctique - Belge 16 pp.

- Hérouard E (1906) *Holothurians*. Resultats du Voyage du S Y Belgica 16 pp.
- Hérouard E (1929) *Holothurians de la côte Atlantique du Maroc et de Mauritanie*. Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc 9: 36-70.
- Hickman VV (1962) *Tasmanian sea-cucumbers (Holothurians)*. Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania 96: 49-72, 42pls, 186 fig.
- Honey-Escandón M, Laguarda-Figueras A, Solís-Marín FA (2012) *Molecular phylogeny of the subgenus Holothuria (Selenkothuria) Deichmann, 1958 (Holothuroidea: Aspidochirotida)*. Zoological Journal of the Linnean Society 165: 109-120.
- Hyman LH (1955) *Echinodermata*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, Toronto, London 762 pp.
- Jaeger GF (1833) *De Holothuriis*. Dissertatio inauguralis.
- Janies D (2001) *Phylogenetic relationships of extant echinoderm classes*. Canadian Journal of Zoology 79: 1232-1250.
- Kerr AM & Kim J (1999) *Bi-Penta-Bi-Decaradial Symmetry: A Review of Evolutionary and Developmental Trends in Holothuroidea (Echinodermata)*. Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution 285: 93-103.
- Kerr AM & Kim J (2001) *Phylogeny of Holothuroidea (Echinodermata) inferred from morphology*. Zoological Journal of the Linnean Society 133: 63-81.
- Kerr AM, Janies DA, Clouse RM, Samyn Y, Kuszak J, Kim J (2005) *Molecular Phylogeny of Coral-Reef Sea Cucumber (Holothuriidae: Aspidochirotida) Based on 16S Mitochondrial Ribosomal DNA Sequence*. Marine Biotechnology 7: 53-60.
- Lambert P (1996) *Psolidium bidiscum*, a new shallow water, psolid sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea) from the northeastern Pacific, previously misidentified as *Psolidium bullatum* Ohshima. Canadian Journal of Zoology 20-31.
- Lambert P (2009) *Holothuroidea - Pepinos de Mar*. En Häussermann, V. & Försterra, G. (eds.) *Marine Benthic Fauna of Chilean Patagonia*. Nature in Focus, Santiago, Chile 1000 pp.
- Lampert, K. (1885). *Die Seewalzen (Holothurioidea)*. En: C. Semper, (ed.). *Reisen im Archipel der Philippinen*. Wiesbaden 312 pp.

- Lampert K (1889) Die während der Expedition S. M. S. "Gazelle" 1874-1876 von Prof. Dr. Th. Studer gesammelten Holothurien. Zoologische Jahrbücher, Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere 4: 806-858.
- Larrain AP (1995) Biodiversidad de equinodermos chilenos: Estado actual del conocimiento y sinopsis biosistemática. Gayana Zoologica 59: 73-96.
- Lesson RP (1830) Centurie zoologique ou choix d'animaux rares, Paris 456 pp.
- Linné C (1758) Tomus I. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Holmiae. (Laurentii Salvii) 1-4: 1-824.
- Linné C (1767). Systema naturae sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Laurentii Salvii, Holmiae. 12th ed. v. 1 (pt 2): 533-1327.
- Lucas AJ, Guerrero RA, Mianzan HW, Acha EM, Lasta CA (2005) Coastal oceanographic regimes of the Northern Argentine Continental Shelf (34-43°S). Estuarine, Coastal and Shelf Science 65: 405-420.
- Ludwig H (1875) Beiträge zur Kenntniss der Holothurien. Arbeiten Zoologische Zootomischen Institut in Würzburg 2: 77-120.
- Ludwig H (1882) List of Holothurians in the Leyden Museum. Notes from the Leyden Museum. 4(10): 127-136.
- Ludwig H (1887) Die von G. Chierchia auf der Fahrt der Kgl. Ital. Corvette "Vettor Pisani" gesammelten Holothurien. Zoologische Jahrbücher 2: 1-36.
- Ludwig H (1892) Echinodermen. Verlagshandlung, Leipzig 546 pp.
- Ludwig H (1894) The Holothurioidea. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge, USA 181 pp.
- Ludwig H (1897) Care of the brood in *Psolus antarcticus*. Annals and Magazine of Natural History 20(6): 487-488.
- Ludwig H (1898) Die Holothurien der Sammlung Plate. Zoologische Jahrbücher (Supplement 4, Fauna Chilensis) 2: 431-454.
- Ludwig H, Heding SG (1935) Die holothurien der Deutschen Tiefsee-Expedition. 1. Fusslose und dendrochirote Formen. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia 1898-1899 24: 123-214.

- Lutz VA, Carreto JI (1991) A new spectrofluorometric method for the determination of chlorophylls and degradation products and its application in two frontal areas of Argentine Sea. *Continental Shelf Research* 11: 433-451.
- Maier MS (2008) Biological activities of sulfated glycosides from echinoderms. Attar-Rahman (Ed.) *Studies in Natural Products Chemistry* 35: 311-354.
- Martinez MI, Brogger MI (2012) *Thandarum hernandezii*, a new genus and new species of sea cucumber family Sclerodactylidae (Echinodermata: Holothuroidea: Dendrochirotida) from the Southwestern Atlantic Ocean. *Zootaxa* 3304: 63-68.
- Martinez MI, Giménez J, Penchaszadeh PE (2011) Reproductive cycle of the sea cucumber *Psolus patagonicus* Ekman, 1925 off Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. *Invertebrate Reproduction & Development* 55: 124-130.
- Martinez MI, Thandar AS, Penchaszadeh PE (2013) A new species of *Havelockia* Pearson, 1903 from the Argentine Sea (Holothuroidea: Dendrochirotida: Sclerodactylidae). *Zootaxa* 3609: 583-588.
- Martins L, Souto C, Menegola C (2012) A new genus and new species of Sclerodactylidae (Holothuroidea: Dendrochirotida) from the south-western Atlantic coast. *Zootaxa* 3506: 54-62.
- Martos P, Piccolo MC (1988) Hydrography of the Argentine continental shelf between 38° and 42° S. *Continental Shelf Research* 8: 1043-1056.
- Mercier A, Hamel J-F (2009) Endogenous and exogenous control of gametogenesis and spawning in echinoderms. Elsevier, Oxford 302 pp.
- Müller OF (1776) *Zoologiae danicae prodromus, seu animalium daniae et norvegiae indigenarum characteres, nomina, et synonyma imprimis popularium*. Havniae, typis hallageriis 282 pp.
- Müller J (1850) Anatomische Studien über die Echinodermen. *Archives of Anatomy and Physiology* 129-155.
- Murray AP, Muniain CC, Seldes AM, Maier MS (2001) Patagoniside A: a novel antifungal disulfated tripterene glycoside from the sea cucumber *Psolus patagonicus*. *Tetrahedron* 57: 9563-9568.
- O'Loughlin PM (2000) A review of the Cucumariid genus *Psolidiella* Mortensen (Echinodermata, Holothuroidea). *Memoirs of Museum Victoria* 58: 25-37.
- O'Loughlin PM (2009) BANZARE holothuroids (Echinodermata: Holothuroidea). *Zootaxa* 2196: 1-18.



- O'Loughlin PM, Ahearn CG (2008) Antarctic and Sub-Antarctic species of *Psolidium* Ludwig (Echinodermata: Holothuroidea: Psolidae). *Memoirs of Museum Victoria* 65: 23-42.
- O'Loughlin PM, Maric D (2008) Australian species of *Psolidium* Ludwig (Echinodermata: Holothuroidea: Psolidae). *Memoirs of Museum Victoria* 65: 1-22.
- O'Loughlin PM, O'Hara TD (1992) New Cucumariid Holothurians (Echinodermata) from Southern Australia, including two brooding and one fissiparous species. *Memoirs of Museum Victoria* 53: 227-266.
- O'Loughlin PM, Waters JM (2004) A molecular and morphological revision of genera of Asterinidae (Echinodermata: Asteroidea). *Memoirs of Museum Victoria* 61: 1-40.
- O'Loughlin PM, Whitfield E (2010) New species of *Psolus* Oken from Antarctica (Echinodermata: Holothuroidea: Psolidae). *Zootaxa* 2528: 61-68.
- O'Loughlin PM, Eichler J, Altoff L, Falconer A, Mackenzie M, Whitfield E, Rowley C (2009) Observations of reproductive strategies for some dendrochirotid holothuroids. *Memoirs of Museum Victoria* 66: 215-220.
- O'Loughlin, P M, Paulay G, Davey N, Michonneau F (2011) The Antarctic region as a marine biodiversity hotspot for echinoderms: Diversity and diversification of sea cucumbers. *Deep-Sea Research II* 58: 264-275.
- Ogle W (1882) *Parts of Animals translated from Aristotle 350 AC*. London: K. Paul, French & Co 35 pp.
- Oken L (1815) *Lehrbuch Der Naturgeschichte. Dritter Theil, Zoologie. Erste Abteilung, Fleischlose Thiere*: 841 pp.
- Östergren Hj (1898) *Das System der Synaptiden*, Öfvers. K. Vetensk. Akademie Förhandlingar Stockholm. 55(2): 111–120.
- Östergren H (1907) *Zur Phylogenie und Systematik der Seewalzen*. Sartryck ur Zoologiska Studier 1: 191-215.
- Panning A (1940) *Dendrochirote Holothurien von Dakar*. *Videnskabelige Meddelelser* 104: 169-178.
- Panning A (1949) *Versuch einer Neuordnung der Familie Cucumariidae (Holothurioidea, Dendrochirota)*. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie Geographie Tiere* 78: 404-470.

- Panning A (1951) Über *Pseudocnus leoninus* (Semper) und verwandte Arten. Zoologischer Anzeiger 146: 73-80.
- Panning A (1955) Bemerkungen über die Holothurien-Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota). Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut 53: 33-57.
- Panning A (1957) Bemerkungen über die Holothurien-Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota) 2. Teil. Die Gattungen *Cladodactyla*, *Hemioedema* und *Psolidiella*. Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut 55: 25-38.
- Panning A (1962) Bemerkungen über die Holothurien-Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota) 3. Teil. Die Gattung *Pseudocnus* Panning 1949. Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut 60: 57-80.
- Panning A (1964) Bemerkungen über die Holothurien-Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota) 3. Teil. Die Gattungen *Stereoderma*, *Staurothyone* und *Trachythyone*. Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut 61: 159-174.
- Panning A (1966) Bemerkungen über die Holothurien-Familie Cucumariidae (Ordnung Dendrochirota) 5. Teil. Die Gattungen *Heterothyone* Panning, 1949 und *Leptopentacta* H.L. Clark, 1938. Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut 63: 51-69.
- Pawson DL (1964) The Holothuroidea Collected by the Royal Society Expedition to Southern Chile, 1958-1959. Pacific Science 18: 453-470.
- Pawson DL (1968) The Echinozoan fauna of the New Zealand Subantarctic Islands, Macquarie Island and the Chatham Rise. New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Bulletin 187: 1-35.
- Pawson DL (1969) Holothuroidea from Chile report no. 46 of the Lund University Chile expedition 1948-1949. Sarsia 38: 121-146.
- Pawson DL (1970) The marine fauna of New Zealand: sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). Bulletin New Zealand Department of Scientific and Industrial Research 201: 1-69.
- Pawson DL (1982) Holothuroidea. McGraw-Hill, New York 813-818.
- Pawson DL (2007) Phylum Echinodermata. En: Zhang, Z.-Q. & Shear, W.A. (Eds) (2007) Linné Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy. Zootaxa 1668: 749-764.

- Pawson DL, Fell HB (1965) A revised classification of the dendrochirote holothurians. *Breviora* 214: 1-7.
- Pawson DL, Valentine JF (1981) *Psolidium prostratum*, new species, from off the east coast of the USA (Echinodermata: Holothuroidea). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94: 450-454.
- Pawson DL, Pawson DJ, King RA (2010) A taxonomic guide to the Echinodermata of the South Atlantic Bight, USA: 1. Sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). *Zootaxa* 2449: 1-48.
- Pearson J (1903) Holothuroidea. The Royal Society, London 182-208.
- Perrier R (1902) Holothuries. En : Expéditions Scientifiques du Travailleur et du Talisman pendant les Années 1880, 1881, 1882, 1883. Ouvrage publié sous les auspices du ministère de l'instruction publique sous la direction de A. Milne-Edwards de 1888 à 1890 et continué par E. Perrier. vol. 7. Masson et Cie 273-554.
- Perrier MR (1904) Holothuries du Cap Horn. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* 10: 13-17.
- Perrier MR (1905) Holothuries antarctiques du Museum d'Histoire Naturelle de Paris. *Annales des sciences naturelles (Zoologie)* 9: 104-146.
- Piola A, Rivas AL (1997) Corrientes en la plataforma continental. *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros* 1: 119-132.
- Philippi RA (1857) Vier neue Echinodermen des Chilensischen Meeres. *Arch f Naturgesch* 23: 130-134.
- Poche WV-F (1907) Über den richtigen Gebrauch der Gattungsnamen *Holothuria* und *Actinia*, nebst einigen andern, größtenteils dadurch bedingten oder damit in Zusammenhang stehenden Änderungen in der Nomenclatur der Coelenteraten, Echinodermen und Tunicaten *Zoologischer Anzeiger* (32): 106-109.
- Reich M (2010) The oldest synallactid sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea: Aspidochirotida). *Paläontologische Zeitschrift* 84: 541-546.
- Rivas AL, Dogliotti AI, Gagliardini DA (2006) Seasonal variability in satellite-measured surface chlorophyll in the Patagonian Shelf. *Continental Shelf Research* 26: 703-720.
- Rivas AL (2010) Spatial and temporal variability of satellite-derived sea surface temperature in the southwestern Atlantic Ocean. *Continental Shelf Research* 30: 752-760.

- Rogacheva A, Cross IA, Billett DSM (2009) Psychropotid holothurians (Echinodermata: Holothuroidea: Elaspodida) collected at abyssal depths from around the Crozet Plateau in the Southern Indian Ocean. *Zootaxa* 2096: 460–478.
- Samyn Y, Appeltans W, Kerr AM (2005) Phylogeny of *Labidodemas* and the Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirotida) as inferred from morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144: 103–120.
- Samyn Y, Thandar AS, Vandenspiegel D (2010) Two new species in the phylloporid genus *Massinium* (Echinodermata: Holothuroidea) with redescription of *Massinium magnum*. *Zootaxa* 2399: 1-19.
- Selenka E (1867) Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig 546-565.
- Semper C (1868) Reisen im Archipel der Philippinen, Leipzig 288 pp.
- Sewell MA, McEuen CM (2002) Phylum Echinodermata: Holothuroidea, in Atlas of Marine Invertebrate Larvae, Young, C. editor. 626 pp.
- Sewell MA, Young CM (1997) Are Echinoderm Egg Size Distributions Bimodal? *Biological Bulletin* 193: 297-305.
- Sluiter CP (1901) Neue Holothurien aus der Tief-See des indischen Archipels gesammelt durch die Siboga-Expedition. *Tijdschr. Nederland. Dierk. Ver.* 2(7): 1-28.
- Smiley S, McEuen FS, Chaffee S, Krishnan S (1991) Echinodermata: Holothuroidea. En: Giese AC, Pearse JS, Pearse VB eds. *Reproduction of Marine Invertebrates. Volume 6.* Pacific Grove, California: Boxwood Press 663-750.
- Smirnov A (2012) System of the Class Holothuroidea. *Paleontological Journal* 46: 793-832.
- Smith AB (1997) Echinoderm Phylogeny: How congruent are morphological and molecular estimates? *Paleontological Society Papers* 3: 337-355.
- Smith AB, Reich M (2013) Tracing the evolution of the holothurian body plan through stem-group fossils. *Biological Journal of the Linnean Society* 109: 670-681.
- Solís-Marín FA, Billett DSM, Preston J, Rogers AD (2004) Mitochondrial DNA sequence evidence supporting the recognition of a new North Atlantic *Pseudostichopus* species (Echinodermata: Holothuroidea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 1077-1084.

- Solís-Marín FA, Hooker Y, Caballero-Ochoa AA, Laguarda-Figueras A (2012) Primer registro de *Heterocucumis godeffroyi* (Semper, 1868) (Echinodermata: Holothuroidea) en el mar peruano. *Revista peruana de biología* 19: 343-346.
- Solís-Marín FA, Alvarado JJ, Abreu-Pérez M, Aguilera O, Alió J, Bacallado-Aránega JJ, Barraza E, Benavides-Serrato M, Benítez-Villalobos F, Betancourt Fernández L, Borges M, Brandt M, Brogger MI, Borrero-Pérez GH, Buitrón-Sánchez BE, Campos LS, J. C, Clemente S, Cohen-Renfijo M, Coppard S, Costa-Lotufó LV, Del Valle-García R, Díaz Y, Díaz de Vivar ME, Díaz-Martínez JP, Durán-González A, Epherra L, Escolar M, Francisco V, Freire CA, García-Arrarás JE, Gil DG, Guarderas P, Hadel VF, Hearn A, Hernández JC, Hernández-Delgado EA, Herrera-Moreno A, Herrero-Pérezrul MD, Hooker Y, Honey-Escandón MBI, Lodeiros C, Luzuriaga M, Manso CLC, Martín A, Martínez MI, Martínez S, Moro-Abad L, Mutschke E, Navarro JC, Neira R, Noriega N, Palleiro-Nayar JS, Pérez AF, Pérez-Ruzafa A, Prieto-Ríos E, Reyes J, Rodríguez R, Rubilar T, Sancho-Mejía T, Sangil C, Silva JRMC, Sonnenholzner JJ, Ventura CR, Tablado A, Tavares Y, Tiago CG, Tuya F, Williams SM (2013) Appendix. En: Alvarado JJ, Solís-Marín FA (eds) *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*. Springer, Berlin, 116 pp.
- Spalding MD, Fox HE, Allen RG, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson M, Halper BS, Jorge MA, Lobana A, Lourie SA, Martin DK, Mcmanus E, Molnar J, Recchia CA, Robertson J (2007) *Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas*. *Bioscience* 57: 573-583.
- Studer T (1876) *Über Echinodermen aus dem antarktischen Meere und zwei neue Seeigel von den Papua-Inseln gesammelt auf der Reise S.M.S. Corvette Gazelle um die Erde*. *Monatsbericht der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 425-465.
- Strussenfelt AM (1765) *Beskrifning pa er Sjö-krak, Haf-Spöke kaladt*. *Kon svenska VetenskAkad. Handl* 26: 256-266.
- Thandar AS (1989) *The sclerodactylid holothurians of southern Africa, with the erection of one new subfamily and two genera (Echinodermata: Holothuroidea)*. *South African Tydskr Dierk* 24: 290-304.
- Thandar AS (2008) *Additions to the holothuroid fauna of the southern African temperate faunistic provinces, with descriptions of new species*. *Zootaxa* 1697: 1-57.

- Thandar A (2011) A New Family within the Holothuroid Order Dactylochirotida with Description of a New Species from South Africa and Comments on the Dendrochirotid Genus *Neoamphicyclus* Hickmann, 1962 and the Molpadid Genus *Cherbonniera* Sibuet, 1974 (Echinodermata), *Zootaxa*, 2011 (2971) 40–48.
- Théel H (1882) Report on the Holothuroidea, dredge by HMS Challenger during the years 1873-1876. First Part.- The Elaspoda. En: Thomson CW (ed) Report of the scientific results of the Voyage of HMS Challenger, Zoology Series. Dartmouth College, Hanover, New Hampshire 156 pp.
- Théel H (1886) Report on the Holothuroidea, dredge by HMS Challenger during the years 1873-1876. Second Part. En: Thomson CW (ed) Report of the scientific results of the Voyage of HMS Challenger, Zoology Series. Dartmouth College, Hanover, New Hampshire 290 pp.
- Thompson DW (1910) *Historia Animalium* translated from Aristotle 350 AC. Oxford: Clarendon Press.
- Tiago CG, Ditadi ASF (2001) Holothurians from the Brazilian coast: A historical survey. In: Barker M (ed) *Echinoderms 2000: Proceedings of the 10th International Conference*. A. A. Balkema, Duneidin 379-384.
- Tommasi LR (1971) Equinodermes do Brasil I. Sobre algumas espécies novas e outras pouco conhecidas, para o Brasil. *Boletim do Instituto Oceanográfico* 20: 1-22.
- Tommasi LR (1974) Equinodermes do Brasil. III. Observações sobre algumas espécies coletadas durante as viagens do N/Oc. "Almirante Saldanha". *Bolm Inst oceanogr* 23: 1-15.
- Tommasi LR, Castro SMd, Sousa ECPMd (1988a) Echinodermata coletados durante as campanhas oceanográficas do N/Oc. "Almirante Saldanha" no atlântico sul ocidental. *Relatório interno do Instituto Oceanográfico* 21: 1-11.
- Tommasi LR, Cernea MCW, Condeixa MCG (1988b) Equinodermes coletados pelo N/Oc. "Almirante Saldanha", entre 26°59'S e 38°39'S. *Relatório interno do Instituto Oceanográfico* 22: 1-11.
- Vaney C (1907) Holothurians. En: Charcot J (ed) *Expédition Antarctique Française (1903–1905)*. Sciences Naturelles: Documents Scientifiques, Paris 1-30, 2 fig.
- Vaney C (1908) Les Holothurians de l'expédition antarctique nationale écossaise. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 46: 405-441.

- Verrill AE (1867) Notes on the Radiata in the Museum of Yale College, with descriptions of new genera and species. No. 2. Notes on the Echinoderms of Panama and the West Coast of America with descriptions of new genera and species. *Transactions Connecticut Academy Arts & Sciences* 1(2): 251-322.
- Wyville-Thomson C (1878) The voyage of the "Challenger". The Atlantic. A preliminary account of the general results of the exploring voyage of H.M.S. "Challenger" 1: 1-424.
- Zaixso HE, Lizarralde ZI (2000) Distribución de equinodermos en el golfo San José y sur del golfo San Matías (Chubut, Argentina). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 35: 1-19.