

Diversidad, patrones de distribución y “hotspots” de los equinoideos irregulares (Echinoidea: Irregularia) de México

Andrea Alejandra Caballero-Ochoa¹, Alejandra Martínez-Melo²,

Carlos Andrés Conejeros-Vargas^{1,3}, Francisco Alonso Solís-Marín⁴ & Alfredo Laguarda-Figueras⁴

1. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Apdo. 70-305, Ciudad de México, México, C.P. 04510; a.caballero.ochoa@gmail.com
2. Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM. Ciudad Universitaria. C.P. 04510, Ciudad de México, México; a.mtz.melo@gmail.com
3. Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML), UNAM. Ciudad Universitaria. C.P. 04510, Ciudad de México, México; conejeros@ciencias.unam.mx
4. Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos, ICML, UNAM, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Apdo. 70-305, Ciudad de México, México, C.P. 04510; fasilis@icmyl.unam.mx; laguarda@cmarl.unam.mx

Recibido 18-I-2017. Corregido 24-III-2017. Aceptado 24-VII-2017.

Abstract: Diversity, distribution patterns and hotspots of the irregular echinoids (Echinoidea: Irregularia) of Mexico. Irregular echinoids can be found in almost all marine habitats, from the polar to the equatorial regions, and from the intertidal zone to great depths; some species have a cosmopolitan distribution, but most are geographically restricted, and all live in very particular habitats to a greater or lesser degree in Mexico has 153 species distributed within the coastal limits. Geographic barriers (terrestrial barriers and large ocean basins) and ocean current patterns act as primary modulators of the distribution of echinoids; however, there are factors that define the local distribution. The purpose of this work is to analyze the diversity of irregular echinoids in Mexico, as well as to explain the patterns of distribution and to explore the hotspots through panbiogeography as units of high richness. The study area covers all the territorial waters of Mexico in the Pacific Ocean, Atlantic and Caribbean Sea. To obtain the geographical coordinates we used the distribution data of 68 species of irregular echinoids recorded at different depths. We reviewed the specimens deposited in five scientific collections, in addition to the revision of other records from online databases: 1. National Collection of Echinoderms “Ma. Elena Caso Muñoz” of the Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML), of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM); 2. Regional Collection of Invertebrates of the Academic Unit Mazatlán, ICML, UNAM. 3. Invertebrate Zoology Collection, Smithsonian Museum of Natural History, Washington, D.C., United States of America, (USA); 4. Invertebrate Collection, Museum of Comparative Zoology, University of Harvard, Boston, Massachusetts; 5. Invertebrate Zoology, Peabody Museum, Yale University, New Haven, Connecticut; National Information System on Biodiversity (SNIB-CONABIO) and Global Biodiversity Information (GBIF). The generalized tracks were performed by the analysis of endemism based on the optimization method, using the NDM/VNDM program with a 2° x 2° latitude/longitude grid. Hotspots were obtained by overlapping the generalized tracks using the ArcView program. The best represented was family Brissidae, with 15 species, most of them belonging to the genus *Brissopsis*, followed by the family Mellitidae (with 12 species), half of them belongs to the genus *Encope*. The families of irregular sea urchins with a smaller number of species were: Echinoneidae, Plexechinidae, Palaeotropidae and Paleopneustidae, each represented by a single species. The following general patterns of distribution were recognized: 1) groups of widely distributed species and 2) restricted species living in the first few meters of depth (0-20m). Nine consensus areas or generalized tracks were obtained in the Endemism Analysis and 47 hotspots were recognized. Three areas with high specific wealth were obtained: West Coast of the Gulf of Mexico, Bank of Campeche/Mexican Caribbean and Gulf of California. The Gulf of California area has the highest diversity of irregular echinoids. This is the first approximation in the study of the panbiogeography of echinoderms of Mexico. Rev. Biol. Trop. 65(Suppl. 1): S42-S59. Epub 2017 November 01.

Key words: Diversity; distribution patterns; panbiogeography; hotspots; Echinoidea; West Coast of the Gulf of Mexico; Bank of Campeche/Mexican Caribbean; Gulf of California.

En México se tienen reportadas aproximadamente 800 especies de equinodermos que corresponden al 11% de la diversidad mundial; particularmente la clase Echinoidea (erizos regulares e irregulares) tiene 153 especies (19% de total en México) distribuidas dentro de los límites litorales (Solís-Marín, Caballero-Ochoa, Frontana-Uribe, Laguarda-Figueras & Durán-González, 2017). Los erizos irregulares son todos aquellos en los que la membrana del periprocto se encuentra desplazada de la zona apical. La forma de la testa puede ser más o menos pentagonal o acorazonada, dicho arreglo se interpreta como una aparente simetría bilateral secundaria; las áreas ambulacrales pueden adoptar una forma petaloide dispuesta alrededor de la región apical. Los equinoideos irregulares se pueden encontrar en casi todos los hábitats marinos, desde las regiones polares hasta las ecuatoriales, y desde la zona intermareal hasta grandes profundidades como la especie *Ceratophysa ceratopyga valvaecristata* reportada por Mironov (1976) hasta los 6320 m. Algunas especies presentan una distribución cosmopolita, pero la mayoría están restringidas geográficamente, y todas viven en hábitats muy particulares en un mayor o menor grado (Smith, 1984). Las barreras geográficas (barreras terrestres y grandes cuencas oceánicas) y los patrones de corrientes oceánicas actúan como moduladores primarios de la distribución de los equinoideos; sin embargo, existen factores que definen la distribución local (Kier & Grant, 1965; Ebert, 1971) como la naturaleza del sustrato (tamaño de grano, estabilidad del sedimento, grado de clasificación, contenido de materia orgánica, porosidad y permeabilidad). Los equinoideos irregulares seleccionan el sustrato de forma restringida (tamaño de sedimento y a la energía del ambiente), esto se debe a que los organismos están morfológicamente adaptados a vivir enterrados y alimentarse en esas condiciones (Pomory, Robbins & Lares, 1995). La temperatura puede influenciar la distribución de los equinoideos de dos maneras diferentes: 1) temperaturas muy altas, por larga exposición solar, podrían limitar la distribución, hasta resultar en un evento de mortandad

masiva (Khamala, 1971), y 2) las corrientes oceánicas frías pueden limitar la distribución de los equinoideos de aguas cálidas, como se reporta para el género *Mellita* y otros equinoideos de distribución somera en el Caribe (Martínez & Mooi, 2005). Los equinoideos irregulares poseen una dieta flexible por lo que raramente su distribución depende de la disponibilidad de un alimento en particular (Campbell, Dart, Head & Ormond, 1973). La profundidad también limita la distribución de los equinoideos (Ebert, 1971), además de tener un efecto directo en factores como el grado de turbulencia, el tipo de sustrato y penetración de la luz, así como, en la cantidad de materia orgánica disponible y la temperatura.

A mediados del siglo XX Croizat (1958, 1964) propuso en su trabajo "Space, time, form: The biological synthesis", un enfoque histórico de la Biogeografía llamándolo Panbiogeografía; asumiendo que las biotas evolucionan de acuerdo a los cambios en las barreras geográficas (Morrone, 2000); es decir, que la Tierra y la biota evolucionan juntas. Craw, Grehan & Heads (1999) definen la Panbiogeografía como una herramienta que describe la relación que existe entre la distribución espacial de los organismos con respecto a los valores de diversidad de los mismos, esto con la finalidad de poder inferir los patrones o los procesos evolutivos a partir de la información actual de las distribuciones geográficas (Morrone, 2004). Myers (1988) crea y emplea el término "hotspots" para identificar las áreas donde coinciden altos valores de riqueza de especies, la presencia de especies endémicas y áreas que presentan un nivel de alteración derivado de actividades humanas. Posteriormente, el término fue empleado para la identificación de áreas con un valor extremo de riqueza taxonómica (Prendergast, Quinn, Lawton, Eversham & Gibbons, 1993; Gaston & Williams, 1996). En otros trabajos se ha unificado la identificación de hotspots y algunos elementos de la Panbiogeografía (como los trazos individuales y trazos generalizados) para identificar patrones de distribución; Grehan (1989) en Nueva Zelanda utilizó elementos panbiogeográficos

en biología de la conservación al igual que Morrone y Espinosa (1998) en México. Las intersecciones de los nodos (superposición geográfica de la distribución de una o más poblaciones) se han considerado como indicadores con las mismas características que los hotspots (Contreras-Medina, Morrone & Luna, 2003). En trabajos recientes se ha utilizado el Análisis de Endemicidad (propuesto por Szumik, Cuezco, Goloboff, & Chalup, 2002; Szumik & Goloboff, 2004) para identificar trazos generalizados; Fernández-Badillo, Goyenechea y Escalante (2014) y Montiel-Canales, Goyenechea Mayer-Goyenechea, Fernández-Badillo y Castillo Cerón (2016) aplicaron este método a partir de datos de herpetofauna en los estados de Baja California e Hidalgo, México. En la actualidad, la gran mayoría de los trabajos panbiogeográficos se han realizado con taxones de flora y fauna exclusivamente terrestres; en el ambiente marino también se han realizado algunos estudios analizando las distribuciones de: mamíferos marinos, peces coralinos, moluscos, platelmintos, esponjas y macroalgas (Aguilar-Aguilar & Contreras-Medina, 2001; Heads, 1983; Chin, Brown & Heads, 1991; McManus, 1985; Sluys, 1989 y Hadju, 1998). El presente trabajo es uno de los primeros que se realiza con invertebrados marinos en México.

Caballero-Ochoa (2011) realizó un análisis biogeográfico de la clase Holothuroidea en el Pacífico mexicano, encontrando que la provincia Corteziana es la más biodiversa. Este trabajo menciona que la provincia Panámica es probablemente un área transicional que no se ha nombrado desde el punto de vista biogeográfico. Martín-Cao-Romero (2012) analizó la biogeografía de la clase Asteroidea en la costa del Atlántico en México y utilizó como unidades geográficas operativas (UGO) las propuestas por Wilkinson, Wiken, Creel, Hourigan y Agardy (2009). El análisis de parsimonia de endemismos reconoció tres principales grupos (Mar Caribe, zona nerítica de Veracruz y la zona nerítica exterior de Campeche y Yucatán), además de encontrar UGOs que muestran menor afinidad biogeográfica con el

resto (talud del norte del Golfo de México y la cuenca del Golfo de México). Garcés (2014) hizo un análisis de parsimonia de endemismos para analizar las afinidades biogeográficas de la clase Ophiuroidea en la costa del Pacífico mexicano utilizando UGO's de 1° de latitud, delimitando así seis regiones, en su investigación, indica que existe una continuidad dentro de ellas. Martínez-Melo, Solís-Marín, Buitrón-Sánchez y Laguarda-Figuera (2015) realizaron un análisis biogeográfico de los equinoideos irregulares de México, donde presentan un total de 69 especies incluidas en seis órdenes, 17 familias, y 36 géneros, distribuidas en 34 ecorregiones biogeográficas: 11 de la costa Atlántica y 23 de la costa Pacífica. En dicho trabajo, se delimitaron cuatro regiones biogeográficas Atlánticas y cinco Pacíficas. En la costa Atlántica, los factores ambientales que determinaron la distribución de los equinoideos irregulares fueron, principalmente el tipo de sedimento y las corrientes oceánicas, mientras que en la costa Pacífica fueron principalmente la profundidad y las corrientes oceánicas.

El objetivo de este trabajo es analizar los patrones de diversidad de equinoideos irregulares de México, así como explicar su distribución y explorar mediante la Panbiogeografía la presencia de "hotspots", mediante trazos generalizados, como unidades de alta riqueza en aguas del territorio mexicano. El presente trabajo es uno de los primeros que se realiza utilizando herramientas panbiogeográficas con taxones marinos de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El área de estudio abarca la totalidad de las aguas territoriales de México en el océano Pacífico, Atlántico y mar Caribe; se encuentran distribuidas, según Spalding *et al.* (2007), dentro de cuatro Reinos (Pacífico Norte Templado, Pacífico Este Tropical, Atlántico Tropical y Atlántico Norte Templado), cuatro Provincias (Pacífico-Noreste cálido-templado, Pacífico-Este Tropical, Atlántico-Noroeste Cálido-Templado y Atlántico-Noroeste Tropical) y 10 Ecoregiones

marinas (Ensenada Sur de California, Corteziana, Transición Magdalena, Revillagigedo, Pacífico Tropical Mexicano, Chiapas-Nicaragua, Caribe Suroeste, Caribe Oeste, Sur del Golfo de México y Norte del Golfo de México). Dichos autores basaron su regionalización en las características geomorfológicas y fisiográficas; masas de agua, corrientes y surgencias; profundidad y temperatura; y comunidades biológicas; tomando en cuenta los estrechos vínculos entre la diversidad biológica y los factores subyacentes abióticos. Por otra parte, Wilkinson *et al.* (2009) propusieron una regionalización de Norteamérica en ecorregiones, dividiendo el área de estudio en las siguientes siete: Golfo de México norte, Golfo de México sur, Mar Caribe, Pacífico centroamericano, Pacífico transicional mexicano, Golfo de California y Pacífico sudcaliforniano. La mayoría de las variables empleadas para definir las ecorregiones fueron oceanográficas o fisiográficas, y reflejan la variedad de condiciones que influyen en la distribución de las especies, sirviendo de sustitutos prácticos de datos biológicos incompletos o de formato incompatible a escala de América del Norte.

Obtención de datos: En el presente estudio se utilizaron los datos de distribución (coordenadas geográficas) de 68 especies de equinoideos irregulares (Infraclase Irregularia) presentes en los mares mexicanos registrados a diferentes profundidades. Por una parte, se revisaron los ejemplares depositados en las siguientes colecciones: 1. Colección Nacional de Equinodermos “Ma. Elena Caso Muñoz” del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML), de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) **CNE**; 2. Colección Regional de Invertebrados de la Unidad Académica Mazatlán, ICML, UNAM, EMU. 3. Invertebrate Zoology Collection, Smithsonian Museum of Natural History, Washington, D.C., Estados Unidos de América, (EUA) **USNM**; 4. Invertebrate Collection, Museum of Comparative Zoology, University of Harvard, Boston, Massachusetts, EUA **MCZ**; 5. Invertebrate Zoology, Peabody Museum, Yale

University, New Haven, Connecticut, EUA (**YPM**); Dichos ejemplares se determinaron y clasificaron bajo los criterios de Kroh y Smith (2010). Por otra parte, se obtuvieron otros registros de las bases de datos en línea: Sistema Nacional de Información sobre la Biodiversidad (SNIB-CONABIO) y Global Biodiversity Information (GBIF). Se realizó un control de calidad de datos (geográficos y taxonómicos) obtenidos, eliminando los registros que contenían información dudosa o insuficiente y los que contaban con errores de distribución. Con toda la información de distribución recopilada se realizó el Análisis de Endemicidad para identificar los trazos generalizados y hotspots de las 68 especies de equinodermos de México.

Análisis Biogeográfico/Análisis de Endemicidad: De acuerdo con la propuesta de Fernández-Badillo *et al.* (2014), para detectar los trazos generalizados, se planteó llevar a cabo un Análisis de Endemicidad basado en el método de optimización, propuesto por Szumik, Cuezco, Goloboff y Chalup (2002) y por Szumik y Goloboff (2004) mediante el uso del programa NDM/VNDM (Goloboff, 2002). Este programa incluye el algoritmo de optimización basado en el concepto de área de endemismo, los cuales se consideran áreas geográficas delimitadas por la congruencia de distribución de dos o más taxones (Szumik *et al.*, 2006). Mediante este algoritmo es posible evaluar cuántos taxones y “cuán endémicos” son de un área determinada, según el índice de endemicidad; de tal manera que aquellas áreas caracterizadas por al menos dos taxones, serán seleccionadas como áreas de endemismo (Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004 y Szumik *et al.*, 2006). Para la realización de este trabajo, las áreas de endemismo fueron consideradas como unidades equivalentes a los trazos generalizados que proponen Fernández-Badillo *et al.* (2014). La búsqueda heurística se elaboró siguiendo también la propuesta de Fernández-Badillo *et al.* (2014), realizando los siguientes cambios: 1. Se utilizó un tamaño de grilla de 2° de longitud por 2° de latitud (2° x 2°); 2. En las opciones de llenado se tomó el

valor de cero para los registros inferidos y el valor de 10 para los registros asumidos con el fin de no extender artificialmente la distribución de los organismos; en el caso de los erizos irregulares, aunque dicho valor es estricto, fue escogido debido a la poca movilidad de estas especies (Kier & Grant, 1965). Teniendo en cuenta que la gradilla seleccionada fue de 2° x 2° de latitud/longitud correspondiente aproximadamente a 200 km², significa que los erizos irregulares no se distribuyen más allá de los 20 km² del punto de registro más cercano; 3. Se modificó el valor mínimo de endemismo para el área (de 2.0 a 1.5), esto significa que se requieren como mínimo dos especies que se ajusten a un área y que den en total en el índice de endemismo (IE) de 0.750 cada una; 4. La opción de “retener áreas superpuestas” se modificó a “retener áreas superpuestas si el 40% de las especies son únicas”. Posteriormente se realizó un consenso laxo con el 60% de similitud de especies explorando los trazos generalizados resultantes [áreas de endemismo según: Szumik *et al.*, (2002) y Szumik y Goloboff (2004)].

Para establecer qué áreas formaban realmente un trazo generalizado se utilizó el programa ArcView (ESRI, 1998), con el cual se superpusieron los trazos individuales de las especies que integraban cada una de las áreas de endemismo identificadas en el análisis, para lograr observar un patrón congruente de distribución entre las especies que conformaban el trazo generalizado (Fernández-Badillo *et al.*, 2014). Después se localizaron los hotspots siguiendo la propuesta de Croizat (1958) la cual menciona que el lugar en donde se superponen dos o más trazos generalizados forman un nodo o hotspot.

RESULTADOS

La revisión de los registros provenientes de organismos depositados en las colecciones y de registros de las bases de datos en línea, generó un listado de equinoideos irregulares de México con un total de 68 especies, 36 géneros, 17 familias y seis órdenes (Cuadro 1). La

familia mejor representada fue Brissidae, con 15 especies, la mayoría de ellas pertenecientes al género *Brissopsis*, seguida por la familia Mellitidae (con 12 especies), la mitad de ellas pertenecen al género *Encope*. Las familias de erizos irregulares con un menor número de especies fueron: Echinoneidae, Plexechinidae, Palaeotropidae y Paleopneustidae, cada una representada por una sola especie.

CUADRO 1
Listado taxonómico de los equinoideos irregulares de México

TABLE 1
Taxonomic checklist of irregular echinoids from Mexico

El arreglo taxonómico del presente listado está basado en el Catálogo de Autoridades Taxonómicas de los Equinodermos de México (Solís-Marín *et al.*, 2017)

- Clase Echinoidea Leske, 1778
 Orden Echinoneoidea H. L. Clark, 1925
 Familia Echinoneidae L. Agassiz & Desor, 1847
Echinoneus cyclostomus Leske, 1778
 Orden Cassiduloidea Claus, 1880
 Familia Cassidulidae L. Agassiz & Desor, 1847
Cassidulus caribaeorum Lamarck, 1801
Rhyncholampas pacificus (A. Agassiz, 1863)
 Orden Echinolampadoida Kroh & Smith, 2010
 Familia Echinolampadidae Gray, 1851
Conolampas sigsbei (A. Agassiz, 1878)
Echinolampas depressa Gray, 1851
 Orden Clypeasteroidea L. Agassiz, 1835
 Familia Clypeasteridae L. Agassiz, 1835
Clypeaster chesheri Serafy, 1970
Clypeaster europacificus H. L. Clark, 1914
Clypeaster ochrus H. L. Clark, 1914
Clypeaster prostratus (Ravenel, 1845)
Clypeaster ravenelii (A. Agassiz, 1869)
Clypeaster rosaceus (Linnaeus, 1758)
Clypeaster rotundus (A. Agassiz, 1863)
Clypeaster speciosus Verrill, 1870
Clypeaster subdepressus (Gray, 1825)
 Familia Fibulariidae Gray, 1855
Echinocyamus grandiporus Mortensen, 1907
Echinocyamus macrostomus Mortensen, 1907
 Familia Dendrasteridae Lambert, 1900
Dendraster excentricus (Eschscholtz, 1829)
Dendraster terminalis (Grant & Hertlein, 1938)
Dendraster vizzainoensis Grant & Hertlein, 1938
 Familia Mellitidae Stephanini, 1912
Encope aberrans Martens, 1867
Encope grandis L. Agassiz, 1841
Encope michelini L. Agassiz, 1841

Encope micropora L. Agassiz, 1841
Encope perspectiva L. Agassiz, 1841
Encope wetmorei A. H. Clark, 1946
Lanthonia grantii (Mortensen, 1948)
Lanthonia longifissa (Michelin, 1858)
Leodia sexiesperforata (Leske, 1778)
Mellita kanakoffi Durham, 1961
Mellita notabilis H. L. Clark, 1947
Mellita quinquiesperforata (Leske, 1778)
 Orden Holasteroidea Durham & Melville, 1957
 Familia Urechinidae Duncan, 1889
Cystechinus giganteus A. Agassiz, 1898
Cystechinus loveni (A. Agassiz, 1898)
Urechinus reticulatus H. L. Clark, 1913
 Familia Plexechinidae Mooi & David, 1996
Plexechinus cinctus A. Agassiz, 1898
 Familia Pourtalesidae A. Agassiz, 1881
Cystocrepis setigera (A. Agassiz, 1898)
Pourtalesia tanneri A. Agassiz, 1898
 Orden Spatangoida L. Agassiz, 1840
 Familia Schizasteridae Lambert, 1905
Aceste bellidifera Thomson, 1877
Brisaster latifrons (A. Agassiz, 1898)
Brisaster townsendi (A. Agassiz, 1898)
Hypselaster limicolus (A. Agassiz, 1878)
Moiria atropos (Lamarck, 1816)
Moiria clotho (Michelin, 1855)
Schizaster floridiensis Kier & Grant, 1965
 Familia Prenasteridae Lambert, 1905
Agassizia excentrica A. Agassiz, 1869
Agassizia scrobiculata Valenciennes, 1846
 Familia Paleopneustidae A. Agassiz, 1904
Paleopneustes tholoformis Chesher, 1968
 Familia Palaeotropidae Lambert, 1896
Palaeobrissus hilgardi A. Agassiz, 1883
 Familia Brissidae Gray, 1855
Brissopsis alta Mortensen, 1907
Brissopsis atlantica Mortensen, 1907
Brissopsis columbaris A. Agassiz, 1898
Brissopsis pacifica (A. Agassiz, 1898)
Brissus latecarinatus (Leske, 1778)
Brissus obesus Verrill, 1867
Brissus unicolor (Leske, 1778)
Meoma grandis Gray, 1851
Meoma ventricosa (Lamarck, 1816)
Metalia nobilis Verrill, 1867
Metalia spatagus (Linnaeus, 1758)
Neopneustes micrasteroides (Duncan, 1889)
Plagiobrissus grandis (Gmelin, 1788)
Plagiobrissus pacificus H. L. Clark, 1940
Rhynobrissus cuneus Cooke, 1957
 Familia Spatangidae Gray, 1825
Plethotaenia angularis Chesher, 1968
Plethotaenia spatangoides (A. Agassiz, 1883)
Spatangus californicus H. L. Clark, 1917
 Familia Loveniidae Lambert, 1905
Homolampas fragilis (A. Agassiz, 1869)
Lovenia cordiformis A. Agassiz, 1872

Al realizar los trazos generalizados se obtuvieron nueve áreas consenso en el Análisis de Endemicidad (Fig. 1). En el Cuadro 2 se muestra cada uno de los trazos y sus correspondientes especies con el índice de endemicidad que aportó cada una de ellas en el análisis y que le dan soporte al trazo.

Treinta y seis especies fueron removidas por el programa NDM/VNDM por ser taxa que no contribuían al índice de endemicidad (por no dar soporte al área de endemismo): *Aceste bellidifera*, *Agassizia excentrica*, *Brissopsis atlantica*, *Brissus latecarinatus*, *Cassidulus caribaeorum*, *Clypeaster prostratus*, *C. ravenelli*, *C. rotundus*, *Cystechinus giganteus*, *C. loveni*, *Cystocrepis setigera*, *Dendraster excentricus*, *D. terminalis*, *Echinolampas depressa*, *Echinoneus cyclostomus*, *Encope micropora*, *E. perspectiva*, *Homolampas fragilis*, *Lanthonia longifissa*, *Lovenia cordiformis*, *Mellita kanakoffi*, *M. notabilis*, *Metalia nobilis*, *M. spatagus*, *Neopneustes micrasteroides*, *Palaeobrissus hilgardi*, *Paleopneustes tholoformis*, *Plagiobrissus pacificus*, *Plethotaenia angularis*, *P. spatangoides*, *Plexechinus cinctus*, *Pourtalesia tanneri*, *Rhyncholampas pacificus*, *Rhynobrissus cuneus*, *Schizaster floridiensis* y *Urechinus reticulatus*.

Se obtuvieron 9 áreas de endemismo o trazos generalizados con un valor de endemicidad de 4.2528-4.50528, 2.0255-2.2755, 4.7964-5.0464, 2.2083- 2.4583, 2.4353-2.6853, 5.5664-5.8164, 2.2323-2.4823, 2.1750-2.4250 y 2.2616-2.5116 respectivamente.

Trazo generalizado 1 (Fig. 1 y 2). Abarca desde el centro de la costa veracruzana hacia el interior del Golfo de México, hasta el Banco de Campeche; termina en la Península de Yucatán hacia el Canal de Yucatán al Norte de la Isla Contoy. Siguiendo la clasificación de Spalding *et al.* (2007) este trazo se ubica en las ecorregiones Caribe Oeste, Sur del Golfo de México y Golfo de México Sur; y en el Mar Caribe según Wilkinson *et al.* (2009); Oeste y Sur del Golfo de México, mientras que según Wilkinson *et al.* (2009) lo hace en el Golfo de México Sur y Mar Caribe. Lo integran la superposición

CUADRO 2

Trazos generalizados obtenidos a partir del análisis biogeográfico y sus correspondientes especies e índices de endemidad

TABLE 2

Generalized tracks obtained from the biogeographic analysis with the corresponding species and index of endemicity

Traza generalizado	Especies
1	<i>Brissus unicolor</i> (0.750), <i>Encope michelini</i> (0.705), <i>Meoma ventricosa</i> (0.778)
2	<i>Brisaster latifrons</i> (0.536), <i>Brissopsis pacifica</i> (0.487), <i>Clypeaster speciosus</i> (0.482), <i>Spatangus californicus</i> (0.521)
3	<i>Hypselaster limicolus</i> (0.700), <i>Mellita quinquiesperforata</i> (0.725) <i>Moira atropos</i> (0.750)
4	<i>Clypeaster europacificus</i> (0.675), <i>C. ochrus</i> (0.700), <i>Meoma grandis</i> (0.833)
5	<i>Agasszia scrobiculata</i> (0.473), <i>Brissus obesus</i> (0.654), <i>Encope perspectiva</i> (0.672), <i>Encope wetmorei</i> (0.636)
6	<i>Clypeaster chesheri</i> (0.667-0.714), <i>C. rosaceus</i> , (0.789-0.867), <i>C. subdepressus</i> (0.650-0.868), <i>Conolampas sigsbei</i> (0.000-0.694), <i>Echinocyamus grandiporus</i> (0.455-0.591), <i>Echinolampas depressa</i> (0.000-0.583), <i>Encope aberrans</i> (0.722-0.889), <i>Leodia sexesperforata</i> (0.000-0.714), <i>Meoma ventricosa</i> (0.000-0.591), <i>Plagiobrissus grandis</i> (0.591-0.611)
7	<i>Brisaster latifrons</i> (0.611), <i>Brissopsis columbaris</i> (0.500), <i>Clypeaster speciosus</i> (0.750), <i>Encope grandis</i> (0.594), <i>Lanthonia grantii</i> (0.556), <i>Moira clotho</i> (0.583), <i>Plagiobrissus pacificus</i> (0.659)
8	<i>Brissopsis alta</i> (0.720), <i>Hypselaster limicolus</i> (0.667), <i>Mellita quiquiesperforata</i> (0.875)
9	<i>Brisaster latifrons</i> (0.733), <i>B. towsendi</i> (0.662), <i>Brissopsis pacifica</i> (0.736), <i>Dendraster excentricus</i> (0.551), <i>Encope grandis</i> (0.781), <i>Lanthonia grantii</i> (0.645), <i>Moira clotho</i> (0.688)

de trazos individuales de las especies *Brissus unicolor* (0-240 m (Hendler, Miller, Pawson & Kier, 1995), *Encope michelini* [0-90 m (Pawson, Vance, Messing, Solís-Marín & Mah, 2009)]. *Meoma ventricosa* [0-200 m (Hendler et al., 1995)].

Traza generalizado 2 (Fig. 1 y 2). En el golfo de California, abarca desde bahía de Los Ángeles hasta Bahía de La Paz; y en la costa Occidental de Baja California desde bahía el Vizcaíno hasta Islas Coronado. Siguiendo la clasificación de Spalding *et al.* (2007) este trazo se ubica en las ecorregiones Ensenada Sur de California, Corteziana y Golfo de California; y en el Pacífico sudcaliforniano según Wilkinson *et al.* (2009). Lo integran la superposición de trazos individuales de las especies “*Brisaster latifrons* [9-2 817 m (Alvarado & Solís-Marín, 2013)], *Brissopsis pacifica*

[0-1 430 m (Caso, 1983)], *Clypeaster speciosus* [0-90 m (Mortensen, 1948)] y *Spatangus californicus* [21.35-137.25 m (Caso, 1983)].

Traza generalizado 3 (Fig. 1 y 2). Abarca la totalidad de la costa veracruzana y una tercera parte de la costa del estado de Tabasco. Siguiendo la clasificación de Spalding *et al.* (2007) este trazo se ubica en las ecorregiones Sur del Golfo de México y en el Golfo de México Sur según Wilkinson *et al.* (2009). Lo integran la superposición de trazos individuales de las especies *Hypselaster limicolus* [30-340 m (Pawson *et al.*, 2009)], *Mellita quinquiesperforata* [1-180 m (Pawson *et al.*, 2009)] y *Moira atropos* [0-445 m (Hendler *et al.*, 1995)].

Traza generalizado 4 (Fig. 1 y 2). Corresponde a la costa de los Estados de Guerrero, Michoacán, Colima y Jalisco incluyendo las

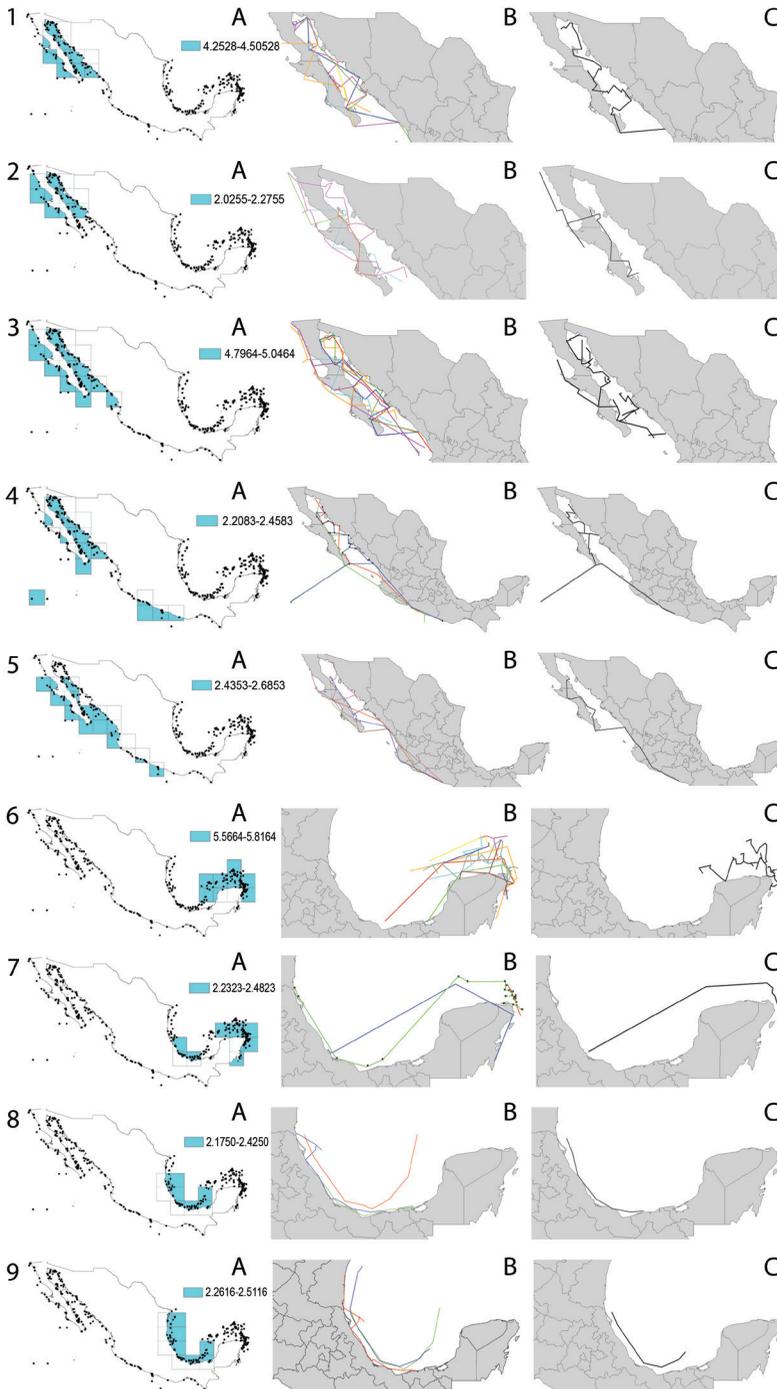
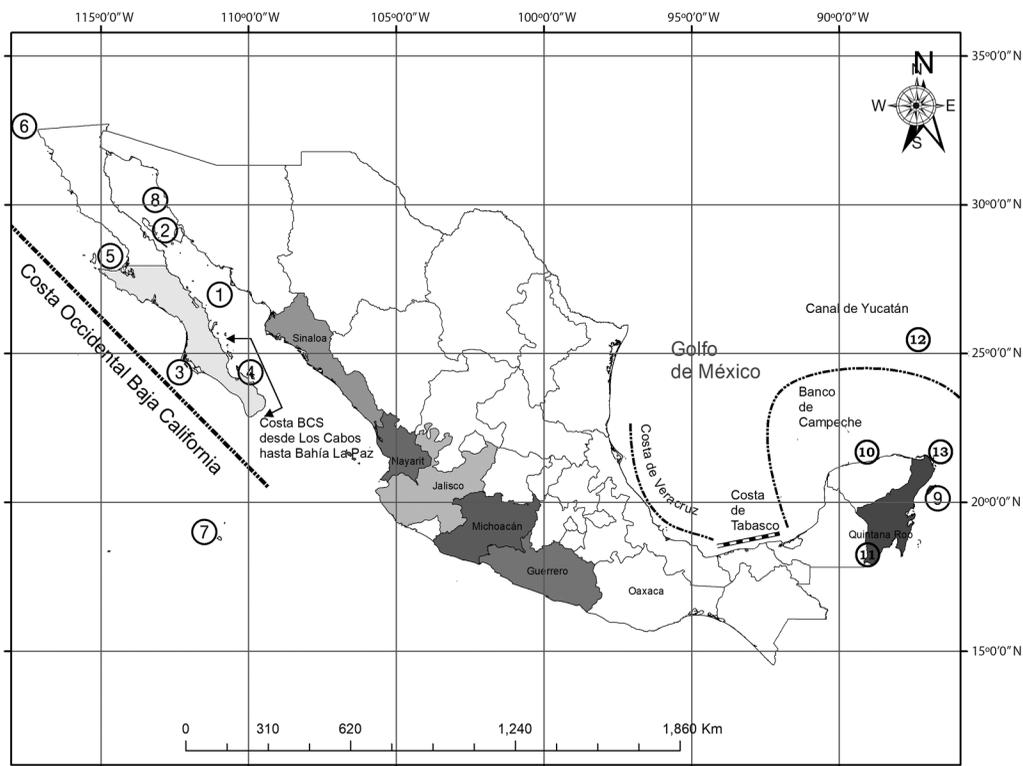


Fig. 1. Patrones biogeográficos de los erizos irregulares: A. Área consenso 1-9; B. Trazos individuales de las especies identificadas dentro del área consenso 1-9; C. Trazo generalizado resultante. Los recuadros indican el intervalo de índice de endemidad.

Fig. 1. Biogeographic patterns of irregular echinoids: A. Consensus area 1-9; B. Individual species tracks identified within the consensus area 1-9; C. Resultant overall generalized track. The boxes indicate the range of endemicity index.



- | | | |
|-------------------------------|---------------------------|-----------------------|
| ① Golfo de California | ⑧ Isla Angel de la Guarda | ▒ Baja California Sur |
| ② Bahía de Los Angeles | ⑨ Isla Cozumel | ■ Guerrero |
| ③ Bahía Magdalena | ⑩ Banco de Campeche | ▒ Jalisco |
| ④ Bahía de La Paz | ⑪ Península de Yucatán | ■ Michoacán |
| ⑤ Bahía de Sebastián Vizcaíno | ⑫ Canal de Yucatán | ■ Nayarit |
| ⑥ Islas Coronado | ⑬ Isla Contoy | ■ Quintana Roo |
| ⑦ Islas Revillagigedo | □ Otros Estados | ■ Sinaloa |

Fig. 2. Localidades correspondientes a los trazos generalizados 1-9.

Fig. 2. Localities corresponding to the generalized tracks 1-9.

Islas Revillagigedo; también la costa de Baja California desde los Cabos hasta la Bahía de La Paz dentro del Golfo de California, incluyendo la totalidad del Centro y Sur. Siguiendo la clasificación de Spalding *et al.* (2007) este trazo se ubica en las ecorregiones Corteziana, Revillagigedo, Pacífico Tropical y en el Pacífico Transicional Mexicano y Golfo de California según Wilkinson *et al.* (2009). Lo integran la superposición de trazos individuales de las

especies *Clypeaster europacificus* [0-30.5 m (H. L. Clark, 1948)]; [12-175 m (Mortensen, 1948)], *C. ochrus* [0-90 m (Mortensen, 1948)] y *Meoma grandis* [0-36.6 m (H. L. Clark, 1948)].

Trazo generalizado 5 (Fig. 1 y 2). Corresponde a la costa de los Estados de Guerrero, Michoacán, Colima, Jalisco, Nayarit y la parte Sur de Sinaloa; también abarca 2/3 partes de la costa de Baja California Sur incluyendo las

islas de la costa oriental y la isla Ángel de la Guarda. Siguiendo la clasificación de Spalding *et al.* (2007) este trazo se ubica en las ecorregiones Corteziana, Transición Magdalena, Pacífico Tropical Mexicano y en Pacífico Transicional Mexicano, Golfo de California y Pacífico sudcaliforniano según Wilkinson *et al.* (2009). Lo integran la superposición de trazos individuales de las especies *Agassizia scrobiculata* [0-6.71 m (Caso, 1983)], *Brissus obesus* [0 a 240 m (Maluf, 1988)], *Encope perspectiva* [3.05-9.15 m (H. L. Clark, 1948); 11-18 m (A. H. Clark, 1939)] y *Encope wetmorei* [3.05-15.25 m (H. L. Clark, 1948); 9-54 m (Mortensen, 1948)].

Trazo generalizado 6 (Fig. 1 y 2). Abarca todo el Banco de Campeche en el Sureste de México y termina hacia el Canal de Yucatán al Norte del estado de Quintana Roo y limita al este con la Isla Cozumel. Siguiendo la clasificación de Spalding *et al.* (2007) este trazo se ubica en las ecorregiones Caribe Oeste, Sur del Golfo de México, y Golfo de México Sur y Mar Caribe según Wilkinson *et al.* (2009). Lo integran la superposición de trazos individuales de las especies *Clypeaster chesheri* [5-210 m (Turner & Graham, 2003; Pawson *et al.*, 2009)], *C. rosaceus*, [0-285 m (Mortensen, 1948)], *C. subdepressus* [5-210 m (Pawson *et al.*, 2009)], *Conolampas sigsbei* (130-880 m (Pawson *et al.*, 2009)], *Echinocyamus grandiporus* [0-585 m (A. Agassiz, 1872); 150-2500 m (Turner & Graham, 2003)], *Echinolampas depressa* [37-310 m (Pawson *et al.*, 2009)], *Encope aberrans* [12-90 m (Hendler *et al.*, 1995)], *Leodia sexesperforata* [0-60 m (Hendler *et al.*, 1995)], *Meoma ventricosa* [2-200 m (Hendler *et al.*, 1995)], *Plagiobrissus grandis* [1-280 m (A. Agassiz, 1872; Hendler *et al.*, 1995)].

Trazo generalizado 7 (Fig. 1 y 2). Abarca todo el Golfo de California incluyendo todas las islas del interior hasta la entrada del Golfo al Norte de Sinaloa. Siguiendo la clasificación de Spalding *et al.* (2007) este trazo se ubica en la ecorregiones Corteziana; y en el Golfo de

California según Wilkinson *et al.* (2009). Lo integran la superposición de trazos individuales de las especies *Brisaster latifrons* [9-2817 m (Alvarado & Solís-Marín, 2013)], *Brissopsis columbaris* [899 a 1271 m (Maluf, 1988)], *Clypeaster speciosus* [0-90 m (Mortensen, 1948)], *Encope grandis* [0-18 m (Mortensen, 1948)], *Lanthonia grantii* [0-3 m (Solís-Marín, Laguarda-Figuera, Durán-González, Mata-Pérez y Buitrón-Sánchez (2003)], *Moira clotho* [0.6-12.81 m (H. L. Clark, 1948)] y *Plagiobrissus pacificus* [6-137 m (Lessios, 2005)].

Trazo generalizado 8 (Fig. 1 y 2). Abarca la totalidad de las costas de los estados de Veracruz y Tabasco. Siguiendo la clasificación de Spalding *et al.* (2007) este trazo se ubica en las ecorregiones Sur del Golfo de México; y en el Golfo de México Sur según Wilkinson *et al.* (2009). Lo integran la superposición de trazos individuales de las especies *Brissopsis alta* [45-310 m (Pawson *et al.*, 2009)], *Hypselaster limicolus* [30-340 m (Pawson *et al.*, 2009)] y *Mellita quinquesperforata* [1-18 m (Pawson *et al.*, 2009)].

Trazo generalizado 9 (Fig. 1 y 2). Abarca todo el Golfo de California incluyendo todas las islas del interior hasta la entrada del Golfo al Norte de Sinaloa; también el centro de la costa occidental de la Península de Baja California desde Bahía Magdalena hasta Bahía El Vizcaíno. Siguiendo la clasificación de Spalding *et al.* (2007) este trazo se ubica en las ecorregiones Ensenada Sur de California, Corteziana, Transición Magdalena; y en el Pacífico sudcaliforniano y Golfo de California según Wilkinson *et al.* (2009). Lo integran la superposición de trazos individuales de las especies *Brisaster latifrons* [9-2817 m (Alvarado & Solís-Marín, 2013)], *B. townsendi* [12.2-606.95 m (H. L. Clark, 1948)], *Brissopsis pacifica* [0-1430 m (Caso, 1983)], *Dendraster excentricus* [0-30.5 m (H. L. Clark, 1948)], *Encope grandis* [0-18 m (Mortensen, 1948)], *Lanthonia grantii* [0-3 m (Solís-Marín *et al.* (2003)] y *Moira clotho* [0.6-12.81 m (H. L. Clark, 1948)].

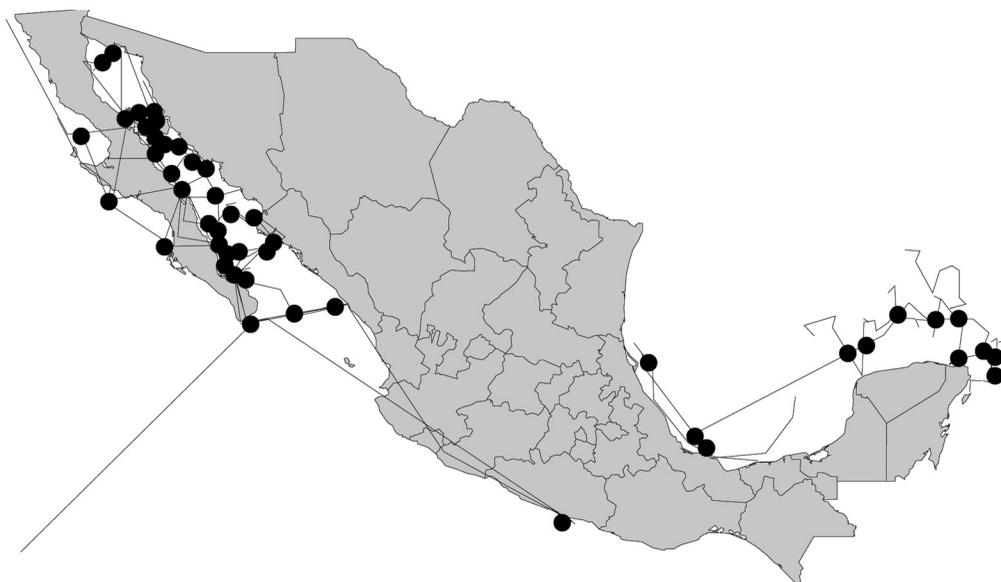


Fig. 3. Hotspots (47) resultantes de la agrupación de las áreas consenso o trazos generalizados.
Fig. 3. Hotspots (47) resulting from clustering of consensus areas or generalized tracks.

Tomando en cuenta las nueve áreas consenso o trazos generalizados obtenidos en el análisis, se reconocieron 47 hotspots (Fig. 3). Se proponen tres áreas con alta riqueza de especies: 1. Golfo de California, 2. Costa Occidental del Golfo de México y 3. Zona nerítica y talud del Caribe Mesoamericano (Cuadro 3, Fig. 4).

DISCUSIÓN

En este estudio se reportan 68 especies de equinoideos irregulares. Esta cifra coincide con la reportada por Martínez-Melo *et al.* (2015); la única diferencia con el listado reportado es la reciente transferencia de las especies *Mellita grantii* y *M. longifissa* al género *Lanthonia*, recientemente descrito por Coppard (2016). Las especies reportadas se distribuyen en todos los mares mexicanos y desde las zonas someras (como *Lanthonia grantii* que es una especie que sólo se ha reportado en el litoral) hasta grandes profundidades [como *Echinocyamus grandiporus* (2500 m) o *Brissopsis pacifica* (1430 m)].

Con la construcción de los trazos individuales de las 68 especies se reconocieron los siguientes patrones de distribución: 1) grupos de especies ampliamente distribuidas (*Plagiobrissus grandis*, *Meoma ventricosa*, *Meoma grandis*, *Mellita quinquiesperforata*, *Encope wetmorei*, *E. michelini*, *E. aberrans*, *Echinocyamus grandiporus*, *Clypeaster speciosus*, *C. europacificus*, *C. ochrus*, *C. subdepressus*, *Brissus unicolor*, *B. obesus*, *Brissopsis pacifica*, *Brisaster latifrons* y *Agassizia scrobiculata*); 2) especies de distribución restringida (*Brissopsis alta*, *Spatangus californicus*, *Plagiobrissus pacificus*, *Moiria clotho*, *M. atropos*, *Leodia sexesperforata*, *Lanthonia grantii*, *Hypselaster limicolus*, *Encope grandis*, *Echinolampas depressa*, *Conolampas sigbei*, *Clypeaster chesheri* y *Brissaster columbaris*). Con respecto a la distribución restringida de las especies, existen especies que viven en los primeros metros de profundidad (0-20 m), esto se debe a que están adaptados para vivir en zonas de alta energía y pueden así evitar la competencia con otras especies (Kier & Grant, 1965). También hay grupos que viven sólo en aguas

CUADRO 3

Caracterización de las áreas marinas de México con alta riqueza o hotspots de especies de erizos irregulares

TABLE 3

Characterization of the marine areas of Mexico with high species richness of irregular echinoids

Áreas	Trazo generalizado	Especies	# De nodos (Fig. 3)	Ecoregiones en las que el área ha sido incluida (Spalding et al., 2007 Y wilkinson et al., 2009).
Golfo de California	2, 4, 5, 7 y 9	<i>Brisaster latifrons</i> , <i>B. towsendi</i> , <i>Brisopsis pacifica</i> , <i>B. columbaris</i> , <i>Clypeaster speciosus</i> , <i>C. europacificus</i> , <i>C. ochrus</i> <i>Spatangus californicus</i> , <i>Meoma grandis</i> , <i>Agassizia scrobiculata</i> , <i>Brissus obesus</i> , <i>Encope perspectiva</i> , <i>E. wetmorei</i> , <i>E. grandis</i> , <i>Lanthonia grantii</i> , <i>Moira clotho</i> , <i>Plagiobrissus pacificus</i> y <i>Dendraster excentricus</i>	31	Corteziana Golfo de California
Costa Occidental del Golfo de México	1, 3, 8	<i>Brissus unicolor</i> , <i>Encope michelini</i> , <i>Meoma ventricosa</i> , <i>Hypselaster limicolus</i> , <i>Mellita quinquiesperforata</i> , <i>Moira atropos</i> y <i>Brissopsis alta</i>	3	Sur del Golfo de México Golfo de México Sur
Caribe Mexicano y Banco de Campeche	1, 6	<i>Brissus unicolor</i> , <i>Encope michelini</i> , <i>E. aberrans</i> , <i>Meoma ventricosa</i> , <i>Clypeaster chesheri</i> , <i>C. rosaceus</i> , <i>C. subdepressus</i> , <i>Conolampas sigsbei</i> , <i>Echinocyamus grandiporus</i> , <i>Echinolampas depressa</i> , <i>Leodia sexiesperforata</i> , <i>Plagiobrissus grandis</i>	9	Caribe Oeste y Sur del Golfo de México Golfo de México Sur y Mar Caribe

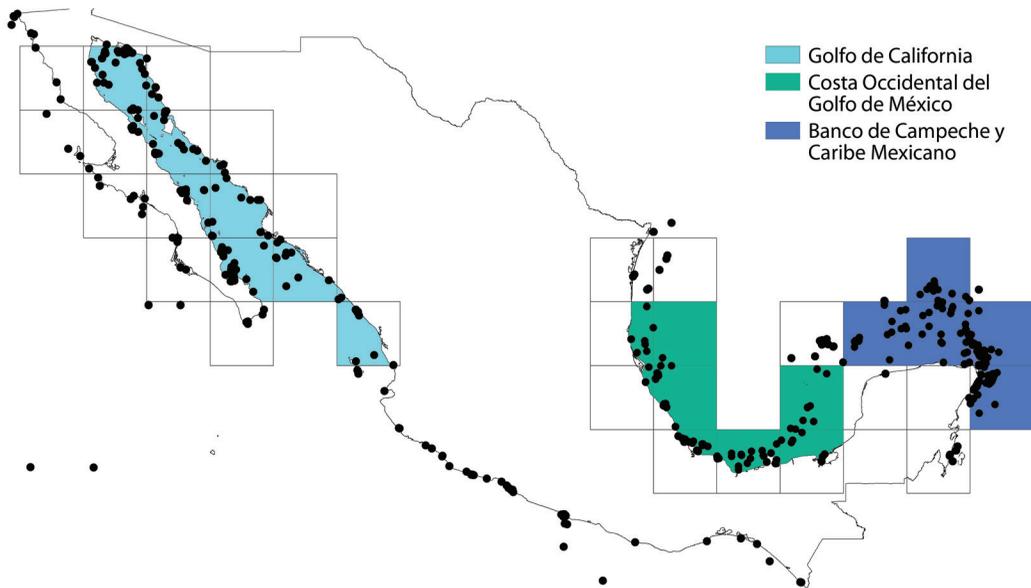


Fig. 4. Hotspots resultantes de la agrupación de las áreas consenso: 1, Golfo de California; 2, Costa Occidental del Golfo de México y 3, Zona nerítica y talud del Caribe Mesoamericano.

Fig. 4. Hotspots resulting from clustering of consensus areas: 1, Gulf of California; 2, West Coast of the Gulf of Mexico and 3, neritic zone and slope of the Mesoamerican Caribbean.

profundas (> 200 m), principalmente urequínidos y pourtalesidos (Smith, 1984).

Los trazos generalizados 1, 3 y 8: **Costa Occidental del Golfo de México** (Tabla 3; Figs. 2-4) están localizados en la costa de Veracruz, la cual se encuentra en el Golfo de México. Esta zona es una de las áreas más diversas en equinoideos; se han reportado en ella 59 especies (Solís-Marín *et al.*, 2013), 30 de éstas (52%) están presentes en aguas profundas a más de 200 m. Tomando en cuenta la arquitectura de la testa, las formas globosas (*Meoma ventricosa*, *Hypseleraster limicolus*, *Moirra atropos*, *Brissopsis alta* y *Brissus unicolor*) representan los datos que le dan más soporte al área en el análisis; dichas especies son de aguas profundas y de escasa movilidad (Chesher, 1969). Los tipos de sustrato en los que se pueden localizar son arenas gruesas y delgadas (*Meoma ventricosa* y *Brissus unicolor*), y sedimentos blandos como lodos y arcillas (*Moirra atropos*, *Brissopsis alta* y *Hypseleraster limicolus*). Las formas aplanadas como *Encope michelini* y *Mellita quinquesperforata* le dan menos soporte al área, estas galletas de mar son de amplia distribución en las zonas someras del Golfo de México (Solís-Marín *et al.*, 2013), y se las encuentra asociadas a sustratos arenosos con fragmentos calcáreos y en fondos blandos (Pawson *et al.*, 2009). Es importante resaltar que las especies que dan soporte al área están relacionadas filogenéticamente, pertenecen al orden Spatangoida y a las familias Brissidae y Schizasteridae y comparten la misma distribución geográfica; es decir, que históricamente y ecológicamente reaccionaron a los mismos procesos y comparten similares patrones de distribución. Las especies de la familia Mellitidae (taxones que le dan menos soporte al área) no comparten una historia filogenética cercana con las familias antes mencionadas. El área de mayor riqueza o hotspot resultante de la combinación de estos tres trazos coincide con las divisiones hechas por Spalding *et al.* (2007) y Wilkinson *et al.* (2009), en donde ubican a la zona en las ecorregiones Sur del Golfo de México y en Golfo de México Sur, respectivamente.

Los trazos generalizados 1 y 6: **Caribe Mexicano y Banco de Campeche** (Tabla 3; Figs. 2-4) muestran un patrón diferenciado localizado al noreste de la Península de Yucatán abarcando todo el Banco de Campeche y el norte del Caribe mexicano. Los equinoideos en esta zona han sido menos estudiados en comparación a las otras clases de equinodermos. Solís-Marín *et al.* (2013) reportan para esta zona 50 especies de equinoideos, de las cuales 39 se comparten con el Golfo de México y el Banco de Campeche. Es importante resaltar que las especies de testas planas (galletas de mar) habitantes de sustratos arenosos (*Clypeaster chesheri*, *C. rosaceus*, *C. subdepressus*, *Encope aberrans*, *E. michelini*, *Echinocyamus grandiporus* y *Leodia sexiesperforata*) que se distribuyen desde los cero hasta los 250 m de profundidad aproximadamente representan los datos que le dan más soporte al análisis en esta área; estas especies pertenecen al orden Clypeasteroidea y a las familias Clypeasteridae, Mellitidae y Echinocyamidae, las cuales están relacionadas filogenéticamente; los erizos corazón *Plagiobrissus grandis*, *Brissus unicolor* y *Meoma ventricosa* (que le dan menos soporte al trazo y se encuentran desde los 0-250 m aprox.) están representados por la familia Brissidae. El área de alta riqueza que se propone en este estudio coincide con lo reportado por Pérez-Ruzafa *et al.* (2013), en su estudio ecológico los autores mencionan que la mayor diversidad de equinodermos (riqueza específica, distinción taxonómica promedio, distinción taxonómica total, diversidad filogenética promedio y diversidad filogenética total) es en la costa atlántica de México (Caribe), Guatemala y Cuba y sugieren que esta área podría ser el origen de la fauna de equinodermos del Atlántico norte y del Pacífico este tropical.

Los patrones de distribución de las especies de equinoideos irregulares que se encuentran en esta área son interesantes; por una parte, tomando en cuenta que se comparten 39 especies entre las dos cuencas y que cambian los parámetros geográfico-ecológicos: presencia del canal de Yucatán (que representa una conexión entre el Mar Caribe y el Golfo de

México), rapidez y variabilidad de la corriente de Lazo, presencia de remolinos y surgencias, plataforma continental extensa y somera, sustrato calcáreo somero y arenas mixtas, limo y arcilla; temperatura máxima de 28° C y productividad elevada (Lara-Lara *et al.*, 2008, Wilkinson *et al.*, 2009 y Athié *et al.*, 2011). Por otra parte, tienen afinidad biogeográfica con la biota caribeña de equinodermos; la cual, según Pérez-Ruzafa *et al.* (2013) se caracteriza por aguas cálidas (la máxima temperatura excede los 31°C), máxima profundidad fótica, máxima profundidad de la capa de mezcla, bajas concentraciones de clorofila y baja productividad. Debido a lo anterior se sugiere una posible zona de transición para los equinoideos irregulares que podría ser también para las cinco clases de equinodermos en futuros estudios. Estas áreas de alta riqueza o hotspot resultante, coinciden con las divisiones hechas por Spalding *et al.* (2007) y Wilkinson *et al.* (2009), en donde ubican a la zona en las ecorregiones Caribe Oeste y Sur del Golfo de México, y en Golfo de México Sur y Mar Caribe, respectivamente.

Los trazos generalizados 2, 4, 5, 7 y 9: **Golfo de California** (Figs. 2-4) corresponden a un patrón de distribución restringido al golfo de California que abarca la totalidad del Mar de Cortez, en este estudio el área de riqueza específica se denominó Golfo de California. Dicha área está integrada por especies que en este estudio resultaron tener distribución restringida: *Brissopsis columbaris*, *B. pacifica*, *Brissus obesus*, *Clypeaster speciosus*, *C. europacificus*, *C. ochrus*, *Spatangus californicus*, *Encope perspectiva*, *E. grandis*, *E. wetmorei*, *Dendraster excentricus*, *Lanthonia grantii*, *Moira clotho*, *Plagiobrissus pacificus*, *Brisaster latifrons*, *B. townsendi*, *Agassizia scrobiculata* y *Meoma grandis*. El hotspot resultante de la combinación de los cinco trazos, coincide con las divisiones hechas por Spalding *et al.* (2007) y Wilkinson *et al.* (2009), en donde ubican a la zona “golfo de California” en las ecorregiones Corteziana y Golfo de California respectivamente. Las características ambientales del golfo de California permiten la coexistencia de un alto número de especies de equinoideos

irregulares de las familias Brissidae, en comparación a las otras grandes áreas del mar territorial mexicano. Cabe destacar que en esta zona habita la única especie endémica de un erizo irregular reportado para las costas de México: *Encope grandis* (Solís-Marín *et al.*, 2013). Enríquez-Andrade *et al.*, (2005) mencionan que el golfo de California está entre los cinco ecosistemas marinos con la mayor productividad y biodiversidad en el mundo, con 4852 especies de casi todos los invertebrados (Lluch-Cota *et al.*, 2007). Los grados de endemismo dentro del golfo varía considerablemente, dependiendo del taxón. El número de endemismos de macroinvertebrados no planctónicos corresponde a 766 (15,8% del total en el Golfo), la gran mayoría de los cuales pertenecen a los Phyla Mollusca (460 spp.), Arthropoda (118 spp.) y Polychaeta (79 spp.) (Lluch-Cota *et al.*, 2007). De los 766 invertebrados endémicos, 5 (0.65%) son equinodermos. El equinoideo *Encope grandis* se registra únicamente para este golfo y se encuentra tanto en la costa continental, como en las islas del mismo. Asimismo, tres especies de ofiuroides son endémicas: *Ophiacantha hirta*, *Amphiophiura oligopora* y *Amphiura seminuda*. Finalmente, una especie de pepino de mar de aguas someras, *Athyone glasselli*, también se encuentra restringida a esta área (Solís-Marín *et al.*, 2013).

El presente estudio muestra también hotspots que se encuentran aislados en el territorio mexicano, como el que se encuentra en la zona del Pacífico mexicano (Fig. 3), en las costas de Guerrero; este incluye a las especies *Clypeaster europacificus*, *C. ochrus*, *Meoma grandis*, *Agassizia scrobiculata*, *Brissus obesus*, *Encope perspectiva* y *E. wetmorei* y está formado por los trazos 4 y 5. Este hotspot se ubica dentro de las ecorregiones según Spalding *et al.* (2007) y Wilkinson *et al.* (2009) en el Pacífico Tropical Mexicano y Pacífico Transicional Mexicano respectivamente. El aislamiento del hotspot podría deberse a que la biota de la zona está más relacionada con el Pacífico Tropical Centroamericano; para dilucidar dichas relaciones es necesario realizar el

mismo estudio abarcando un área más grande en el Pacífico Sudamericano.

Esta es una primera aproximación en el estudio de la panbiogeografía de equinodermos de México. El uso de los hotspots como áreas de alta riqueza y derivados de estudios panbiogeográficos, además de ayudar en el reconocimiento de patrones de distribución, son una herramienta que permite llevar a cabo otros estudios, como la detección de áreas importantes para la conservación, así como, la detección de áreas de importancia biológica (Álvarez-Mondragón & Morrone, 2004); este es el caso del golfo de California en el cuál se encontraron 31 de los 47 nodos restringidos al Mar de Cortez y que son resultantes de este estudio abarcando casi el 50 % de las 68 especies de equinoideos irregulares de México. Es importante complementar, con estudios futuros, el reconocimiento de los hotspots en aguas marinas del territorio mexicano utilizando datos de distribución de las otras clases de equinodermos, esto coadyudaría al conocimiento de los patrones de distribución de este phylum para delimitar áreas prioritarias de conservación, además de contribuir al conocimiento de la biogeografía histórica del grupo.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, por el tiempo de embarque a bordo del B/O “El Puma”, proporcionado por el proyecto TALUD III; a la Coordinación de la Investigación Científica de la UNAM (por los proyectos TALUD IV al XVI-B), y en parte apoyados por CONACyT (proyecto 179467, para los cruceros TALUD XV y XVI-B). El proyecto TALUD ha recibido apoyo del CONACyT (Proyecto 31805-N para los cruceros TALUD IV a VII, proyecto 179467 para los cruceros TALUD XV y XVI-B), México. A la Dra. Ma. Esther Diupotex Chong y a la M. en C. Alicia Durán, técnicas académicas del ICML, UNAM, por las labores técnicas desarrolladas en la realización de este trabajo. A Osmar Sandino por el apoyo en la realización de la Fig. 2. Parte de esta investigación fue

financiada por el proyecto UNAM DGAPA-PAPIIT IN1081717.

RESUMEN

La clase Echinoidea en México tiene 153 especies (19% de total) distribuidas dentro de los límites litorales. Los equinoideos irregulares se pueden encontrar en casi todos los hábitats marinos, desde las regiones polares hasta las ecuatoriales, y desde la zona intermareal hasta grandes profundidades; algunas especies presentan una distribución cosmopolita, pero la mayoría están restringidas geográficamente, y todas viven en hábitats particulares en un mayor o menor grado. Las barreras geográficas (barreras terrestres y grandes cuencas oceánicas) y los patrones de corrientes oceánicas actúan como moduladores primarios de la distribución de los equinoideos; sin embargo, existen factores que definen la distribución local. El objetivo del presente trabajo es analizar la diversidad de equinoideos irregulares de México, así como explicar los patrones de distribución y explorar mediante la panbiogeografía los hotspots como unidades de alta riqueza. El área de estudio abarca la totalidad de las aguas territoriales de México en el océano Pacífico, Atlántico y mar Caribe. Para la obtención de las coordenadas se utilizaron los datos de distribución de 68 especies de equinoideos irregulares registrados a diferentes profundidades. Se revisaron los ejemplares depositados en cinco colecciones científicas, además de la revisión de otros registros provenientes de bases de datos en línea: 1. Colección Nacional de Equinodermos “Ma. Elena Caso Muñoz” del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML), de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM); 2. Colección Regional de Invertebrados de la Unidad Académica Mazatlán, ICML, UNAM. 3. Invertebrate Zoology Collection, Smithsonian Museum of Natural History, Washington, D.C., Estados Unidos de América, (EUA); 4. Invertebrate Collection, Museum of Comparative Zoology, University of Harvard, Boston, Massachusetts; 5. Invertebrate Zoology, Peabody Museum, Yale University, New Haven, Connecticut; Sistema Nacional de Información sobre la Biodiversidad (SNIB-CONABIO) y Global Biodiversity Information (GBIF). Los trazos generalizados se realizaron mediante el análisis de endemidad basado en el método de optimización, usando el programa NDM/VNDM con una gradilla de 2°x 2° latitud/longitud. Los hotspots se obtuvieron al sobrelapar los trazos generalizados usando el programa ArcView. La familia mejor representada fue Brissidae, con 15 especies, la mayoría de ellas pertenecientes al género *Brissopsis*, seguida por la familia Mellitidae (con 12 especies), la mitad de ellas del género *Encope*. Las familias de erizos irregulares con un menor número de especies fueron: Echinoneidae, Plexechinidae, Palaeotropidae y Paleopneustidae, cada una representada por una sola especie. Se reconocieron los siguientes patrones generales de distribución: 1) grupos de especies ampliamente distribuidas y 2) especies de

distribución restringida, que viven en los primeros metros de profundidad (0-20 m). Se obtuvieron nueve áreas consenso o trazos generalizados en el Análisis de Endemicidad y se reconocieron 47 hotspots. Se obtuvieron tres áreas con alta riqueza específica: Costa Occidental del Golfo de México, Banco de Campeche - Caribe Mexicano y Golfo de California. El área Golfo de California resultó tener la más alta diversidad de equinoideos irregulares. Esta es la primera aproximación en el estudio de la panbiogeografía de equinodermos de México.

Palabras clave: Diversidad; patrones de distribución; Costa Oeste del Golfo de México; Banco de Campeche – Caribe mexicano; Golfo de California.

REFERENCIAS

- Agassiz, A. (1872). Revision of the Echini. *Memoirs Museum Comparative Zoology*, 3(1-4): 744 pp. 38 pls.
- Aguilar-Aguilar, R. & Contreras-Medina, R. (2001). La distribución de los mamíferos marinos de México: un enfoque panbiogeográfico. En: Llorente Bousquets J, Morrone J, eds. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Mexico City: La Prensa de Ciencias, UNAM, 213-219.
- Alvarado, J. J. & Solís-Marin, F. A. (2013). Echinoderm research and Diversity in Latin America. Springer. 658 pp.
- Álvarez-Mondragón, E. & Morrone, J. J. (2004). Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia*, 29: 112-120.
- Athié, G., Candela, J., Sheinbaum, J., Badan, A., & Ochoa, J. (2011). Estructura de la corriente de Yucatán en los canales de Cozumel y Yucatán. *Ciencias Marinas*. 37(4A): 471-492.
- Caballero-Ochoa, A. A. (2011). Zoogeografía de holoturoideos (Echinodermata: Holothuroidea) del Pacífico mexicano. Tesis de maestría, ICMYL-UNAM. Ciudad de México, México. 81 pp.
- Campbell, A. C., Dart, J. K. G., Head, S. M. & Ormond, R. F. G. (1973). The feeding activity of *Echinostrephus molaris* (De Blainville) in the central Red Sea. *Marine Behaviour and Physiology*, 2: 155-169.
- Caso, M. E. (1983). Los Equinoideos del Pacífico de México. Parte Cuarta. Órdenes Cassiduloida y Spatangoida. Instituto Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, *Publicación Especial*, (6): 1-200.
- Chesher, R. H. (1969). Contributions to the biology of *Meoma ventricosa* (Echinoidea: Spatangoida). *Bulletin of Marine Sciences*, 19: 72-110.
- Chin, N. K. M., Brown, M. T., Heads, M. J. (1991). The biogeography of Lessoniaceae, with special reference to *Macrocystis* C.Agardh (Phaeophyta: Laminariales). *Hydrobiologia* 215: 1-11.
- Clark, A. H. (1939). Echinoderms of the Smithsonian-Hartford expedition with other west Indian records, 1937. *Proceedings of the United States National Museum*. 86(3056): 441-456.
- Clark, H.L. (1948). A report of the Echini of the warmer Eastern Pacific, based on the collections of the Velero III. Allan Hancock Pacific Expeditions. 8(5): 225-351. The University of Southern California Press, Estados Unidos de América, Los Angeles.
- Contreras-Medina, R., Morrone J. J. & Luna, I. (2003). Uso de herramientas biogeográficas para el reconocimiento de “hotspots”: un ejemplo de Aplicación con Briofitas y Gimnospermas. pp. 155-158, En: Morrone, J. J. y J. Llorente-Bousquets. (Eds.) Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. *Facultad de Ciencias*, UNAM. México.
- Coppard, S. E. (2016). A new genus of mellitid sand dollar (Echinoidea: Mellitidae) from the eastern Pacific coast of the Americas. *Zootaxa*, 4111(2): 158-166.
- Craw, R. C., Grehan J. R. & Heads M. J. (1999). Panbiogeography: Tracking the history of life. New York y Oxford, *Oxford Biogeography series*, 11.
- Croizat, L. (1958). Panbiogeography. Vols. 1 y 2. Caracas: Publicado por el autor.
- Croizat, L. (1964). Space, time, form: The biological synthesis. Caracas: Publicado por el autor.
- Ebert, T. A. (1971). A preliminary quantitative survey of the echinoid fauna of Kealakekua and Honaunau Bays, Hawaii. *Pacific Science*, 25(1): 112-131.
- Enríquez-Andrade, R., Anaya-Reyna G., Barrera-Guevara J. C., Carvajal-Moreno M. A., Delgado M. E. Martínez, Vaca-Rodríguez J. & Valdés-Casillas C. (2005). An analysis of critical areas for biodiversity conservation in the Gulf of California region. *Ocean & Coastal Management*, 48(1): 31-50.
- ESRI. (1998). ArcView GIS 3.2. Environmental Systems Research Institute. Redlands, CA, EEUU.
- Fernández-Badillo, L., Goyenechea, I., & Escalante, T. (2014). ¿Puede el análisis de endemicidad usarse para la identificación de trazos generalizados? *Biogeografía*, 7, 15-26.
- Garcés, P. J. (2014). Biogeografía de ofiuroides (Echinodermata: Ophiuroidea) del Pacífico mexicano. Tesis de maestría, ICMYL-UNAM. 211 pp.
- Gaston, K. J. & Williams P. H. (1996). Spatial patterns in taxonomic diversity, pp. 202-229. In: Gaston, K. J.

- (ed.), *Biodiversity: A biology of numbers and difference*, Blackwell Science, Cambridge.
- Goloboff, P. (2002). NDM and VNDM: Programs for the identification of areas of endemism, vers. 1.6. Program and documentation, available at www.zmuc.dk/public/phylogeny.
- Grehan, J. R. (1989). Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 731-748.
- Hajdu, E. (1998). Toward a panbiogeography of the seas: sponge phylogenies and general tracks. In: Watanabe Y, Fusetani N, eds. *Sponge sciences: multidisciplinary perspectives*. Tokyo: Springer, 95-108.
- Heads, M. (1983). Review of V. Springer, 1982, 'Pacific plate biogeography, with special reference to shore-fishes'. *Journal of Biogeography* 10: 543-548.
- Hendler, G., Miller J. E., Pawson D. L. & Kier P. M. (1995). Sea Stars, sea urchins & Allies: Echinoderms of Florida & the Caribbean. *Smithsonian Institutions Press*, 390 pp.
- Khamala, C. P. M. (1971). Ecology of *Echinometra mathaei* (Echinodermata: Echinoidea) at Diani Beach, Kenya. *Marine Biology*, 11: 167-172.
- Kier, P. M. & Grant R. E. (1965). Echinoid distribution and habits, Key Largo Coral Reef Preserve, Florida. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 149: 1-68.
- Kroh, A. & Smith, A.B. (2010). The phylogeny and classification of post-Palaeozoic echinoids. *Journal of Systematic Palaeontology*. 8(2): 147-212. Cambridge University Press, Reino Unido, Cambridge.
- Lara-Lara, J. R., Arenas V., Bazán C., Díaz V., Escobar E., García M. de la C., Gaxiola G., Robles G., Sosa R., Soto González L. A., Tapia M. & Valdez-Holguín J. E. (2008). Los ecosistemas marinos, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 135-159.
- Lessios, H. A. (2005). Echinoids of the Pacific Waters of Panama: Status of knowledge and new records. *Revista de Biología Tropical*, 53(3): 147-170.
- Lluch-Cota, S. E., Aragón-Noriega E. A., Arreguín-Sánchez F., Aurióles-Gamboia D., Bautista-Romero J. J., Brusca R. C., Cervantes Duarte R., Cortés Altamirano R., Del Monte Luna P., Esquivel Herrera A., Fernández Aceves G. J., Hendrickx M. E., Hernández Vázquez S., Herrera Cervantes H., Kahru M., Lavin Peregrina M. F., Lluch Belda D., Lluch Cota D., Lopez Martinez, S. G. L., Marinone Moschetto, M. O. Nevarez Martinez, S. Ortega García, E. Palacios Castro J., Pares Sierra A. F., Ponce Diaz G., Ramírez Rodríguez M., Salinas Zavala C. A., Schwartzlose R. A. & Sierra Beltrán A. (2007). The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in Oceanography*, 73(1): 1-26.
- Maluf, L. Y. (1988). Biogeography of the central eastern Pacific shelf echinoderms. 389-398. En: R. D. Burke, P. V. Mladenov, P. Lambert & R. Parsley. (Eds.). *Echinoderm Biology. Proceedings of the Sixth International Echinoderm Conference*. Victoria. A. A. Balkema. Rotterdam.
- Martín Cao Romero, C. (2012). Biogeografía de la clase asteroidea (Blainville, 1830) de las aguas mexicanas del Golfo de México y Caribe mexicano. Tesis de maestría, ICMYL-UNAM. Ciudad de México, México. 337 pp.
- Martínez, S. & Mooi R. (2005) Extinct and extant sand dollars (Clypeasteroidea: Echinoidea) from Uruguay. *Revista de Biología Tropical*, 53(3): 1-7.
- Martínez-Melo, A. Solís-Marín, F. A., Buitrón-Sánchez, B. E. & Laguarda-Figueras, A. (2015). Taxonomía y biogeografía ecológica de los equinoideos irregulares (Echinoidea: Irregularia) de México. *Revista de Biología Tropical*, 63(2): 59-75.
- McManus, J. W. (1985). Marine speciation, tectonics and sea level changes in Southeast Asia. In: Gabrie C, Salvat B, eds. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress [Tahiti]* Moorea: Antenne Museum-EPHE. 4: 133-138.
- Mironov, A. N. (1976) Deep-Sea urchins of the northern Pacific. Tr. Inst. Okeanol. Akad. Nauk SSSR 99: 140 – 164. Morrone, J. J. & D. Espinosa. (1998). La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)*, 49: 12-16.
- Montiel-Canales, G., Goyenechea Mayer-Goyenechea I., Fernández-Badillo F., & Castillo Cerón J. M. (2016). Evaluación de AE y PAE para identificar trazos generalizados, a partir de las serpientes del estado de Hidalgo, México. *Revista de Biología Tropical*. 64 (4): 1-14.
- Morrone, J. J. (2000). Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia*, 25, 41-47.
- Morrone, J. J. (2004). Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48(2): 149-162.
- Morrone, J. J. y D. Espinosa. 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia (México)* 49:12-16.
- Mortensen, Th. (1948). A Monograph of the Echinoidea. IV. 2. Clypeastroidea. Clypeastridae, Arachnoididae, Fibulariidae, Laganidae and Scutellidae. Text. 471 pp.
- Myers, N. (1988). Threatened biotas: "Hot spots" in tropical forests. *The Environmentalist*, 8: 1-20.
- Pawson, D. L., Vance, D. J., Messing, C. G., Solís-Marín, F. A. & Mah, C. L. (2009). 71. Echinodermata of the Gulf of Mexico. 1177–1204. En: D. L. Feder and

- D. K. Camp. (eds.) Gulf of Mexico. Origin, Waters, and Biota. Vol. 1. *Texas A&M University Press*. 1393 pp.
- Pomory, C. M., Robbins, B. D. & Lares, M. T. (1995). Sediment grain size preference by the sand dollar *Mellita tenuis* Clark, 1940 (Echinodermata: Echinoidea): a laboratory study. *Bulletin of marine science*, 56(3): 778-783.
- Prendergast, J. R., Quinn, R. M., Lawton, J. H., Eversham, B. C. & Gibbons D. W. (1993). Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature*, 365: 335-337.
- Sluys, R. (1989). *A monograph of the marine triclads*. Rotterdam: Balkema.
- Smith, A. B. (1984). Echinoid Palaeobiology. Special Topics in Palaeontology. London, England: George Allen and Unwin.
- Solís-Marín, F. A., Laguarda-Figueras A., Durán-González A., Mata-Pérez E. & Buitrón-Sánchez B. E. (2003). El género *Mellita* (Echinodermata: Echinoidea: Clypeasteroidea) de las costas de México. *Avicennia*, 16: 55-70.
- Solís-Marín, F. A., Honey-Escandón M. B., Herrero-Pérezrul M. D., Benitez-Villalobos F., Díaz-Martínez J. P., Buitrón-Sánchez B. E., Palleiro-Nayar J. S. & Durán-González A. (2013). The echinoderms of Mexico: biodiversity, distribution and current state of knowledge. In: *Echinoderm research and diversity in Latin America* Springer Berlin Heidelberg. pp. 11–65.
- Solís-Marín, F. A., Caballero-Ochoa, A. A., Frontana-Uribe, S. C., Laguarda-Figueras, A. y Durán-González A. (2017). *Catálogo de Autoridades Taxonómicas de los Equinodermos de México*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Informe final, SNIB-CONABIO, proyecto No. Z002. Ciudad de México, México.
- Spalding, M. K., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Harper, B. S., Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S. A., Martin, E. McManus, K. D., Molnar, J., Recchia, C. A. & Robertson, J. (2007). Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, 57(7): 573-583.
- Szumik, C., Cuezco, F., Goloboff, P. A., & Chalup A. E. (2002). An optimally criterion to determinate areas of endemism. *Systematic Biology*, 51: 806-818.
- Szumik, C. & Goloboff P. A. (2004). Areas of endemism. An Improved Optimally Criterion. *Systematic Biology*, 53: 968-977.
- Szumik, C., Casagrande D. & Roig-Juñet S. (2006). Manual de NDM/VNDM: Programas para la identificación de áreas de endemismo. Instituto Argentino de Estudios Filogenéticos, 5: 1-26.
- Torres-Martínez, M. A., Solís-Marín F. A., Laguarda-Figueras A. & Sour-Tovar F. (2016). Influencia de las variables físicoquímicas en la estructura de tallas y distribución de *Meoma ventricosa grandis* (Echinodermata: Brissidae) dentro del canal Boca Chica, Acapulco, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51(2): 373-383.
- Turner, R. L. & Graham B. D. (2003). *Calocidaris micans* (Cidaridae) and *Pseudoboletia maculata* (Toxopneustidae): additions to the sea urchin fauna (Echinodermata: Echinoidea) of the Gulf of Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 116(1): 61-81.
- Wilkinson T., Wiken E., Bezaury Creel J., Hourigan T., Agardy T., Herrmann H., Janishevski L., Madden C., Morgan L. & Padilla M., Ecorregiones marinas de América del Norte, Comisión para la Cooperación Ambiental, Montreal, 2009, 200 pp.