MUSEU DE ZOOLOGIA
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Luciana Martins

**Filogenia morfológica das famílias Phyllophoridae
e Sclerodactylidae (Echinodermata: Holothuroidea:
Dendrochirotida)**

MUSEU DE ZOOLOGIA

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM SISTEMÁTICA,

TAXONOMIA E BIODIVERSIDADE

**Filogenia Morfológica das famílias Phyllophoridae e
Sclerodactylidae (Echinodermata: Holothuroidea:
Dendrochirotida)**

Luciana Ribeiro Martins

Orientador:

Prof. Dr. Marcos Domingos Siqueira Tavares

Tese de Doutorado - Programa de Pós
Graduação em Sistemática, Taxonomia e
Biodiversidade do Museu de Zoologia da
Universidade de São Paulo.

São Paulo
2017

ADVERTÊNCIA

Não autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico.

NOTICE

I do not authorize the reproduction and dissemination of this work in part or entirely by any means electronic or conventional.

FICHA CATALOGRÁFICA

Martins, Luciana Ribeiro

Filogenia morfológica das famílias Phyllophoridae e Sclerodactylidae (Echinodermata: Holothuroidea: Dendrochirotida). Luciana Ribeiro Martins; orientador Marcos Domingos Siqueira Tavares. – São Paulo, SP: 2017.

161 fls.

Tese (Doutorado) – Programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.

1. Phyllophoridae – Cladística - Sistemática. 2. Sclerodactylidae – Cladística - Sistemática. I. Tavares, Marcos Domingos Siqueira, Orientador. II. Título.

Banca examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr Marcos Domingos Siqueira Tavares (Orientador)

Julgamento: _____ Assinatura: _____

RESUMO

Atualmente a ordem Dendrochirotida é composta por 800 espécies, sendo que metade destas estão entre as famílias Sclerodactylidae e Phyllophoridae. Todavia, a maior parte das informações acerca dos seus táxons é proveniente de revisões morfológicas muito antigas (Phyllophoridae em 1954, e Sclerodactylidae não revisada). Este estudo, portanto, se configura como o primeiro teste formal da monofilia das famílias Sclerodactylidae e Phyllophoridae e suas subfamílias. O presente trabalho constitui um estudo morfológico minucioso das estruturas que compõem o endoesqueleto dos Holothuroidea que são os ossículos dérmicos e anel calcário, vislumbrando alcançar através de uma análise cladística os objetivos descritos a seguir: (i) testar a monofilia de Phyllophoridae; (ii) testar a monofilia de Sclerodactylidae; (iii) testar a monofilia das subfamílias de Phyllophoridae e (iv) testar a monofilia das subfamílias de Sclerodactylidae. O material estudado foi obtido a partir de visitas e/ou empréstimos de museus nacionais e internacionais. Foram estudados espécimes de todas as ordens de Holothuroidea, à exceção de Elasipodida, totalizando 956 espécimes pertencentes a 78 espécies, das quais quatro foram delimitadas como grupo externo (i.e. Aspidochirotida, Apodida e Dendrochirotida [Cucumariidae e Psolidae]) e 44 delimitadas como grupo interno (todas as espécies tipo foram analisadas). Setenta e dois caracteres foram descritos e ilustrados através de fotografias ou microscopia eletrônica de varredura. As análises foram realizadas com o programa PAUP (v. 4.0), através do algoritmo de parcimônia *Tree Bisection and Reconnection* (TBR) de *branch-swapping*, com 5000 réplicas. O estudo morfológico detalhado permitiu elencar novos caracteres, bem como reinterpretar caracteres já estabelecidos, além de fornecer correções de interpretações equivocadas acerca de tais estruturas. Sclerodactylidae foi recuperada como monofilética e está composta por três subfamílias (todas foram recuperadas como monofiléticas), Clado I, Sclerodactylinae e Thyoninae. Phyllophoridae foi recuperada como monofilética e está composta por três subfamílias (todas foram recuperadas como monofiléticas), Cladolabinae, Phyllophorinae e Semperiellinae.

Palavras chave: Pepino-do-mar, Anel calcário, ossículos dérmicos, Cladística, Sistemática.

ABSTRACT

Currently, the order Dendrochirotida comprises about 800 species, half of these being within the families Sclerodactylidae and Phyllophoridae. Regardless, most information about these families is from old morphological revisions (Phyllophoridae in 1954 and Sclerodactylidae not reviewed). This study appears as the first formal test of the monophyly of the families Sclerodactylidae and Phyllophoridae and their respective subfamilies. The present work constituted a detailed morphological study of the structures that compose the Holothuroidea endoskeleton which are the dermal ossicles and calcareous ring to achieve through a cladistic analysis the following objectives: (i) to test the monophyly of Phyllophoridae; (ii) to test the monophyly of Sclerodactylidae; (iii) to test the monophyly of the Phyllophoridae subfamilies and iv) to test the monophyly of the subfamilies of Sclerodactylidae. The material studied was obtained from visits and/or loans from the national and international museums. Specimens of all orders of Holothuroidea were analyzed with the exception of Elasipodida, yielding 956 specimens belonging to 78 species, of which four were delimited as outgroups (i.e. Aspidochirotida, Apodida and Dendrochirotida [Cucumariidae and Psolidae]) and 44 delimited as internal groups (all type specimens were analyzed). A total of 72 morphological characters were described and illustrated through photographs or scanning electron microscopy images. The analyses were conducted with the aid of PAUP (v.4.0) using a parsimony algorithm Tree Bisection and Reconnection (TBR) branch-swapping (5000 replicates). This detailed morphological study allowed us to list new characters, to reinterpret already established ones as well as providing corrections of misinterpretations about such structures. Sclerodactylidae was recovered as monophyletic and is composed of three subfamilies (all were recovered as monophyletic), Clade I, Sclerodactylinae and Thyoninae. Phyllophoridae was recovered as monophyletic and consists of three subfamilies (all were recovered as monophyletic), Cladolabinae, Phyllophorinae and Semperiellinae.

Key words: Sea cucumber, Calcareous ring, dermal ossicles, Cladistics, Systematics.

1. INTRODUÇÃO

O filo Echinodermata possui como sinapomorfias a presença de endoesqueleto composto por carbonato de cálcio na forma de calcita; sistema conjuntivo mutável; sistema hidrovacular, que é responsável por diversas funções vitais, tais como, alimentação e locomoção, além da simetria pentarradiada secundária (Pawson, 2007). Das cinco classes atuais que compõem o filo Echinodermata (Crinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea e Holothuroidea), os holoturoides destacam-se pela simetria bilateral externa nos adultos, gônada única (Hendler *et al.*, 1995), redução do endoesqueleto rígido (Hyman, 1955), que nesse grupo é composto por um anel calcário formado por placas circundando a faringe e por ossículos microscópicos dispersos na parede corporal (Miller & Pawson, 1984) e pela presença de tentáculos orais (Hyman, 1955).

Os equinodermos da classe Holothuroidea ocorrem em todos os habitats marinhos e estão distribuídos desde a região entre-marés até as regiões abissais (Hendler *et al.*, 1995). São em sua grande maioria bentônicos. Contudo, algumas espécies (Elasipodida) são pelágicas (Miller & Pawson, 1990).

Compreendem cerca de 1700 espécies (Paulay & Handson, 2013) distribuídas em sete ordens: Apodida, Elasipodida, Holothuriida, Synallactida, Persiculida, Molpadida e Dendrochirotida (Miller *et al.*, 2017). Embora Dendrochirotida seja mais representativa em termos de diversidade (com cerca de 800 espécies), Aspirochirotida (Holothuriida + Synallactida), é a mais estudada (*e.g.*, Massin *et al.*, 2004; Samyn *et al.*, 2006; Byrne *et al.*, 2010; Honey-Escadon *et al.*, 2012; Zuo *et al.*, 2012), principalmente por incluir espécies de valor comercial (Purcell *et al.*, 2013; Purcell *et al.*, 2016; Vaitilingon, 2016; Junior *et al.*, 2017). A pesca indiscriminada voltada para a alimentação e a comercialização destes animais (figs. 1 e 2) é uma atividade extensiva que ocorre em todo mundo, acarretando em alguns casos a extinção de populações locais (Choo, 2008; Sonnenholzner *et al.*, 2017).

Os Holothuroidea são um grupo de grande importância ecológica e até mesmo medicinal. Compõem cerca de 95% da biomassa de regiões abissais sendo, portanto, elementos cruciais na ciclagem e redistribuição de matéria orgânica na coluna d'água (Lane & Limbong, 2013), além de atuarem como bons indicadores de qualidade ambiental (Soliman *et al.*, 2016). Um estudo recente indicou que em escala local podem ter importante papel na acidificação dos oceanos (atuando como alcalinizadores) (Schneider *et al.*, 2011). No campo medicinal atuam no controle de patógenos (Toral-Granda, 2006), e diversas substâncias biologicamente ativas com ação antimicótica, antibacteriana (Ridzwan *et al.*, 1995) e antitumoral (Kuznetsova *et al.*, 1982, Micael *et al.*, 2009) já foram isoladas destes animais.

Figura 1. Preparação dos espécimes para comercialização. Fonte: <http://www.fao.org>

Figura 2. Holothuroidea comercializados no Mercado Asiático. Fonte: <http://tvsoax.blogspot.com.br/2015/03/tips-mengkonsumsi-obat-cina.html>

As espécies da ordem Dendrochirotida (*sensu* Miller *et al.*, 2017) são caracterizadas pela presença de introverte, tentáculos do tipo dendrítico ou digitiforme, anel calcário com prolongamentos posteriores desenvolvidos ou simples, parede do corpo com ossículos dispersos ou imbricados formando uma testa, até duas vesículas de Poli e gônadas organizadas em tufo (Grube, 1840). Os principais tipos de ossículos encontrados na parede corporal são torres, botões e placas perfuradas (Deichmann, 1941). Atualmente Dendrochirotida é composta por 11 famílias: Cucumariidae Ludwig, 1894 [288 spp]; Phyllophoridae Östergren, 1907 [186 spp]; Sclerodactylidae Pawson & Fell, 1965 [193 spp]; Psolidae Burmeister, 1837 [112 spp]; Placothuriidae Pawson & Fell, 1965 [6 spp]; Paracucumidae Pawson & Fell, 1965 [3 spp]; Heterothyonidae Pawson, 1970 [2 spp]; Ypsilothuriidae Heding, 1942 [12 spp]; Cucumellidae Thandar & Arumugam, 2011 [2 spp]; Vaneyellidae Pawson & Fell, 1965 [7 spp] e Rhopalodinidae Théel, 1886 [18 spp] (Miller *et al.*, 2017). Destas, aproximadamente 80% das espécies encontram-se distribuídas entre Cucumariidae Ludwig, 1894; Phyllophoridae Östergren, 1907 e Sclerodactylidae Pawson & Fell, 1965). Sendo as relações filogenéticas entre Sclerodactylidae e Phyllophoridae o

objetivo do presente estudo.

1.1 HISTÓRICO TAXONÔMICO DAS FAMÍLIAS SCLERODACTYLIDAE E PHYLLOPHORIDAE

O entendimento moderno (a partir do século XX) do relacionamento entre as famílias de Dendrochirotida teve início com os trabalhos de Panning (1949) e Heding & Panning (1954).

Panning (1949) subdividiu a ordem Dendrochirotida em três famílias: Psolidae (organismos que apresentavam uma sola evidente - não estudada em sua revisão), Cucumariidae Ludwig, 1894 e Phyllophoridae Östergren, 1907 separadas pelo número de tentáculos (10 *versus* mais de 10, respectivamente). Além disto, Panning sugeriu a divisão em subfamílias baseado na morfologia do anel calcário, e os seus gêneros pela composição dos ossículos dérmicos e suas combinações. De acordo com as sugestões de Panning (1949), Cucumariidae estaria representada por cinco subfamílias: Cucumarinae, Colochirinae, Thyoninae, Sclerodactylinae e Ypsilothurinae. Phyllophoridae, por sua vez, composta por Phyllophorinae, Thyonellinae, Urodeminae, Rhopalodinidae e Thyonidinae.

Heding & Panning (1954), através do estudo de exemplares depositados no Zoological Museum em Copenhagem, propuseram uma grande revisão para a família Phyllophoridae. De acordo com os autores (baseados na morfologia no anel calcário), Phyllophoridae compreenderia cinco subfamílias: Thyonidinae, Semperiellinae, Phyllophorinae, Cladolabinae e Rhopalodinidae.

Pawson & Fell (1965) abandonaram o critério (número de tentáculos e morfologia do anel calcário) proposto por Panning (1949). De acordo com estes autores, apenas a morfologia do anel calcário seria o caráter determinante para a delimitação das famílias: **Cucumariidae**, espécies com anel sem processos posteriores; **Phyllophoridae**, espécies com anel com processos posteriores subdivididos e **Sclerodactylidae**, formada por Sclerodactylinae

(originalmente incluída em Cucumariidae: Panning, 1949) e Cladolabinae (originalmente incluída em Phyllophoridae: Heding & Panning, 1954) composta por espécies com anel com processos posteriores não subdivididos. Thandar (1989) estabeleceu uma terceira subfamília em Sclerodactylidae: Sclerothyoninae. Neste mesmo trabalho, Thandar não corroborou a separação proposta por Pawson & Fell (1965) uma vez que tanto espécies de Sclerodactylidae quanto de Phyllophoridae podem apresentar anéis com processos subdivididos. Apesar disto, a classificação proposta por Pawson & Fell (1965) é amplamente utilizada nos dias atuais.

Em paralelo a estas revisões, outros estudos foram realizados (e.g., Deichmann, 1930, 1957, 1963; Madsen, 1941; Rowe, 1970; Clark & Rowe, 1971), o que tornou ainda mais confuso o entendimento das relações entre os representantes de Dendrochirotida, já que uma mesma espécie poderia estar classificada em mais de um gênero a depender do autor adotado (e.g., *Aslia surinamensis*, *Ocnus surinamensis* e *Parathyone surinamensis*) ou até mesmo em mais de uma família (e.g., *Euthyonidiella dentata* Cherbonnier, 1961 e *Phyllophorus (Urodemella) occidentalis* Ludwig, 1875), a depender da classificação adotada.

Smirnov (2012), baseado nos trabalhos de Panning (1949) e Heding & Panning (1954) sugeriu um novo sistema de classificação para a ordem Dendrochirotida. Smirnov elevou diversas subfamílias ao status de família (e.g., Cladolabidae, Sclerothyonidae e Thyonidiidae) resultando em 14 (recentes) ao invés das sete famílias (recentes) tradicionalmente conhecidas para a ordem (tab. 1). Entretanto, este estudo foi realizado sem suporte filogenético. A Tabela 1 indica o desenvolvimento dos estudos sobre taxonomia das famílias ao longo do tempo, a partir dos principais trabalhos de revisão.

Tabela 1. Propostas de classificação para Dendrochirotida. Números entre parêntesis representam a quantidade de famílias aceitas em cada trabalho. (C) representa Cucumariidae; (P) Phyllophoridae; (D) Dactylochirotida; (S) Sclerodactylidae.

Panning, 1949 (3)	Heding & Panning, 1954 (3)	Pawson & Fell, 1965 (7)	Smirnov, 2012 (14)
Cucumariinae (C)		Cucumariinae (C)	Cucumariinae <i>sensu nov.</i>
Colochirinae (C)		Colochirinae (C)	Colochirinae <i>sensu nov.</i>
Thyoninae (C)		Thyoninae (P)	Cucumariidae
-	-	-	Cucumelidae
	Semperilinae (P)	Semperilinae (P)	Thyonidae <i>sensu nov.</i>
Ypsilothuriinae (C)		Ypsilothuriidae (D)	Thyoninae
			Semperilinae
			Ypsilothuriidae
-	-	Sclerodactylidae	Sclerodactylidae <i>sensu nov.</i>
Sclerodactylinae (C)		Sclerodactylinae (S)	
	Cladolabinae (P)	Cladolabinae (S)	Cladolabidae <i>status nov.</i>
-	-	Sclerothyoninae (S)	Sclerothyonidae <i>sensu nov.</i>
	Thyonidinae (P)	Thyonidinae (C)	Thyonididae <i>status nov.</i>
	Rhopalodininae (P)	Paracucumidae <i>nov fam.</i>	Paracucumidae
Phyllophorinae (P)	Phyllophorinae (P)	Rhopalodininae (D)	Rhopalodinidae
Thyonellinae (P)		Phyllophorinae (P)	Phyllophoridae <i>sensu nov.</i>
Urodeminae (P)			
Psolidae	Psolidae	Psolidae	Psolidae
		Placothuriidae <i>nov fam.</i>	Placothuriidae
		Heterothyonidae <i>nov fam.</i>	Heterothyonidae
		Vaneyellidae <i>nov fam. (D)</i>	

* *Nenhuma das propostas utilizou metodologia cladística*

Como se pode observar, não há consenso sobre a classificação das famílias e subfamílias de Dendrochirotida, com especial referência à Sclerodactylidae. De acordo com Thandar (1989), Cucumariidae, Phyllophoridae e Sclerodactylidae provavelmente representam os maiores desafios taxonômicos dentro de Dendrochirotida.

O relacionamento e a validade das famílias de Dendrochirotida, nunca foram investigados como objetivo primário. Há, contudo, alguns trabalhos cladísticos (*e.g.*, Kerr & Kim 2001; Lacey *et al.*, 2005, Michonneau & Paulay, 2014, Miller *et al.*, 2017) com diferentes níveis de abrangência que não recuperaram, por exemplo, a monofilia de Phyllophoridae (fig. 3), ou resultaram em hipóteses não claras de relacionamento entre estas famílias (fig. 4), ou ambos (fig. 5).

Figura 3. Hipótese de relacionamento entre as ordens de Holothuroidea. As letras P, S e C indicam Phyllophoridae, Sclerodactylidae e Cucumariidae, respectivamente (adaptado de Lacey *et al.*, 2005).

Figura 4. Hipótese de relacionamento entre as ordens de Holothuroidea (extraído de Kerr & Kim, 2001)

Figura 5. Hipótese de relacionamento entre as famílias de Dendrochirotida (extraído e adaptado de Miller *et al.*, 2017).

Michonneau & Paulay (2014) através de um estudo molecular de parte da família Phyllophoridae, mostraram alguns gêneros não monofiléticos e apesar de ratificar a validade das três subfamílias de Phyllophoridae (Thyoninae, Semperiellinae e Phyllophorinae), os autores afirmaram que a taxonomia de Dendrochirotida precisa ser revista e os caracteres de importância taxonômica reavaliados a luz de um cenário filogenético. Estes resultados corroboram os resultados encontrados por Miller *et al.* (2017), onde não houve clareza a respeito do relacionamento entre estas famílias (fig.4).

Uma vez que os limites entre Phyllophoridae e Sclerodactylidae não estão bem definidos, a validade da família Sclerodactylidae tem sido questionada por alguns autores (*e.g.*, Thandar, 1989, Thandar & Arumugam, 2011, Martinez *et al.*, 2013). De fato, enquanto a maioria das famílias exibe uma composição particular de ossículos dérmicos, bem como da morfologia do anel calcário, Sclerodactylidae exibe espécies com caracteres relacionados às espécies de Phyllophoridae. Segundo Smirnov (2012, 2016) e Miller *et al.*, (2017) muitos caracteres taxonômicos surgiram várias vezes entre os clados de Dendrochirotida (*e.g.*, tentáculos digitiformes, introverte, presença de placas na parede do corpo, ossículos dérmicos) sendo, portanto, homoplásicos e consequentemente dificultando o entendimento do relacionamento entre estas taxa.

Em suma, mesmo após a era Heningiana são poucos os estudos sobre a evolução dos Holothuroidea, sobretudo acerca dos caracteres de importância taxonômica. Consequentemente, o entendimento das relações entre os seus membros permanece pouco entendido. Alguns sistemas Linneanos de classificação foram propostos (*e.g.*, Becher, 1909; Ludwig, 1889-1892; Pawson & Fell, 1965) e alguns poucos utilizaram a cladística (*e.g.*, Arndt *et al.*, 1996; Littlewood *et al.*, 1997; Kerr e Kim, 1999; Kerr e Kim, 2001, Lacey *et al.*, 2005, Michonneau & Paulay, 2014, Miller *et al.*, 2017). Todavia, há uma série de incongruências

entre eles e com isto, muitas perguntas sobre a evolução de Holothuroidea ainda permanecem sem resposta. É consensual entre os pesquisadores deste grupo, a necessidade iminente de revisão morfológica dos caracteres taxonômicos, especialmente sob a luz da cladística. Miller *et al.* (2017) destacam ainda a necessidade de um estudo direcionado que abranja o mapeamento sobre a evolução de tais caracteres, especialmente do anel calcário, uma das estruturas menos conhecidas e com alto valor sistemático (Pawson & Fell, 1965; Reich, 2015; Smirnov, 2012).

Embora esteja além do objetivo deste trabalho, é importante destacar que com a incorporação de Dactylochirotida à ordem Dendrochirotida Miller *et al.* (2017), torna-se necessário um estudo do relacionamento das famílias de Dactylochirotida com as famílias de Dendrochirotida (*sensu* Pawson & Fell, 1965).

Como dito anteriormente, até o momento, apenas estudos de maior abrangência foram realizados. Sendo assim, estudos filogenéticos tratando especificamente da ordem Dendrochirotida ou de suas famílias são ausentes e, portanto, ainda não é possível inferir quais caracteres são, de fato, sinapomorfias que sustentam cada uma das famílias, gêneros e espécies. Isto se torna ainda mais evidente uma vez que as diversas propostas de classificação utilizam diferentes conjunto de caracteres, não havendo concordância entre elas. Deste modo, este projeto se propôs a realizar o primeiro estudo cladístico dos representantes das famílias Phyllophoridae e Sclerodactylidae.

2. OBJETIVOS

1. Testar a monofilia de Sclerodactylidade;
2. Testar a monofilia das subfamílias de Sclerodactylidade e investigar as relações internas;
3. Testar a monofilia de Phyllophoridae;

4. Testar a monofilia das subfamílias de Phyllophoridae e investigar as relações internas.

3. CONCLUSÕES

1. A análise filogenética revelou que a família Phyllophoridae é monofilética.

2. Phyllophoridae está composta por três subfamílias, Cladolabinae, Phyllophorinae e Semperiellinae. Todas foram recuperadas como monofiléticas e a sua composição atual é: Cladolabinae (*Afrocucumis*, *Cladolabes*, *Clarkiella*, *Euthyonidiella* e *Ohshimella*); Phyllophorinae (*Anthochirus*, *Globosita*, *Lipotrapeza*, *Phylostaurus*, *Phyllophorus*, *Phyllophorella*, *Selenkiella*) e Semperiellinae (*Cladolela*, *Massinium*, *Neopentamera*, *Neothyonidium*, *Pentadactyla*, *Phyrella*, *Triasemperia*). Esta composição difere da classificação sugerida por Pawson & Fell (1965), uma vez que Cladolabinae era posicionada em Sclerodactylidae, além da inclusão de *Globosita* em Phyllophorinae.

3. A análise filogenética revelou que a família Sclerodactylidae é monofilética.

4. Sclerodactylidae está composta por três subfamílias, Clado I, Sclerothyoninae e Thyoninae. Todas foram recuperadas como monofiléticas e a sua composição atual é: Clado I, (*Apentamera*, *Coronatum*, *Deichmannia*, *Engeliella*, *Eupentacta*, *Havelockia* e *Pseudothyone*); Sclerothyoninae (*Neopentamera*, *Sclerothyone*, *Temparena* e *Thandarum*) e Thyoninae (*Allothyone*, *Ekmanothyone*, *Hemithyone*, *Neothyone*, *Stolus*, *Thyone*, *Thorsonia*, *Thyonina*). Esta composição difere da classificação sugerida por Pawson & Fell (1965), uma vez que Thyoninae era posicionada em Phyllophoridae. Além disto, *Neothyone* (antes Sclerodactylinae) foi recuperada em Thyoninae, *Neopentamera* (antes Sclerodactylinae) foi recuperada em Sclerothyoninae e *Pentamera* não foi recuperada na subfamília Thyoninae.

5. As espécies *Sclerodactyla briareus*, *Athyone glasseli* e *Pachythyone rubra* (todas tradicionalmente incluídas em Sclerodactylinae), não foram recuperadas em nenhuma das subfamílias.

6. Em adição aos caracteres tradicionais utilizados, o presente trabalho revelou novos caracteres na delimitação das famílias e subfamílias. Isto foi possibilitado através do estudo anatômico detalhado do anel calcário e ossículos dérmicos.
7. A reconstrução da história filogenética revelou que os caracteres diagnósticos tradicionais na delimitação de famílias como, por exemplo, processos posteriores não subdivididos não foram confirmados como sinapomorfias.
8. Aparentemente Holothuroidea exibem um alto grau de evolução convergente e talvez os taxa tenham uma taxa de evolução extremamente rápida o que dificulta a compreensão sobre a sua evolução. Soma-se a isto a parca informação sobre a evolução do grupo. De fato, o número de sinapomorfias não ambíguas foi muito baixo, de modo que a maioria das sinapomorfias obtidas foram homoplásticas. É provável que a história evolutiva deste grupo seja marcada por muitos paralelismos.
9. Este foi o primeiro teste formal da monofilia de Phyllophoridae, Sclerodactylidae e suas subfamílias. Entretanto, este trabalho apenas abre o debate a diversas questões cruciais na evolução deste grupo. É de absoluta importância o desenvolvimento de estudo detalhado sobre a estrutura do anel calcário, onde a sua anatomia tridimensional seja revelada. Do mesmo modo, faz-se necessário o desenvolvimento de estudos que interpretem a evolução dos ossículos dérmicos em Holothuroidea.

4 . REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amorim, D.S. 1982. Classificação por sequenciação: uma proposta para a denominação dos ramos retardados. **Revista Brasileira de Zoologia**, 1(1): 1–9.
- Arndt, A.; Marquez, C.; Lambert, P. & Smith, M. 1996. Molecular phylogeny of eastern Pacific sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea) based on mitochondrial DNA sequence. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 6: 425–437.
- Ayres, W.O. 1852. Descriptions of Holothurians. **Proceedings Boston Society of Natural History**, 4: 207–247.
- Barrois, T. 1882. Catalogue des Crustacés podophthalmaires et des Echinodermes recueillis à Concarneau. Unpaginated., disponível em <https://doi.org/10.5962/bhl.title.53806>. Acessado em 10.III.2016.
- Becher, S. 1907. *Rhabdomolgus ruber* Keferstein und die Stammform der Holothurien. **Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie**, 88(4):545-689, pls. XXXII-XXXVI.
- Becher, S. 1909. Die Stammesgeschichte der Seewalzen. *Ergeb. Fortschr. Zool*, 1:403–490.
- Brandt, J.F. 1835. Echinodermata ordo Holothurina. *In: Prodromus Descriptionis Animalium ab H. Mertensio in Orbis Terrarum Circumnavigatione Observatorum*. Fasc. I. Petropoli. p. 42–62.
- Burmeister, H. 1837. Thierisch Grundgebilde. *In: Handbuch der Naturgeschichte*. Berlin. Verlag von Theod. Friedr. Enslin. Abt. 3, p.369–858.
- Byrne, M.; Rowe, F. & Uthicke, S. 2010. Molecular taxonomy, phylogeny and evolution in the family Stichopodidae (Aspidochirotrida: Holothuroidea) based on COI and 16S mitochondrial DNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 56: 1068–1081.

- Chang, F.Y. 1948. Echinoderms of Tsingtao. **Contribution Institute Zoology Peiping**, 4: 33–104.
- 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. Holothuries des côtes de Sierra Leone- 3 note. **Bulletin du Muséum National Histoire Naturelle**, Paris, 2(30): 191–197.
- Cherbonnier, G. 1961. Deux nouvelles espèces d'holothuries dendrochirotes des côtes Brésiliennes. **Bulletin Muséum National Histoire Naturelle**, Paris, 33(6): 611–615.
- Cherbonnier, G. 1968. *Engeliella engeli*, nouveau genre et nouvelle espèce d'holothurie dendrochirote des côtes du Dahomey. **Beaufortia**, 15(185): 47–50.
- Cherbonnier, G. & Guille, A. 1968. Sur la présence a Banyuls de l'holothurie apode Labidoplax buski (M'Intosh). **Bulletin Muséum National Histoire Naturelle Paris**, 39(6): 1219–1223.
- Cherbonnier, G. 1988. Echinodermes: Holothurides. **Faune de Madagascar**. 70: 1–292.
- Choo, P.S. 2008. Population status, fisheries and trade of sea cucumbers in Asia. *In*: Toral-Granda, V.; Lovatelli, A. & Vasconcellos, M. (Eds). **Sea cucumbers. A global review of fisheries and trade**. Rome, FAO. p. 81-118. (FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper, 516).
- Clark, H.L. 1901. The Holothurians of the Pacific Coast of North America. **Zoologischer Anzeiger**, 24: 162–171.
- Clark, H.L. 1932. Echinodermata (other than Asteroidea) of the Great Barrier Reef Expedition 1928–29. **Scientific Reports of the Great Barrier Reef Expedition**, 4 (7):197–239.

- Clark, H.L. 1938. Memoirs of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. LV. Echinoderms from Australia an account of collections made in 1929 and 1938. **Museum of Comparative Zoology**, 596 pp.
- Clark, A.M. & Rowe, F.W.E. 1971. **Monograph of shallow-water Indo-west Pacific Echinoderms**. London, Trustess of the British Museum (Natural History). 238p.
- Cuénot, L. 1948. Anatomie, éthologie et systématique des echinodermes. *In*: **Traité de zoologie. Paris, Masson.** v. 11, p. 3–272.
- Cutress, B. M. 1996. Changes in dermal ossicles during somatic growth in caribbean littoral sea cucumbers (Echinoidea: Holothuroidea: Aspidochirotida). **Bulletin of Marine Science**, 58(1): 44–116.
- Deichmann, E. 1930. The holothurians of the Western part of the Atlantic Ocean. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harward College**, 71: 1–226.
- Deichmann, E. 1936. A new species of *Thyone* from the west coast of Mexico. **Proocedings of the New England Zoological Club**, 15: 63–66.
- Deichmann, E. 1941. The holothuroidea collected by the velero III during the years 1932 to 1938- Part I Dendrochirota. **The University of Southern California Publications**, 8(3): 1–194.
- Deichmann, E. 1944. *Urodemas bifurcatum*, a new holothurian from South Africa, with a revision of the genus *Urodemas* Selenka. **Annals and Magazine of Natural History, Ser. 11**: 731–737.
- Deichmann, E. 1946. A new species of *Thyone* s.s., from the Gulf of Mexico *Thyone mexicana* spec. nov. **Occasional Papers of the Marine Laboratory Baton Rouge**, 4: 1–4.
- Deichmann, E. 1957. The Littoral Holothurians of the Bahama Islands. **American Museum Novitates**, 1821: 1–20.
- Deichmann, E. 1963. The Holothurians of Clipperton Island in the eastern tropical Pacific.

Breviora, 179: 1–5.

Dendy, A. 1896. Observations on the Holothurians of New Zealand; with descriptions of four new species, and an appendix on the development of the wheels in *Chirodota*. **The Journal of Linnean Society, Zoology**, 26: 22–52.

Donnay, G. & Pawson, D.L. 1969. X-ray diffraction studies of echinoderm plates. **Science**, Washington, 166:1147–1150.

Düben, M.W.V. & Koren, J. 1846. Om Holothuriernas Hudskelet. **Kongliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Ser. 3**, 32:211–228.

Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenetics: an approach using the bootstrap. **Evolution**, 39: 783–791.

Frizzell, D. L. & Exline, H. 1955. Monograph of Fossil Holothurian Sclerites. **Bulletin of School of Mines and Metallurgy (Technical Series)**, 89(1): 1–204.

Gilliland, PM. 1993. The Skeletal Morphology, Systematics, And Evolutionary History of Holothurians. **Special Papers in Paleontology**, 47: 1–147.

Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. **Cladistics**, 9, 83–91.

Goloboff, P.A.; Carpenter, J.M.; Arias, J.S. & Esquivel, D.R.M. 2008. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics**, 24: 758–773.

Gray, J.E. 1853. Description of Rhopalodina, a new form of Echinodermata. **Annals and Magazine of Natural History**, 11: 301–302.

Grube, A.E. 1840. Actinien, Echinodermen und Würmer des Adriatischen-und Mittelmeers, nach eigenen Sammlungen beschrieben. Bon, J.H. Königsberg. p. 1–92.

- Gunnerus, J.E. 1767. Beskrifning på trenne Norrska Sjö-Kråk, Sjö-Pungar kallade. **Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar**, **28**: 114–124.
- Haude, R. 1992. Fossil holothurians: ossicle aggregates as ‘good’ species. *In*: Scalera-Liaci, L.; Canicatti, C. (Eds). **Echinoderm Research** 1991. Rotterdam, Balkema. p. 29–33.
- Heding, S.G. 1942. Holothurioidea. Part II. Aspidochirota - Elasipoda - Dendrochirota. **The Danish Ingolf expedition 1895-1896**. Hagerup, Copenhagen. 4(13): 3-39.
- Heding, S.G. & Panning, A. 1954. Phyllophoridae: eine Bearbeitung der Polytentaculaten Dendrochiroten Holothurien des Zoologischen Museums in Kopenhagen. **Spolia Zoologische Musei Hauniensis**. 13: 7–209.
- Hendler, G.; Miller, J.E.; Pawson, D.L. & Kier, P.M. 1995. **Sea stars, sea urchins, and allies**. Washington, Smithsonian Institution Press. 390p.
- Hennig, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Urbana, University of Illinois Press. 263 p.
- Honey-Escandon, M.; Solis-Marins, F.A. & Laguarda-Figueiras, A. 2012. Molecular phylogeny of the subgenus *Holothuria* (*Selenkothuria*) Deichmann, 1958 (Holothuroidea: Aspidochirotida). **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, 3: 1–12.
- Hozawa, S. 1928. On the changes occurring with advancing age in the calcareous deposits of *Caudina chilensis*. **Science Reports on the Tohoku University**, 4 Ser. Biol., 3: 361–378.
- Hutton, F.W. 1872. Catalogue of the echinodermata of New Zealand, with diagnoses of the species. **Colonial Museum and Geological Department**, 1–18.
- Hyman, L.H. 1955. **The Invertebrates: Echinodermata, The coelomata Bilateria**. New York, McGraw-Hill Book Co. 763p.
- Junior, J. S.; Ponte, I.; Coe, C.M.; Farias, W.R.L.; Feitosa, C.V.; Hamel, J.F. & Mercier, A. 2017. Sea cucumber fisheries in Northeast Brazil. **SPC Beche-de-mer Information Bulletin**,

37: 43–47.

Kerr, A.M. 2000. **Evolution and Systematics of Holothuroidea (echinodermata)**. Thesis (Ph.D.), Yale University. 396p.

Kerr, A.M. & Kim, J. 2001. Phylogeny of Holothuroidea (Echinodermata) inferred from morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 133: 63–81.

Koehler, R. & Vaney, C. 1910. Description d' Holothuries nouvelles appartenant au Musee Indien. **Rec. Ind. Mus. Calcutta**, 5: 89–104.

Kokorin, A.I.; Mirantsev, G.V. & Rozhnov, S.V. 2014. General Features of Echinoderm Skeleton Formation. **Paleontological Journal**, 48(14): 1532–1539.

Kuznetsova, T.A.; Anisimov, M.M.; Popov, A.M.; Branova, S.I.; Afiyatulloev, S.H.; Kapustina, I.I.; Antonov, A.S. & Elyakov, G.B. 1982. A comparative study in vitro of physiological activity of triterpene glycosides of marine invertebrates of echinoderm type. **Comparative Biochemistry and Physiology, C Comparative Pharmacology**, 73(1): 41–43.

Lacey, K.M.J.; McCormack, J.P.; Keegan, B.F. & Powell, R. 2005. Phylogenetic relationships within the class Holothuroidea, inferred from 18S rRNA gene data. **Marine Biology**, 147: 1149–1154.

Lampert, K. 1885. Die Seewalzen (Holothurioida). *In*: Semper, C. (Ed.). **Reisen im Archipel der Philippinen**. Wiesbaden. v.4, pt. 3, p. 1–312.

Lane, D.J.W. & Limbong, D. 2013. Catastrophic depletion of reef-associated sea cucumbers: resource management/reef resilience issues for an Indonesian marine park and the wider Indo-Pacific. **Aquatic Conservation: Marine Freshwater Ecosystem**, 25: 505–517.

Lesueur, C.A. 1824. Description of several new Species of Holothuria. **Journal Academy**

Natural Sciences, 4: 155–163.

Levin, V.S. & Stepanov, V.G. 1999. *Semperiella drozdovi* sp. n. (Dendrochirota, Phyllophoridae, Semperiellinae), a New Holothurian from the Gulf of Nhatrang (Vietnam). **Russian Journal of Marine Biology**, 25 (1):71–74.

Lewis, D.N. & Donovan, S.K. 1998. Fossils explained 23: Palaeozoic echinoids. **Geology Today**, Oxford, 14: 235-240.

Littlewood, D.T.J.; Smith, A.B.; Clough, K.A. & Emson, R.H. 1997. The interrelationships of the echinoderm classes: morphological and molecular evidence. **Biological Journal of the Linnean Society**, 61(3): 409-438.

Ludwig, H. & Heding, S.G. 1935. Die Holothurien der deutschen Tiefsee-Expedition. I. Fußlose und dendrochirote Formen. **Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia**, 24(2): 123–214.

Ludwig, H.L. 1881. Über eine lebendiggebarende Synaptide und zwei andere Holothurienarten des Brasilianischen Kuste. **Archives de Biologie**, 2: 41–58.

Ludwig, H. 1887. Die von G. Chierchia auf der Fahrt der Kgl. Ital. **Corvette Vittor Pisani** gesammelten Holothurien. **Zool. JB**, 1-36.

Ludwig, H., 1889–1892. Echinodermen. Die Seewalzen. In: Bronn, H.G. (Ed.), Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Part 3 Echinodermen (Stachelhäuter) I. C. F., vol. 2. Wissenschaftliche Verlagshandlung, Leipzig, pp. 1–460.

Ludwig, H. 1893. Vorläufiger Bericht über die erbeuteten Holothurien. **Bull MCZ**, 24(4) 105-114.

Ludwig, H.L. 1894. Reports of an Exploration off the West Coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands, in Charge of Alexander Agassiz, by the U.S.

Fish Commission Steamer “Albatross”, during 1891, Lieutenant Commander Z.L. Tanner, U.S.N., Commanding. XII. The Holothurioidea. **Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College**, 17(3): 1–183.

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2012. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**. Version 2.75, Available from: <http://mesquiteproject.org>.

Madsen, F.J. 1941. On *Thyone wahrbergi* n.sp., a new holothurian from the Skagerrak, with remarks on *T. fusus* (O.F.M.) and other related species. **Goteborgs Vetenskaps Samhalles Handlingar**, (6), 1B (1): 1–31.

Martinez, M. & Brogger, M. 2012. *Thandarum hernandezi*, a new genus and new species of sea cucumber family Sclerodactylidae (Echinodermata: Holothuroidea: Dendrochirotida) from the Southwestern Atlantic Ocean. **Zootaxa**, 3304: 63–68.

Martinez, M.; Thandar, A.S. & Penchaszadeh, P.E. 2013. A new species of *Havelockia* Pearson, 1903 from the Argentine (Holothuroidea: Dendrochirotida: Sclerodactylidae). **Zootaxa**, 6: 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.

Martins, L. & Souto, C. 2015. Taxonomic review of four western Atlantic dendrochirotids (Holothuroidea) with the description of a new Brazilian cucumariid species and designation of neotypes. **Zootaxa**, 3919 (2): 362-374.

Massin, C., Y, Samyn. & A.S. Thandar. 2004. The genus *Labidodemas* (Holothuroidea: Aspidochirotida) revisited, with description of three new species and with re-positioning of *Holothuria (Irenothuria) maccullochi* Deichmann, 1958. **Journal of Natural History**, 38: 1811–1847.

- McKenzie, J. D. 1991. The taxonomy and natural history of north European dendrochirote holothurians (Echinodermata). **Journal of Natural History**, 25(1): 123-171.
- Micael, J.; Alves, M.J.; Costa, A.C. & Jones, M.B. 2009. Exploitations and conservation of echinoderms. **Oceanography and Marine Biology, An annual review**. 47: 191-208.
- Michonneau, F. & Paulay, G. 2014. Revision of the genus *Phyrella* (Holothuroidea: Dendrochirotida) with the description of a new species from Guam. **Zootaxa**, 3760 (2): 101–140.
- Miller, J.E.; & Pawson, D.L. 1984. Holothurians (Echinodermata: Holothuroidea). **Memoirs of the Hourglass Cruises**, 7: 1– 79.
- Miller, J.E. & Pawson, D.L. 1990. Swimming sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea): a survey, with analysis of swimming behaviour in four bathyal species. **Smithsonian Contributions Marine Sciences**, 35: 1–18.
- Miller, A.K.; Kerr, A.M.; Paulay, G.; Reich, M.; Wilson, N.G.; Carvajal, J.I. & Rouse, G.W. 2017. Molecular phylogeny of extant Holothuroidea (Echinodermata). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 111:110-131.
- Müller, O.F. 1776. **Zoologiae Danicae Prodrum seu Animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characters, nomine, et synonyma imprimis popularium**. Havniae, Typis Hallangeriis. 276p.
- Müller, J. 1850. Anatomische Studien über die Echinodermen. **Archiv für Anatomie, Physiologie und Wissenschaftliche Medizin**, 1850: 129–155.
- Nichols, D. 1969. **Echinoderms**. 4 ed. Hutchinson, Hilary House. 192p.
- Nixon, K.C. 1999. *Winclada*. Beta (ver 1.00.08).

- Ohshima, H. 1912. On the system of Phyllophorinae with descriptions of the species found in Japan. **Annotationes zoologicae Japonenses**, 8:53–96.
- O’Loughlin, P. M.; Shari, B. & Van Den Spiegel, D. 2012. The phyllophorid sea cucumbers of southern Australia (Echinodermata: Holothuroidea: Dendrochirotida: Phyllophoridae). **Memoirs of Museum Victoria**, 69:269-308.
- O’Loughlin, P. M.; Mackenzie, M. & Van Den Spiegel, D. 2014. New dendrochirotid sea cucumbers from northern Australia (Echinodermata: Holothuroidea: Dendrochirotida). **Memoirs of Museum Victoria**, 72: 5–23.
- O’Loughlin, P. M.; Harding, C. & Paulay, G. 2016. The sea cucumbers of Camden Sound in northwest Australia, including four new species (Echinodermata: Holothuroidea). **Memoirs of Museum Victoria**, 75: 7–52 .
- Östergren, H. 1907. Zur Phylogenie und Systematik der Seewalzen. *In: Zoologiska, Studier Tillägnade Prof. T.Tullberg*. Uppsala, Almqvist & Wiksells. p.191–215.
- Pallas, P.S. 1766. **Miscellanea zoologica. Quibus novae imprimis atque obscurae animalium species describuntur et observationibus iconibusque illustrantur**. Hagae Comitum, Petrum van Cleef. 224p.
- Panning, A. 1934. Die Gattung Rhopalodina. **Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins**, 4:(5) 20–35.
- Panning, A. 1949. Versuch einer Neuordnung der familie Cucumariidae (Holothuroidea: Dendrochirotida). **Zoologische Jahrbucher Abteilung fur Systematik Okologie und Geographie der Thiere**, 78: 404–470.
- Paulay, G. & Hansson, H. 2013. Holothuroidea. Accessed Through: World Register of Marine Species at <<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=123083>>.

- Pawson, D.L. & Fell, H.B. 1965. A revised classification of the Dendrochirote holothurians. **Breviora**, Cambridge. 214:1–7.
- Pawson, D.L. 1966. Evolution and phylogeny of the Holothuroidea. *In*: Moore, R.C. (Ed). **Treatise on invertebrate paleontology, part (2), Echinozoa and Asterozoa**. Kansas, Geological Society of America and the University of Kansas. p. 641–U646.
- Pawson, D.L. 1967. Redescription of *Cucumaria semperi* Bell, an Indo- West-Pacific holothurian echinoderm. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 80: 157–161.
- Pawson, D.L. 1970. The marine fauna of New Zealand: sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). **Memoirs N. Z. Oceanography Institut**, 52: 1-69.
- Pawson, D. L. 1980. Holothuroidea. Echinoderms: Notes for a short course. **University of Tennessee Studies in Geology**, 3: 175-189.
- Pawson, D.L. 2007. Phylum Echinodermata. **Zootaxa**, 1668:749-764.
- Pawson, D.L. & Miller, J.E. 1981. Western Atlantic sea cucumbers of the genus *Thyone*, with description of two new species (Echinodermata: Holothuroidea). **Proceedings of The Biological Society of Washington**, 94(2): 391–403.
- Pawson, D. L. & Miller, J.E. 1992. *Phyllophorus (Urodemella) arenicola*, a new sublittoral sea cucumber from the southeastern United States (Echinodermata: Holothuroidea). **Proceedings of the Biological Society of Washington**. 105(3): 483-489.
- Pawson, D.L.; Pawson, D.L. & King, R.A. 2010. A taxonomic guide to the Echinodermata of the South Atlantic Bight, USA: 1. Sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). **Zootaxa**, 2449: 1–48.
- Perrier, E., 1886. Les explorations sous-marines. **Librairie Hachette et Cie., Paris**, 352pp.

- Purcell, S.W.; Mercier, A.; Conand, C.; Hamel, J.F.; Toral-Granda, M.V.; Lovatelli, A. & Uthicke, S. 2013. Sea cucumber fisheries: global analysis of stocks, management measures and drivers of overfishing. **Fish and Fisheries**, 14(1): 34–59.
- Purcell, S.W.; Naluafé, P.; Karibanang, T.A. & Lalavanua. 2016. Variation in postharvest processing of sea cucumbers by fishers and commercial processors among three Pacific Island countries. **SPC Beche-de-mer Information Bulletin**. 36: 58-66.
- Reich, M. 2015. Different pathways in early evolution of the holothurian calcareous ring? **Progress in Echinoderm Palaeobiology**, 19: 137-145.
- Ridzwan, B.H.; kaswandi, M.A.; Azman, Y. & Fuad, M. 1995. Screen for antibacterial agents in three species of sea cucumbers from coastal areas of Sabah. **General Pharmacology**, 26:1539–1543.
- Rowe, F.W.E. 1970. A note on the British species of cucumarians, involving the erection of two new nominal genera. **Journal of Marine Biological Association**, 50: 683–687.
- Rowe, F. W. E. & Doty, J.E. 1977. The shallow water holothurians of Guam. **Micronesica**, 13(2): 217-250.
- Rowe, F.W.E. & Pawson, D.L. 1985 *Loisettea amphictena*, new genus, new species, from the sublittoral of Northwestern Australia (Echinodermata: Holothuroidea). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 98(3):672-677.
- Samyn, Y.; VandenSpiegel, D. & Massin, C. 2006. Taxonomie des holothuries des Comores. **ABC Taxa**, 1(1-3): 1– 30.
- Schneider, K., Silverman, J.; Woolsey, E.; Eriksson, H.; Byrne, M. & Caldeira, K. 2011. Potential influence of seacucumbers on coral reef CaCO₃ budget: A case study at One Tree Reef. **Journal of Geophysical Research**, 116:1-6.

- Selenka, E. 1867. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. **Der Philosophischen Facultat zu Göttingen in December 1866, als Dissertation vorgelegt**, 291–374.
- Selenka, E. 1868. Nachtrag zu den Beiträgen zur Anatomie und Systematik der Holothurien. **Zeitschrift Wissenschaftliche Zoologische**, 18: 109–119.
- Semper, C. 1867. **Reisen im Archipel der Philippinen. Holothurien 2. Wissenschaftliche Resultate**. Leipzig, Wilhelm Engelmann. 288p.
- Sereno, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, 23: 1–23.
- Shick, J.M. 1983. Respiratory gas exchange in echinoderms. In: Jangoux, M., Lawrence, J.M. (Eds.), *Echinoderm Studies*, vol. 1. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 67–110.
- Sluiter, C. P. 1901. Die Holothurien der Siboga-Expedition. Monogr. xlv. 142 pp. Disponível em <https://doi.org/10.5962/bhl.title.85348>
- Smirnov, A.V. 2012. System of the class Holothuroidea. **Paleontological Journal**, 46 (8):793-832.
- Smirnov, A.V. 2015. Paedomorphosis and Heterochrony in the Origin and Evolution of the Class Holothuroidea. **Paleontological Journal**, 49(14):1597–1615.
- Smirnov, A.V. 2016. Parallelisms in the evolution of sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). **Paleontological Journal**, 50: 1610–1625.
- Smith, A.B. & Reich, M. 2013. Tracing the evolution of the holothurian body plan through stem-group fossils. **Biological Journal of the Linnean Society**, 109(3): 670–681.
- Soliman, T.; Fernandez-Silva, I. & Reimer, J.D. 2016. Genetic population structure and low genetic diversity in the over-exploited sea cucumber *Holothuria edulis* Lesson, 1830

- (Echinodermata: Holothuroidea) in Okinawa Island. **Conservation Genetics**, 17(4): 811–821.
- Sonnenholzner, J.I.; Searcy-Bernal, R. & Panchana-Orrala. 2017. The potential for propagation of the commercial sea cucumber *Isostichospus fuscus* (Ludwig, 1875) by induced transverse fission. **Regional studies in Marine Science**, 9: 35–42.
- Soodan, K. S. 1975. Revision of fossil Holothuroidea Family Priscopedatidae Frizzel and Exline, 1955 and some new genera from Kutch, India. **Geophytology**, 5(2): 213–224.
- Stimpson, W. 1855. Descriptions of some new marine invertebrata. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences**, Philadelphia, 7 (10): 385–395.
- Stricker, S.A. 1986. The fine structure and development of calcified skeletal elements in the body wall of holothurian echinoderms. **Journal of Morphology**, 188: 273–288.
- Stricker, S.A. & Reed, C.G. 1985. The ontogeny of shell secretion in *Terebratalia transversa* (Brachiopoda, Articulata). II. Formation of the protegulum and juvenile shell. **Journal of Morphology**, 183(3):251–71.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP. **Phylogenetic Analysis Using Parsimony** (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Thandar, A.S. 1989. The Sclerodactylid holothurians of southern Africa, with the erection of one new subfamily and two new genera (Echinodermata: Holothuroidea). **South African Journal of Zoology**, 24: 290–304.
- Thandar, A.S. 1990. The Phyllophorid holothurians os southern Africa with the erection of a new genus **South African Journal of Zoology**, 25 (4): 207–223.
- Thandar, A.S. 1994. A new species of the holothurian genus *Phyllophorus* from south Africa with a key to subgenus *Phyllophorella*. **Journal of Zoology**, 234: 241–351
- Thandar, A.S. 2008. Additions to the holothuroid fauna of the southern African temperate

faunistic provinces, with descriptions of new species. **Zootaxa**, 1697: 1–57.

Thandar, A.S. & Arumugam, P. 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* Hickman, 1962 and the molpadid genus *Cherbonniera* Sibuet, 1974 (Echinodermata). **Zootaxa**, 2971: 40–48.

Théel, H. 1886. Report on the Holothurioidea dredged by H.M.S. 'Challenger' during the years 1873-76. **Challenger Reports Zoology**, 39:1-290.

Tommasi, L.R. 1971. Equinodermes do Brasil. I. Sobre algumas novas espécies e outras pouco conhecidas, para o Brasil. **Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo**, 20:1-21

Tommasi, LR. 1972. Equinodermes da região o Amapá (Brasil) e a Flórida (EUA.). II. Echinozoa. **Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo**, 21:15-45

Toral-Granda, M.V. 2006. Fact sheets and identification guide for commercial sea cucumber species. **SPC Beche-de-mer Information Bulletin**, 24: 49–52.

Vaitilingon, D.; Smith, S.; Watson, G.; Miller, T.; Alattas, S.; Hock, K.O.; Zainoddin, J.; Zaidnuddin, I. & Azhar, H. 2016. Sea cucumber hatchery seed production in Malaysia: From research and development, to pilot-scale production of the sandfish *Holothuria scabra* **SPC Beche-de-mer Information Bulletin**, 36: 67-75.

Vaney, C. 1906. Deux nouvelles holothuries du genre *Thyone* provenant des Orcades du Sud. **Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle**, Paris, 12: 400–402.

Vaney, C. 1908. Les Holothuries recueillies par l'Expédition antarctique écossaise. **Zoologischer Anzeiger**, 33: 290–299.

Vermeij, G. 1993. **Evolution and Escalation**. Princeton, NJ, Princeton University Press.

Verril A.E. 1868. Notes on the radiata in the Museum of Yale College, with descriptions of

new genera and species. No. 4. Notice of the corals and echinoderms collected by prof C. F. Hartt at the Abrolhos reefs, province of Bahia, Brazil, 1867. **Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences**, 1: 351–370.

Verril A.E. 1873. Results of recent dredging expeditions on the coast of New England. **American Journal of Science and Arts**, 3(5): 98-106.

Wilkinson, M. 1992. Ordered versus unordered characters. **Cladistics**, 8: 375–385.

Woodland, W. 1906a. Studies in spicule formation. IV. The scleroblastic development of the spicules in Cucumariidae. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, 49:533-559.

Woodland, W. 1906. Studies in spicule formation. VII. The scleroblastic development of plate-and-author spicules of Synapta, and of the wheel spicules of the auricularia larva. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, 51:483-50.

Yamana, Y & Kohtsuka, H. 2017. A new species of *Lipotrapeza* (Echinodermata: Holothuroidea: Dendrochirotida: Phyllophoridae) from Japan, with a partial redescription of the syntypes of *L. japonica*. **Plankton Benthos Res**, 12(3): 151–163.

Zuo, T.; Li, Y.L.; Duan, G.; Wang, C.; Tang, Q. & Xue, C. 2012. Rapid identification of sea cucumber species with multiplex-PCR. **Food Control**, 26: 58–62.