



Biodiversidad y vulnerabilidad de ecosistemas costeros en Baja California Sur

Aportaciones de estudiantes de grado, posgrado y posdoctorado 2008-2012

.....

Editores: Mónica Pérez-Ramírez y Salvador E. Lluch-Cota



Biodiversidad y vulnerabilidad de ecosistemas costeros en Baja California Sur

Aportaciones de estudiantes de grado, posgrado y posdoctorado
2008-2012

Mónica Pérez-Ramírez y Salvador E. Lluch-Cota

Editores



CENTRO DE INVESTIGACIONES
BIOLÓGICAS DEL NOROESTE, S.C.

Diseño gráfico
Liliana Ramírez B.

Diseño editorial
Mónica Pérez-Ramírez

Edición de textos en inglés
Diana Leticia Dorantes Salas

**Biodiversidad y vulnerabilidad de ecosistemas costeros en Baja California Sur.
Aportaciones de estudiantes de grado, posgrado y posdoctorado 2008-2012.**
Editado por Mónica Pérez-Ramírez y Salvador E. Lluch-Cota.

Primera edición 2012
D.R.© Publicación de divulgación del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Instituto Politécnico Nacional No. 195, Col. Playa Palo de Santa Rita Sur. La Paz, Baja
California Sur, México, 23096

ISBN 978-607-7634-07-2

Hecho en México

“Las opiniones expresadas por los autores (textos, figuras y fotos) no necesariamente reflejan la postura de la institución editora de la publicación”

Contenido

Agradecimientos

Presentación

Tutores participantes

Primera Parte

MIDIENDO LA BIODIVERSIDAD

Capítulo 1	1
Desarrollo y evaluación de métodos moleculares para la detección e identificación de dinoflagelados tóxicos y nocivos en las costas de Baja California Sur Angélica Herrera-Sepúlveda	
Capítulo 2	25
Efecto de <i>Gymnodinium catenatum</i> (Graham, 1943) productor de toxinas paralizantes (PSP) sobre la expresión genética del ostión del Pacífico <i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg, 1793) Norma García-Lagunas	
Capítulo 3	51
Respuesta del ostión del Pacífico <i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg, 1793) a la exposición aguda y sub-crónica a <i>Prorocentrum lima</i> (Ehrenberg, 1860) Stein 1975, productor de toxinas diarreicas, mediante el seguimiento de la expresión de genes específicos Reyna Romero	
Capítulo 4	76
Asincronía en la especiación asociada con el levantamiento del Istmo de Panamá: el caso de los haemúlidos Jose Tavera	

	Capítulo 5	
Ecomorfología y evolución de la familia Pomacentridae (Perciformes: Labroidi) en el Pacífico Oriental		94
	Rosalía Aguilar-Medrano	
	Capítulo 6	
Composición temporal del fitoplancton en ambiente de arrecife costero en el sureste de la Península de Baja California		122
	Alejandra Torres-Ariño	
	Capítulo 7	
Variabilidad temporal de los ensamblajes de macroalgas en arrecifes rocosos de Bahía de Loreto		145
	Alejandra Mazariegos-Villarreal	
	Capítulo 8	
Macroalgas en bancos abuloneros de la costa occidental de Baja California Sur		165
	Alma Rosa Rivera-Camacho	
	Capítulo 9	
Variación espacio-temporal de la densidad de <i>Acanthaster planci</i> (Echinodermata: Asteroidea) en el Golfo de California		183
	Daniela A. Murillo-Cisneros	
	Capítulo 10	
Estructura comunitaria de asteroideos (Echinodermata: Asteroidea) en Bahía de Loreto		199
	Fabián Cervantes-Gutiérrez	
	Capítulo 11	
Variación estacional, contenido energético y biomarcadores lipídicos –ácidos grasos- de la comunidad planctónica de Balandra, Baja California Sur en un ciclo anual		218
	Nayeli Pedroza-Martínez	

	Capítulo 12	
Variación espacial de la estructura de las comunidades de peces de arrecife en la costa oeste del Golfo de California		230
	Alejandro Aldana-Moreno	

	Capítulo 13	
Señales isotópicas del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Megastraea undosa</i> (Wood, 1828), <i>Megathura crenulata</i> (Sowerby, 1825) y algunas de sus fuentes de alimento		245
	M. Magali Gómez-Valdez	

	Capítulo 14	
Dieta natural de <i>Megathura crenulata</i> (Sowerby, 1825) en arrecifes rocosos de la costa Pacífico de Baja California Sur		256
	Fatima Aguilar-Mora	

	Capítulo 15	
Condición fisiológica de la almeja generosa, <i>Panopea globosa</i> , en Bahía Magdalena, BCS		269
	Laura Margarita Cruz-Gómez	

	Capítulo 16	
Relación trófica entre los peces de arrecife y manglar en La Paz, BCS		284
	Samuel Calderón-Liévanos	

Segunda Parte

RELACIONANDO LA BIODIVERSIDAD CON LA VULNERABILIDAD DE LOS ECOSISTEMAS

	Capítulo 17	
Macroalgas en el arrecife del Canal de San Lorenzo BCS después del impacto del buque Lázaro Cárdenas II y el huracán Juliette		296
	Tonatiuh Chávez-Sánchez	

	Capítulo 18	
Revisión del conocimiento actual sobre florecimientos macroalgales en lagunas costeras del Golfo de California		310
	Alejandra Piñón-Gimate	

	Capítulo 19	
Reclutamiento coralino en un arrecife restaurado en La Paz, BCS		330
	Rafael Andrés Cabral-Tena	
	Capítulo 20	
Elementos de dinámica poblacional para el manejo de peces damisela del Golfo de California		346
	Julio Ayala-Aguilar	
	Capítulo 21	
Análisis de la comunidad íctica posterior a un evento de perturbación antropogénica en arrecife de San Lorenzo, Bahía de la Paz, BCS		359
	Briseida Mejía-Torres	
	Capítulo 22	
Estructura de la comunidad íctica de manglar en tres sistemas (Balandra, Enfermería y Zacatecas) y dos periodos (1980 y 2010) en relación con el grado de influencia antrópica		375
	Francisco J. López-Rasgado	
	Capítulo 23	
Pesca incidental en la pesquería de pelágicos menores en el noroeste de México		399
	Sergio Macías-Mejía	
	Capítulo 24	
Índice de fragilidad ecológica de los ecosistemas bentónicos ante el impacto de la pesca de arrastre		412
	Pablo Vega-García	
	Capítulo 25	
Certificación pesquera en países en desarrollo: tópicos recientes y perspectivas de implementación		428
	Mónica Pérez-Ramírez	

Agradecimientos

Agradecemos a CONACYT, ya que su apoyo fue primordial para la realización de este libro. Por un lado, la mayoría de los autores fueron beneficiados con becas de posgrado. Por otra parte, el proyecto SEP-CONACYT 83339 *Biodiversidad y vulnerabilidad en ecosistemas marinos costeros* otorgó el financiamiento que permitió realizar parte de los estudios aquí presentados, y su integración. Otras fuentes importantes de subvención fueron: 1) proyecto SEP-CONACYT 83442 *Identificación molecular y estudio de la regulación de la expresión diferencial de genes, en el ostión del Pacífico Crassostrea gigas, en respuesta a exposición a toxinas marinas*; 2) proyecto CONACYT 50589 *Disponibilidad y aprovechamiento de macroalgas y pastos marinos en ecosistemas altamente productivos*; 3) proyecto CONABIO CT001 *Programa de monitoreo de la restauración de arrecife coralino afectado por el Buque Tanque Lázaro Cárdenas II, y de las comunidades arrecifales de la región del Parque de Loreto, Baja California Sur*; 4) proyecto CONACYT 126574 *Recursos pesqueros masivos de México ante el cambio climático*; 5) proyecto SIP 20121034 *Desempeño productivo de captura y económico-financiero de la pesca deportivo-recreativa de la zona de Los Cabos, B.C.S., México*; 6) proyecto COBI *Uso y manejo de especies de peces e invertebrados de ornato en el Parque Nacional Marino Bahía de Loreto* y 7) proyectos CONANP *Estudio técnico: Desarrollo microregional dentro del marco del área natural protegida Cabo San Lucas* y *Estudio técnico: Análisis y perspectivas para el desarrollo económico y diversificación de actividades dentro del marco del área natural protegida Cabo Pulmo*.

Expresamos nuestro agradecimiento a las instituciones donde los autores estudian y llevan a cabo sus investigaciones: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Universidad

del Mar (UMAR) y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH). Así como a las instituciones nacionales y en el extranjero que se vinculan a este proyecto proveyendo expertos en diferentes disciplinas para la conformación de comités tutoriales: Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo (CIAD) unidades Mazatlán y Guaymas, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN (CICIMAR), Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Instituto de Ecología (INECOL), Curtin University, Marine Biological Association (MBA), Universidad Nacional de Colombia, University of California, Université de Liège, UPMC Banyuls y SCRIPPS Institution of Oceanography (SIO).

No podemos dejar de reconocer las aportaciones que han brindado todos y cada uno de los integrantes de los comités tutoriales en CIBNOR: Bertha O. Arredondo Vega, José Alfredo Arreola Lizárraga, Felipe Ascencio Valle, Eduardo F. Balart Páez, Luis Felipe Beltrán Morales, Thelma Castellanos Cervantes, Pedro Cruz Hernández, Juan Antonio de Anda Montañez, Norma Y. Hernández Saavedra, Ana María Ibarra Humphries, Alfonso Maeda Martínez, Enrique Morales Bojórquez, Lourdes Morquecho Escamilla, Gopal Murugan, Alejandra Piñón Gimete, Elisa Serviere Zaragoza, María Teresa Sicard González y Dariel Tovar Ramírez.

Gracias a las personalidades que participan en los comités desde otras instituciones en México: Reyna Alvarado Jiménez, Francisco Becerril Bobadilla, Francisco Benítez Villalobos, Rolando Cardeña López, Gerardo Ceballos Corona, José de la Cruz Agüero, Efraín de Luna, Pablo del Monte Luna, Lloyd Findley, Alma Lilia Fuentes Farías, Silvia Alejandra García Gasca, Gustavo Hernández Carmona, Luis Hernández Moreno, Liliana Hernández Olalde, Eduardo Herrera Galindo, Sharon Herzka Llona, Volker Koch, Antonio López Serrano, Juan Manuel López Vivaz, Daniel Lluch Belda, Marco Antonio Medina,

Germán Ponce Díaz, Héctor Reyes Bonilla, Rafael Riosmena Rodríguez y Oscar Trujillo Millán. En el extranjero: Arturo Acero Pizarro (Colombia), Giacomo Bernardi (Estados Unidos), Jixin Chen (Reino Unido), Bruno Frédéricich (Bélgica), Philip A. Hastings (Estados Unidos), Linda Medlin (Francia), Bruce Phillips (Australia) y Declan Schroeder (Reino Unido).

El trabajo en campo, en laboratorio y en las colecciones fue apoyado por el personal técnico del CIBNOR: Jorge Angulo Calvillo (capítulos 11, 15, 22), Jesús Bautista Romero (15, 22, 23, 24), Horacio Bervera León (7, 15, 17, 19), Noemí Bocanegra Castillo (12, 21), Enrique Calvillo Espinoza (11, 22), Lucía Campos Dávila (4, 5, 12, 21), Laura Carreón Palau (11), Mario Cota Castro (7, 17, 19, 21), Roberto Hernández Herrera (15), Alejandra Mazariegos Villareal (8, 13, 14, 17), Carlos Pacheco Ayub (15, 22, 23, 24), Juan José Ramírez Rosas (7, 8, 13, 19, 21), Delia Irene Rojas Posadas (1, 2, 3, 6) y Arturo Sierra Beltrán (2, 3, 6). Asistencia en otras colecciones biológicas: José de la Cruz Agüero y Víctor Cota Gómez (CICIMAR), Rick Feeney (Los Angeles County Museum), Sandra J. Raredon (Museum of Natural History Smithsonian Institution) y H. J. Walker (SIO). Los autores también agradecen a los compañeros y amigos que participaron directa o indirectamente en los 25 estudios comprendidos en esta obra.

Presentación

Diversos foros mundiales han resaltado la necesidad de conciliar la biodiversidad (entendida como la variedad de organismos y ecosistemas) con el factor humano puesto que la biodiversidad representa beneficios ecológicos y socioeconómicos para las generaciones actuales y futuras. Este libro es presentado por el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR) y financiado por la Secretaría de Educación Pública (SEP) y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) a través del proyecto SEP-CONACYT 83339 *Biodiversidad y vulnerabilidad en ecosistemas marinos costeros*. La obra compila una serie de tesis recientes que examinan la biodiversidad en los ambientes costeros de Baja California Sur y el Golfo de California. La importancia de estas contribuciones radica en generar dos vertientes de conocimiento para la región: por un lado, mediciones de biodiversidad, que abarcan desde número y composición de especies hasta identificación genética y dominios tróficos. Por otra parte, la relación entre biodiversidad y vulnerabilidad de los ecosistemas en el entendido que los factores ambientales y las actividades humanas provocan impactos y cambios en los ecosistemas y las especies que en ellos habitan.

La historia geológica y evolutiva, la interacción de condiciones ambientales y la diversidad de ecosistemas costeros hacen de Baja California Sur lugar de residencia estacional o permanente para un elevado número de especies acuáticas; algunas de ellas endémicas de la región, esto es, que no se encuentran en ninguna otra parte del mundo. Esta diversidad de ecosistemas costeros se debe a características geográficas, climáticas y topográficas propias de la región. Por ello la marcada diferencia entre ambientes de alta energía situados en el Océano Pacífico y ambientes protegidos en el Golfo de California. Unido a esto consideremos un grado todavía moderado de explotación humana y tendremos

modelos excepcionales de estudio: ecosistemas arrecifales coralinos y rocosos, sistemas submareales rocosos asociados a bosques de macroalgas, lagunas costeras y manglares, que han sido escenarios para la recolección o censos de organismos, el registro de parámetros físico-químicos (temperatura, salinidad, clorofila, nutrientes) y ensayos *in situ* con organismos móviles.

Contar con información que permita mejorar el entendimiento de la relación entre biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas es importante para analizar procesos naturales, determinar beneficios y costos ambientales, y pronosticar la respuesta de los ecosistemas ante variaciones climáticas y presión antropogénica. Esta información biológica al interactuar con otras disciplinas (*p. ej.* administración, economía), debe funcionar como marco de referencia para proponer medidas de manejo en materia de biodiversidad tal y como lo sugieren distintos instrumentos y convenios internacionales. En nuestro país, múltiples dependencias federales y estatales, organizaciones no gubernamentales, universidades y centros públicos de investigación llevan a cabo estudios sobre biodiversidad.

Es así como el CIBNOR, en su carácter de centro público CONACYT, produce e integra conocimientos científicos sobre impactos ambientales y antropogénicos y prepara recursos humanos especializados en manejo y conservación de recursos naturales. El proyecto SEP-CONACYT 83339, así como otros proyectos asociados a la Línea Estratégica CIBNOR EP3 *Variabilidad y vulnerabilidad de ecosistemas marinos del noroeste mexicano*, apoyaron la generación de recursos humanos para alcanzar diferentes grados académicos. Sus aportaciones, que exhiben la frescura y energía de jóvenes comprometidos con su investigación, se vieron enriquecidas con la experiencia de sus comités tutoriales conformados por científicos nacionales e internacionales, fortaleciendo las redes de cooperación y la línea de investigación en CIBNOR.

El presente libro, resultado y muestra de lo arriba expuesto, está constituido por veinticinco capítulos organizados en dos partes que en conjunto ofrecen conocimiento científico y teórico sobre la diversidad de especies y su vulnerabilidad ante algunos eventos ambientales e impactos antropogénicos. En la primera parte, se exploran mediciones de biodiversidad en sistemas costeros empleando técnicas moleculares (genética) y métodos tradicionales (taxonomía, índices de variación y relaciones tróficas). Las técnicas moleculares aquí presentadas sirven para monitorear mareas rojas (proliferación de microalgas tóxicas) y sus efectos en mariscos dirigidos a consumo humano y con importancia económica para la región. También se utilizaron técnicas moleculares para estudiar las relaciones de parentesco entre especies de peces, bajo el fundamento de que este ensamblaje de especies es un modelo que aporta pistas sobre la evolución de la vida.

Ante la necesidad de cuantificar la biodiversidad y compararla temporal (épocas del año) y espacialmente (tipos de ecosistema), los Capítulos 6, 7 y 8 abordan la composición y la estructura de comunidades productoras primarias, es decir, productoras de oxígeno: el fitoplancton y las macroalgas mientras que los Capítulos 9 y 10 tratan sobre organismos depredadores de arrecifes de coral. Estos estudios permiten conocer qué especies están presentes, qué patrones exhiben y qué factores influyen en su distribución (temperatura, nutrientes, etc.). Para comprender como es la circulación de nutrientes y energía en algunos sistemas acuáticos, se realizaron análisis tróficos con moluscos y peces.

La segunda parte del libro trata sobre la comprensión del rol de la biodiversidad en el funcionamiento de diversos ecosistemas costeros y su vulnerabilidad considerando la influencia ambiental y/o antropogénica. Así, tenemos como agentes de cambio: el encallamiento de un buque, el paso del huracán Juliette, los florecimientos algales, la instauración de arrecifes artificiales, la extracción de peces de ornato y la pesca comercial. Los Capítulos 17, 18, 19 y 21 tocan

temas como la situación específica de algunos recursos en arrecifes rocosos y coralinos tras el impacto del huracán; la relación entre productores de oxígeno y nutrientes generados por actividad humana en las costas y las necesidades futuras de investigación. También se ha integrado un estudio de caso para examinar los cambios en la comunidad de peces a través de comparaciones espaciales y temporales en tres sitios con diferente grado de impacto humano (Capítulo 22).

En los últimos años, la explotación de recursos se ha intensificado incidiendo en la biodiversidad de los ecosistemas. Los dos capítulos finales presentan algunas aplicaciones que ya integran conocimientos previos en materia de biodiversidad e impactos, en este caso, producidos por la actividad pesquera. En primera instancia, se propone un índice que expresa la fragilidad ecológica de los ecosistemas bentónicos ante la pesca de arrastre. A continuación, la certificación, una herramienta de manejo pesquero reconocida internacionalmente cuyo objetivo es fomentar la pesca sustentable y el menor daño ambiental.

Suele aceptarse que sin investigación científica sobre la diversidad, que sin generar el conocimiento que permita comprender mejor la vulnerabilidad de los ecosistemas y, por ende, articular aproximaciones adecuadas e integrales a los mismos, toda explotación sustentable y la conservación misma serían inviables en el corto o mediano plazo. Es por ello que un libro como el presente, que comunica la investigación recientemente generada en el CIBNOR sobre esta temática, contribuirá a elucidar la respuesta de ecosistemas particulares ante el creciente aumento de la presión generada por las variaciones climáticas y el desarrollo humano.

Consideramos, pues, que el libro ha de ser de interés para todo aquél preocupado —y ocupado— en conocer, aprovechar y conservar la elevada biodiversidad costera de Baja California Sur.

Tutores participantes

Línea estratégica EP.3 CIBNOR y Proyecto SEP-CONACYT 83339

Bertha O. Arredondo Vega

Investigador Titular A del CIBNOR, trabaja el tema de metabolismo de ácidos grasos en fitoplancton marino y el papel que desempeñan como biomarcadores de cadena trófica (FATM, por sus siglas en inglés) en ecosistemas marinos costeros.
kitty04@cibnor.mx

Eduardo F. Balart Páez

Es biólogo por la Universidad Católica de Valparaíso, Maestro por la Universidad de Kyoto, y Doctor en Ciencias por la Universidad Autónoma de Nuevo León. Su interés se ha centrado en el estudio de la biodiversidad, sistemática y ecología de los peces asociados a manglares, arrecifes, plataforma y talud continental; evaluación y biología de recursos pesqueros potenciales; así como en la ecología y restauración de arrecifes. Es autor de 60 publicaciones y en total ha dirigido 26 tesis de licenciatura hasta doctorado. Actualmente es Investigador Titular en el Programa de Ecología Pesquera, Curador de la Colección Ictiológica, y responsable del Laboratorio de Necton y Ecología de Arrecifes del CIBNOR. Es miembro del SNI Nivel I.
ebalart04@cibnor.mx

Liliana Hernández Olalde

Es Bióloga Marina (UABCS-2000), con Maestría en Manejo de Recursos Marinos (2003) y Doctorado en Ciencias Marinas (2008) otorgados por el CICIMAR-IPN; Estancia Posdoctoral CIBNOR (2011). Es candidata del SNI. Su investigación se enfoca en la reproducción de animales marinos, especialmente peces: determinación del sexo, maduración gonádica, comportamiento reproductivo y cuidado parental. Ha participado en diversos proyectos de investigación, publicado artículos en revistas especializadas y presentado trabajos en congresos nacionales e internacionales. Ha dirigido y participado en tesis de licenciatura y posgrado. En el programa de licenciatura (Biología Marina-UABCS) ha impartido cursos sobre biología celular y reproducción.
lilianah@uabcs.mx

Norma Y. Hernández Saavedra

Es Bióloga egresada de la FES Iztacala (UNAM). Estudio la Maestría en Ecología Marina en el CICIMAR (IPN) y el Doctorado en uso, manejo y preservación de los recursos naturales, con especialidad en Biotecnología, en el CIBNOR. Ha realizado estancias de investigación en Universidad de Oviedo, España y en el IGBMC (Université Louis Pasteur), en Francia. Es miembro del SNI Nivel II e Investigador Titular en el CIBNOR, donde imparte cátedra en Microbiología, Biología Molecular y Celular e Ingeniería Genética. Sus intereses de investigación son la biotecnología y la aplicación de técnicas moleculares para el aprovechamiento y manejo de recursos naturales. Sus proyectos han sido financiados por diversas fuentes, resultando en la publicación de artículos en revistas internacionales indexadas y en la formación de recursos humanos de nivel licenciatura, maestría y doctorado.

nhernan04@cibnor.mx

Salvador E. Lluch-Cota

Es Biólogo Marino por la UABCS, Maestro en Ciencias por el CICIMAR-IPN y Doctor en Ciencias por el CIBNOR. Se ha desempeñado como coordinador de varios proyectos de investigación en las áreas de variabilidad climática y sus efectos en recursos marinos. Cuenta con más de 25 publicaciones científicas internacionales, diversos capítulos de libro e informes técnicos. Ha dirigido cinco tesis de Licenciatura, cuatro de Maestría y cuatro de Doctorado. En 2007 fue acreedor del Premio Nacional de Ciencia en la categoría Científico Joven. Es miembro fundador de la Sociedad Mexicana de Pesquerías e integrante del SNI Nivel II.

slluch@cibnor.mx

Alejandra Piñón Gimete

Realizó estudios de posgrado en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Durante el doctorado trabajó con florecimientos macroalgales y su relación con nutrientes de tipo antropogénico en lagunas costeras del estado de Sinaloa. Ha participado en varios proyectos y comités tutoriales como investigador asociado en el CIBNOR. Actualmente, se encuentra en el segundo año de estancia posdoctoral en el mismo centro, bajo la dirección de la Dra. Elisa Serviere, desarrollando investigación sobre florecimientos macroalgales de la Bahía de La Paz. Es Candidata del SNI.

apinon@cibnor.mx

Elisa Serviere Zaragoza

Realizó estudios de licenciatura, maestría y doctorado en la Facultad de Ciencias de la UNAM, en la línea de Botánica Marina. Trabajó como Profesor Asociado en el Laboratorio de Ficología de la Facultad de Ciencias, UNAM, y actualmente es Investigador Titular del CIBNOR y miembro del SNI Nivel II. Sus líneas de investigación son Ecología Marina y Ecología Trófica. Cuenta con 48 publicaciones, 7 capítulos de libro y un Catálogo Onomástico (Nomenclátor) de las algas bentónicas marinas de México. Ha participado en la formación de alumnos de licenciatura (12) y de posgrado (14). Desde 2009, es Directora de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del CIBNOR.
serviere04@cibnor.mx



De izquierda a derecha: Eduardo F. Balart Páez, Elisa Serviere Zaragoza, Norma Y. Hernández Saavedra, Salvador E. Lluch-Cota y Liliana Hernández Olalde

Formación de recursos humanos.

Capítulo	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Grado	D	D	D	D	D	D	M	L	L	L	L	M	L	L	M	L	L	P	M	L	L	D	M	M	D
Estatus	c	c	c	c	t	c	t	t	t	t	c	t	t	t	c	c	t	c	t	c	c	c	t	t	t
Bertha O. Arredondo Vega											d														
Eduardo F. Balart Páez				d	d			d	d	d	d				a		a	d	d		d	a			
Liliana Hernández Olalde*																d					d				
Norma Y. Hernández Saavedra			d	d	d																				
Salvador E. Lluch Cota						a				a					d	a				a	d	d	d	d	d
Alejandra Piñón Gimate*												a					a								
Elisa Serviere Zaragoza								d	d				d	d	a		d	d			a				
Tutores en CIBNOR**	3	3	4	1	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Tutores externos	1	1	3	4	1	2	1	2	1	2	1	1	1	3	0	1	0	0	1	1	0	2	2	1	3

* = Investigadores posdoctorantes del proyecto; ** = no incluye a los investigadores del proyecto; L = licenciatura; M = maestría; D = doctorado; P = posdoctorado; c = tesis en curso; t = tesis terminada; d = director de tesis; a = asesor de tesis.

Capítulo 4

Asincronía en la
especiación asociada
con el levantamiento
del Istmo de Panamá:
el caso de los
haemúlidos

J o s e
T a v e r a

CIBNOR
Becario CONACYT 213311

Resumen

Las especies hermanas separadas por el Istmo de Panamá han sido ampliamente usadas para calibrar temporalmente las tasas de evolución, asumiendo que el aislamiento ocurrió casi de manera simultánea. La familia Haemulidae presenta una distribución geográfica amplia lo que deriva en un alto potencial para probar esta hipótesis. Las relaciones filogenéticas basadas en los métodos Bayesianos y de Máxima Verosimilitud fueron evaluados mediante tres genes mitocondriales y dos nucleares. De los siete pares originalmente propuestos como hermanos por Jordan (1908), los datos moleculares y los diferentes métodos de reconstrucción filogenética solo recuperaron consistentemente cuatro pares, los cuales no presentaron una divergencia sincrónica asociada con el levantamiento final del Istmo de Panamá. Las condiciones cambiantes durante este evento geológico pudieron haber tenido efectos diferenciales sobre los requerimientos ecológicos de diversos haemúlidos, causando asincronía en los tiempos de especiación.

Palabras clave: Haemulidae, especiación, evolución, filogenia, Istmo de Panamá

Asynchrony in speciation associated with the rise of the Panama Isthmus: haemulids case study

Abstract

Sister species separated by the Isthmus of Panama have been widely used to time calibrate rates of evolution, based on the assumption that isolation occurred simultaneously. The family Haemulidae has a broad geographic distribution resulting in a unique potential for this hypothesis testing. Phylogenetic relationships based on Bayesian and Maximum likelihood methods were evaluated with three mitochondrial and two nuclear genes. From the seven putative geminate pairs proposed by Jordan (1908), molecular data and different phylogenetic reconstruction methods consistently recovered only four; yet our data did not support a contemporaneous divergence associated with the final closure of the Panamanian isthmus. The varying conditions during this active geological process may have had differential effects upon the ecological requirements of the different grunt species, causing the asynchrony in the speciation times.

Keywords: Haemulidae, speciation, evolution, phylogeny, Panamanian Isthmus

Introducción

El levantamiento del Istmo de Panamá ha sido un extenso y complejo proceso ocurrido en los últimos 15 millones de años (Ma), con consecuencias fundamentales sobre la circulación global, patrones climáticos, biogeografía, ecología y evolución de la fauna terrestre y marina (Stehli & Webb, 1985); consolidando uno de los eventos vicariantes de mayor importancia en la diversificación de especies del continente Americano. Este evento ha sido motivo de hipótesis, teorías y conclusiones acerca de la estrecha afinidad existente entre faunas marinas a cada lado de la placa continental. Sin embargo, sus efectos pudieron haber afectado de manera heterogénea a cada taxón dependiendo de su ecología y su historia de vida (Coates & Obando, 1996). La conexión existente entre el Atlántico Occidental y el Pacífico Oriental se cerró definitivamente durante el Plioceno temprano aproximadamente hace 3.5 Ma (Duque-Caro, 1990). La emergencia completa del Istmo fue la culminación de una extensa historia geológica que involucró el crecimiento y migración del arco volcánico centroamericano, en la unión de las placas del Caribe y la del Pacífico y su coalición con Sur América (Coates & Obando, 1996).

Para probar la hipótesis del aislamiento simultáneo ocasionado por el cierre definitivo del paso marino entre el Atlántico Occidental y el Pacífico Oriental la familia Haemulidae fue considerada como modelo. Esta familia constituida por 17 géneros y aproximadamente 150 especies se distribuye circuntropicalmente en los océanos Atlántico, Índico y Pacífico (Nelson, 2006). En América 11 de 13 géneros y 40 especies se encuentran habitando el Pacífico Oriental y 7 géneros y 28 especies se restringen al Atlántico Occidental, con una sola especie aparentemente compartida entre ambas cuencas. Los haemúlidos habitan principalmente ambientes marinos y estuarinos, aunque algunas especies están presentes en agua dulce. Los haemúlidos son un recurso íctico importante en las capturas de las pesquerías ribereñas en todo el margen tropical y subtropical de las dos costas de América (Froese & Pauly, 2011).

Debido a su distribución geográfica, los haemúlidos son un grupo con elevado potencial para estudios biogeográficos, ya que presenta especies distribuidas en islas exclusivamente oceánicas con congéneres ligados estrictamente a ambientes costeros. También está conformada por poblaciones disjuntas separadas por eventos vicariantes, como la apertura del Golfo de California, la barrera física ocasionada por la desembocadura del río Amazonas y el levantamiento del Istmo de Panamá. A este último evento Jordan (1908) atribuyó la formación de siete pares de haemúlidos como posibles especies hermanas. Es por esto que mediante el uso de datos moleculares se pretende corroborar la existencia de estos siete pares putativos de especies hermanas, previamente sugeridas debido a su similitud morfológica y de coloración, y a la vez relacionar los respectivos procesos de especiación con la temporalidad del levantamiento del Istmo de Panamá.

Material y métodos

La colecta de especies se realizó en diferentes campos pesqueros, mercados y en salidas de campo. La cantidad de ejemplares muestreados por especie fluctuó entre 2-15 individuos por especie. Un pedazo de músculo o de aleta fue preservado en etanol al 96% para la extracción de ADN. La identificación de las especies se realizó mediante las claves existentes para la familia, así como bibliografía especializada (Courtenay & Walter, 1961; Cervigón, 1993; Allen & Robertson, 1994; McKay & Schnider, 1995; Hoese *et al.*, 1998; Chirichigno & Cornejo 2001; Lindeman & Toxey, 2003).

La extracción de ADN se efectuó mediante la digestión de 250 mg de músculo y proteinasa K en un amortiguador de rompimiento (10 mM Tris, 400 mM NaCl, 2 mM EDTA, 1% SDS), la solución se dejó incubando durante 18 horas a 55 °C. Posteriormente, se realizó la purificación del ADN con cloroformo y precipitación en alcohol (Sambrook & Russell, 2001). Las relaciones moleculares de los haemúlidos se basaron en los marcadores mitocondriales Citocromo Oxidasa I (COI), Citocromo *b* (CYTB) y gen ribosomal 16S (*r16S*); y los genes nucleares: gen activante de la recombinación 2 (RAG2) y el primer intrón del gen ribosomal S7. Las secuencias de ADN del CYB, COI, S7 y RAG2 han sido usadas

previamente para explorar las relaciones filogenéticas de los géneros *Anisotremus* y *Haemulon* (Bernardi & Lape, 2005; Bernardi *et al.*, 2008; Rocha *et al.*, 2008).

Todas las reacciones de PCR (*Polymerase Chain Reaction* por sus siglas en inglés) fueron a partir de un volumen total de 13 μ L conteniendo 0.5 μ L de ADN purificado, 0.625 μ L de cada iniciador a una concentración de 20 μ M (forward-reverse) y 11.25 μ L de Thermo Scientific 1.1x PCR Master Mix (2.5 mM MgCl₂). Para la amplificación se usaron iniciadores universales y para algunas especies fue necesario diseñarlos. Las secuencias y los autores pueden verse en la Tabla 1. Los programas de amplificación siguieron los siguientes pasos: desnaturalización inicial de 1 a 3 min; 30-35 ciclos a 94 °C por 45 s, seguidos de 45 s a una temperatura de alineamiento de entre 52–56 °C (dependiendo del locus) y 60 s a 72 °C con una extensión final de 3 min a 72 °C. Las secuencias nucleotídicas fueron obtenidas en dirección *forward* en el secuenciador automático ABI 3100 (Applied Biosystems, Foster City, CA). Las secuencias fueron editadas con el programa Geneious v5.0 (Biomatters) y alineadas con la función MAFFT (Katoh *et al.*, 2002) En el caso de los marcadores nucleares, los individuos heterocigotos fueron codificados de acuerdo a los códigos de ambigüedad de la IUPAC.

Tabla 1. Iniciadores usados para amplificar las regiones mitocondriales y nucleares de los haemúlidos.

Gen	Cebador	Secuencia 5' - 3'	Referencia
r16S	16SAR	CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT	Palumbi, 1996
	16SBR	CCG GTC TGA ACT CAG ATC ACG	
	CO1_VF2T1	TCA ACC AAC CAC AAA GAC ATT GGC AC	Ward <i>et al.</i> , 2005
COI	CO1_VR1dT1	TAG ACT TCT GGG TGG CCR AAR AAY CA	Ivanova <i>et al.</i> , 2006
	Gludgl	TGA CTT GAA RAA CCA YCG TTG	Palumbi <i>et al.</i> , 1991
CytB	CB3H	GAA TGA TAY TTC CTA TTT GCC	Este estudio
	Hae_Gludgl	GAY GCA YTA RTY GAY CTY CCR GC	
	Hae_CB3H	GGG TCY CCI ARI ARR TTI GG	Lovejoy, 1999
	RAG2-F1	GAG GGC CAT CTC CTT CTC CAA	
RAG2	RAG2-R3	GAT GGC CTT CCC TCT GTG GGT AC	Este estudio
	RAG2_HaeFw	CTY GAY CCY TAT GAT GGG C	
	RAG2_HaeRv	TCT GTG GGT ACA CCA AGT A	
S7	S7RPEX1F	TGG CCT CTT CCT TGG CCG TC	Chow & Hazama, 1998
	S7RPEX2R	AAC TCG TCT GGC TTT TCG CC	

Con el programa jModelTest 0.1.1 (Posada, 2008) se determinó el modelo de sustitución mejor ajustado a los datos de cada gen. Los criterios de información para seleccionar el modelo fueron el Bayesiano y el corregido de Akaike. Los análisis fueron realizados de manera independiente para cada gen y en una matriz concatenada con una serie de particiones (por gen, mitocondrial-nuclear, estructura secundaria para el rARN y para los genes codificantes la posición del codón). En el modelo determinado por jModelTest se incorporaron los valores: proporción de sitios invariables, la distribución gamma y la proporción de cada base de aminoácidos para alimentar la información usada en los programas GARLI v2.0 (Zwickl, 2006), RAXML-GUI 0.93 (Stamatakis, 2006) y Mr Bayes v3.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). Para GARLI se realizaron 5 corridas independientes usando los valores obtenidos en el jModelTest con el criterio de detención automática, permitiendo que estos valores sean re-estimados durante la ejecución y terminando la búsqueda cuando el valor de $-\ln$ de verosimilitud permanece constante por mas de 20,000 generaciones consecutivas, se conservó el árbol que maximice este valor para cada corrida.

El soporte fue evaluado con 100 replicas bootstrap. Fue empleado el árbol seleccionado a partir de cada corrida usando la rutina SumTrees de DendroPy 3.7.0 (Sukumaran & Holder, 2010). El programa RAXML fue ejecutado 5 veces independientemente con 500 procedimientos bootstrap. La regla de mayoría se usó para calcular el consenso con el programa Phyutility 2.2 (Smith & Dunn, 2008). La inferencia bayesiana se exploró con el programa Mr.Bayes 3.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) ajustando probabilidades *a priori* en el modelo evolutivo sugerido por jModelTest permitiendo que los valores sean recalculados en la corrida. Cuatro cadenas de Markov muestrearon la superficie del espacio de probabilidad en dos corridas simultáneas pero independientes usando dos árboles tomados al azar como inicio para la exploración. El número de generaciones de muestreo fluctuó dependiendo de la convergencia de las cadenas (frecuencia de muestreo 100 generaciones). Las dos corridas fueron combinadas y el 25% de los árboles iniciales fueron descartados. Para evaluar que la corrida fuera representativa del espacio de probabilidad posterior de todos los parámetros del modelo, se usó el tamaño efectivo de muestreo, estadístico obtenido con el programa Tracer 1.5 (Drummond & Rambaut, 2007).

El método Bayesiano de coalescencia multiespecífico y multilocus (*BEAST) fue también empleado, ya que ha sido demostrado de manera teórica y empírica que tiene un mejor desempeño que los métodos de análisis concatenados (Heled & Drummond, 2010). Este método estima simultáneamente múltiples árboles de genes embebidos en un árbol compartido de especies, especificando las relaciones ancestrales (topología) a la vez que los tiempos de divergencia entre los linajes. La prueba denominada *Likelihood Ratio Test* (LRT), implementada en el programa PAUP, fue usada para probar la hipótesis nula de que los datos evolucionan conforme al modelo del reloj molecular estricto. Para la comparación de los diferentes escenarios de divergencia temporal se planteó como hipótesis nula que todos los pares de especies putativamente transístmicos (Jordan, 1908; Lessios, 2008), recuperados mediante los análisis filogenéticos, fueran contemporáneos. Con el fin de poner a prueba esta hipótesis el programa BEAST v1.6.1 (Drummond & Rambaut, 2007) fue empleado para calcular un árbol relativo al tiempo. El árbol semilla fue preparado en el programa Treedit (Rambaut & Charleston, 2002), a partir del filograma obtenido en Mr.Bayes, haciéndolo ultramétrico mediante la transformación no-paramétrica de suavizado de tasa (NPRS) (Sanderson, 1997).

El modelo de evolución para el árbol siguió el proceso de origen de especies de Yule y el reloj molecular fue estimado mediante un modelo relajado con distribución log normal {Drummond, 2006 #350}(Drummond *et al.*, 2006). El tamaño de las cadenas fue de 10 millones de generaciones con los parámetros muestreados cada 1,000. Las estadísticas de convergencia fueron monitoreadas en Tracer v1.5. TreeAnnotator v1.5.4 (Rambaut & Drummond, 2007) para obtener el árbol de máxima credibilidad a partir de los 10,000 árboles después de descartar 25% de la fase de calentamiento. Para comparar los valores del tiempo de divergencia de cada nodo que une a los diferentes pares de especies hermanas, éste valor fue extraído de todos los árboles incluidos en la probabilidad posterior de la corrida y los valores fueron comparados entre sí. Alternativamente, el/ los nodos mas recientes entre los pares transístmicos fueron calibrados usando una distribución normal con media de 3.2 ± 0.25 de desviación estándar, de esta manera el 95 % del intervalo de confianza corresponde a los limites superior e inferior en millones de años calculada para el cierre final del Istmo de Panamá (Duque-Caro, 1990; Coates & Obando, 1996; Sanderson, 1997).

Resultados

De los siete pares putativos propuestos por Jordan (1908), solo se recuperaron cuatro: *Anisotremus interruptus* - *A. surinamensis*, *A. taeniatus* - *A. virginicus*, *Conodon nobilis* - *C. serrifer* y *Haemulon steindachneri* Pacífico - *H. steindachneri* Atlántico. El par de especies *Pomadasys branickii* - *P. Crocro* fue recuperado en este trabajo, sin embargo la falta de datos pertenecientes a la especie *P. bayanus*, una especie morfológica y ecológicamente muy similar a *P. crocro* evita que se pueda corroborar a este como un verdadero par de especies hermanas, separadas por el levantamiento del Istmo de Panamá. Otros pares como *Haemulon scudderi* - *H. parra* y *H. sexfasciatum* - *H. album*, no fueron recuperados como especies hermanas en este estudio y su similitud se debe más a convergencia morfológica que a una relación ancestro descendiente como se demuestra en este estudio (Figura 1) y en el de Rocha *et al.* (2008).

Todos los análisis encuentran clados monofiléticamente recíprocos en los cuatro (*bona fide*) pares de especies geminadas aunque la magnitud de la divergencia genética (*p. ej.* distancia genética corregida) con los cinco genes, es inconsistente con un aislamiento simultáneo (Tabla 2; Figuras 1 y 2). Estas diferencias pueden asociarse con las hipótesis: 1) tiempo de divergencia entre las especies hermanas y 2) tasas diferenciales de sustitución nucleotídica entre los linajes. El árbol calibrado (*p. ej.* relativo al tiempo) mediante el programa BEAST permite concluir que las tasas son similares entre los cuatro pares, favoreciendo la primera hipótesis, donde la divergencia no ocurre de manera simultánea, a pesar de que se observa un traslape en los intervalos de credibilidad de los nodos de las respectivas especies hermanas (IC) al 95%. En el 69% de los árboles el tiempo del ancestro común más reciente (tACMR) del par *A. taeniatus* + *A. virginicus* fue mayor que el de *A. interruptus* + *A. surinamensis* con un valor de Ln factor Bayes de 0.839; entre el 99-98% de los árboles el tACMR del par de especies de *Haemulon* fue mayor que cualquiera de los dos pares de *Anisotremus* (Ln BF 4.88-3.86); y en el 98% de las ocasiones el tACMR de *Conodon* fue mayor al de *Haemulon* con Ln BF = 3.87. A pesar del traslape del IC de los nodos del tACMR, en todos, menos entre los pares de *Anisotremus*, los tiempos de divergencia fueron diferentes (Figura 2).

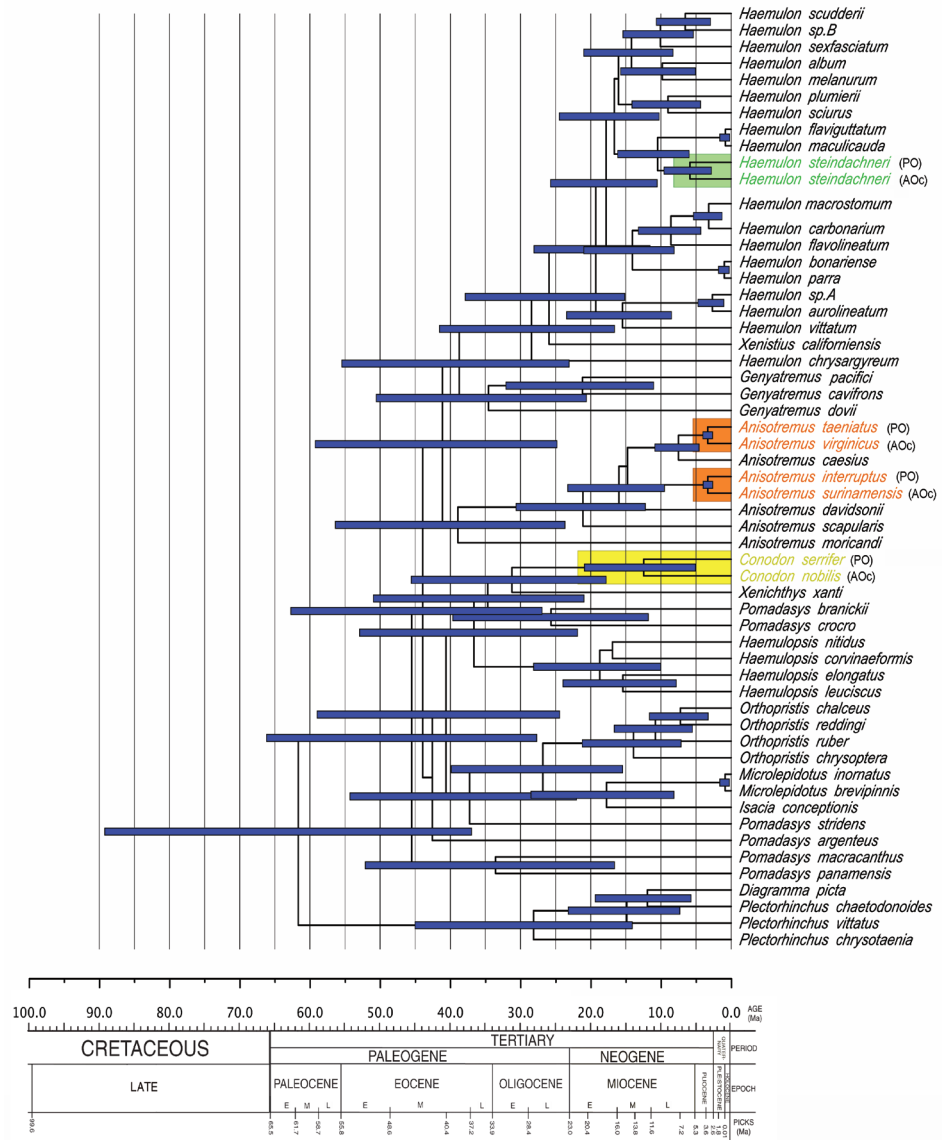


Figura 1. Árbol filogenético calibrado en el tiempo, inferido a partir de la matriz concatenada de 5 genes, obtenido mediante el programa BEAST v1.6.2. Los pares de especies hermanas recuperadas se encuentran resaltadas con diferentes colores. El ámbito de distribución de las especies geminadas fue rotulado: Pacífico Oriental (PO) y Atlántico Occidental (AOc).

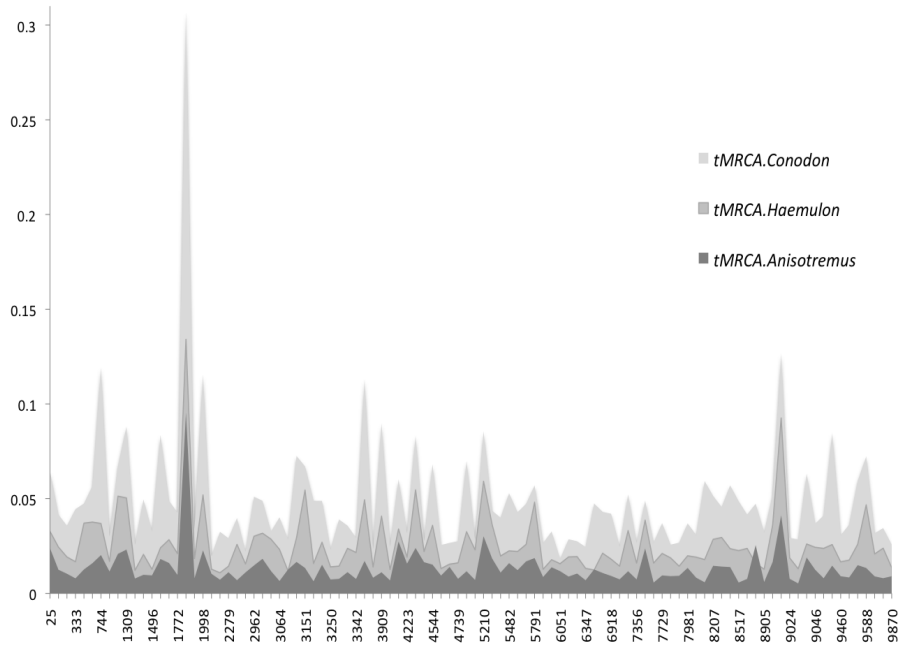


Figura 2. 100 muestras aleatorias del valor del tACMR de los tres pares de nodos, extraídos a partir de la distribución posterior de los 10,000 árboles obtenidos en BEAST v 1.6.2. Los nodos usados corresponden a los pares (*A. surinamensis* + *A. interruptus*, *C. nobilis* + *C. serrifer*, *H. steindachneri* Pacífico Oriental + *H. steindachneri* Atlántico Occidental).

Tabla 2. Distancia genética corregida de los cinco genes usados entre las especies geminadas de la familia Haemulidae. C = distancia genética corregida combinada. Para *H. steindachneri*: PO = Pacífico Oriental; AOc = Atlántico Occidental.

	CYB	COI	16S	S7	RAG2	C
<i>A. surinamensis</i> – <i>A. interruptus</i>	0.02260	0.02188	0.00366	0.00453	0.00304	0.01282
<i>A. taeniatus</i> – <i>A. virginicus</i>	0.03159	0.01775	0.00550	0.001954	0.00610	0.01576
<i>C. nobilis</i> – <i>C. serrifer</i>	0.09830	0.10341	0.02423	0.001617	0.00608	0.05615
<i>H. steindachneri</i> (PO)–(AOc)	0.05509	0.07234	0.01480	0.003124	0.00151	0.03449

Discusión

Comprobar la existencia de verdaderas especies hermanas es fundamental para relacionar su origen con el levantamiento del Istmo de Panamá y así llegar a las conclusiones acerca de la temporalidad de su separación. En caso de seleccionar erróneamente estos pares o no incluir en el estudio un adecuado muestreo de especies se pueden sobreestimar los valores de divergencia. En estudios previos, se han observado diferentes niveles de divergencia genética entre múltiples pares de especies transísmicas, como en camarones (Knowlton *et al.*, 1993; Knowlton & Weigt, 1998), bivalvos (Marko, 2002) y ahora haemúlidos. Tres diferentes estados de divergencia fueron identificados para las especies de roncós transísmicos, tanto en el método de concatenación como en el de coalescencia. Existen muchos procesos que pueden resultar en asincronía en la divergencia entre especies transísmicas (Lessios, 1998). A pesar de que esta variación puede ser aleatoria, las diferencias ecológicas entre los pares más divergentes pudiera indicar algún patrón relacionado con la ecología de las especies. Sin embargo, no se puede descartar que las extinciones tienen un efecto importante en la magnitud de divergencia observada y por lo tanto, en las conclusiones acerca de los patrones biogeográficos (Vermeij, 1991; Cunningham & Collins, 1998); la hipótesis de la extinción no fue probada en este estudio.

De acuerdo con Knowlton & Weigt (1998), las especies asociadas con manglares, aguas turbias costeras o ambientes intersticiales son las más adecuadas para la estimación de la divergencia molecular, ya que estos hábitats fueron los últimos en separarse durante el levantamiento del Istmo de Panamá. Este supuesto no se cumple en los haemúlidos donde los valores altos de divergencia en el par de especies de *Conodon*, mientras que las especies de *Anisotremus*, exhiben los menores valores. Las preferencias ecológicas de las especies pertenecientes a los cuatro pares de especies transísmicas encontrados en este estudio, difieren notablemente. Las especies del género *Conodon* se encuentran asociadas a aguas turbias costeras y fondos blandos, e incluso en algunas zonas de manglar; los dos pares de especies del género *Anisotremus* se pueden asociar con ambientes de fondos arrecifales bien sea coralinos o rocosos. El par *A. virginicus* - *A. taeniatus* presenta una marcada preferencia por ambientes de aguas claras.

Las especies del género *Haemulon* habitan preferencialmente los fondos duros con tendencia a ambientes turbios. Estas preferencias, dominantes en el Atlántico Occidental, evitaron que las especies de *Anisotremus* colonizaran y se adaptaran al Pacífico Oriental donde los arrecifes son escasos. Las diferencias en los valores de divergencia sugieren que el aislamiento, en al menos dos pares (*p. ej. Conodon, Haemulon*), ocurrió mucho antes del cierre del Istmo de Panamá. La mayoría de los estudios para estimar la constancia en la tasa de evolución molecular asumen que los pares de especies hermanas transistmicas se separaron, de manera casi simultánea, por la suspensión en la conexión existente entre el Caribe y el Pacífico Oriental (Collins, 1996) al emerger completamente el subcontinente centroamericano.

Duque-Caro (1990) plantea un modelo sobre la evolución paleoceanográfica y paleobiogeográfica del Istmo de Panamá basado en evidencias estratigráficas y bioestratigráficas de foraminíferos. Según el autor, antes del Mioceno medio (aproximadamente 16 Ma), imperaron condiciones oceánicas profundas bien aireadas, asociadas con una circulación libre y activa a lo largo de los márgenes continentales del noroccidente suramericano. Durante el Hiato Mioceno NH2 (16.1 a 15.1 Ma) y como consecuencia de las perturbaciones tectónicas que causaron el levantamiento inicial del Istmo de Panamá, ocurrieron cambios regionales en la circulación de fondo y en la sedimentación, reconocibles en las costas pacíficas y caribeñas del norte suramericano. Las condiciones resultantes, tales como aguas ricas en nutrientes orgánicos y bajas en oxígeno, calentamiento general de las aguas de superficie ecuatoriales, continuaron durante la mayor parte del Mioceno medio.

El periodo comprendido entre 14.8 a 12.8 Ma, marco el final de una sedimentación principalmente pelágica, de abisal a batial inferior en la región y marco el inicio de la colisión entre el sur del arco Centroamericano con Sudamérica (Coates & Obando, 1996). Posterior a este periodo, una secuencia de rocas señalan una decremento en la profundidad, pasando de fondos batiales a neríticos ocurrida entre 12.8 a 9.5 Ma. Este periodo coincide con el valor estimado, 12.5 (5.1-20.9 Ma), para la divergencia de las dos formas de *Conodon*. Es probable

que el ancestro común de las dos especies actuales no hubiera podido superar la barrera que representaban las aguas oceánicas y profundas, comunes hasta este periodo. Las especies actuales de *Conodon* son habitantes de fondos someros, principalmente de sustratos blandos en aguas neríticas de la plataforma continental, sin presencia en áreas insulares oceánicas (Cervigón, 1993; McKay & Schneider, 1995; Lindeman & Toxey, 2003).

Posteriormente, entre 12.9 a 11.8 millones de años, todavía Mioceno medio, ocurre la primera emergencia parcial del istmo panameño y sobreviene la primera interrupción parcial del flujo Atlántico-Pacífico. Además, se clausura la conexión de aguas intermedias y se inicia la fuerte arremetida de la corriente fría de California, acompañada de un descenso en el nivel del mar. De acuerdo con Duque-Caro (1990), hacia el Mioceno medio a tardío (11.8 a 7 Ma) se reabre la conexión somera pero sigue fuertemente interrumpida por la presencia de la corriente fría de California. Los fondos son de condiciones anóxicas con caídas y subidas del nivel del mar. La fuerte influencia de la corriente fría de California además de los fondos anóxicos pudieron haber operado como barreras físicas para muchos peces costeros, entre ellos los haemúlidos, impidiendo el intercambio genético entre ambas cuencas a pesar de los pasajes abiertos.

En el Mioceno tardío (7 a 6.3 Ma), sucede un levantamiento a profundidades de más de 150 m y se restringe la conexión de aguas someras. También se restableció el intercambio de aguas cálidas del Caribe hacia el Pacífico, cesando así la influencia de la corriente fría de California, lo que a su vez llevó a la colmatación rápida y a un descenso progresivo de las profundidades de las cuencas costeras. Es quizá durante este periodo donde el ancestro de las especies de *Haemulon steindachneri* cuyas afinidades son principalmente tropicales hubiera podido cruzar el emergente Istmo. La fecha estimada para el evento de divergencia es de 5.9 (2.8-9.6 Ma). Entre el Mioceno tardío al Plioceno temprano (6.3 a 3.7 Ma) ocurre una restricción del pasaje somero Atlántico-Pacífico, con fondos anóxicos y de nuevo un aumento en el nivel del mar. Lo cual pudo haber de nuevo actuado como barrera para el intercambio genético.

Por último, durante el Plioceno temprano (3.7 a 3.1 Ma) es cuando el levantamiento y emergencia del Istmo de Panamá se completa cerrando totalmente el pasaje de aguas someras entre el Atlántico Occidental y el Pacífico Oriental. Esta clausura pudo haber ocasionado la final divergencia en los dos pares transísmicos del género *Anisotremus*. En la actualidad las especies del género *Anisotremus* junto con *Orthopristis* son los únicos miembros de la familia Haemulidae que en el Nuevo Mundo están presentes en Islas con condiciones oceánicas (Cervigón, 1993; Allen & Robertson, 1994; McKay & Schnider, 1995; Lindeman & Toxey, 2003). ¿Porqué estas especies no pudieron franquear las barreras que si superaron otros miembros de la familia cuya distribución actual no supone un alto poder de dispersión? Es aún una incógnita que merece futura investigación.

Referencias

- Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1994. *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. University of Hawaii Press, Honolulu, 312.
- Bernardi, G., Y.R. Alva-Campbell, J.L. Gasparini & S.R. Floeter. 2008. Molecular ecology, speciation, and evolution of the reef fish genus *Anisotremus*. *Mol. Phyl. Evol.*, 48: 929–935.
- Bernardi, G. & J. Lape. 2005. Tempo and mode of speciation in the Baja California disjunct fish species *Anisotremus davidsonii*. *Mol. Ecol.*, 14: 4085–4096.
- Cervigón, F. 1993. *Los Peces Marinos de Venezuela*. Fundación Científica Los Roques, Caracas, 497 p.
- Chirichigno, N.F. & M.U. Cornejo. 2001. *Catálogo Comentado de los Peces Marinos del Perú*. Instituto del Mar del Perú, Callao, 314 p.
- Chow, S. & K. Hazama. 1998. Universal PCR primers for S7 ribosomal protein gene introns in fish. *Mol. Ecol.*, 7(9): 1255–1256.
- Coates, A.G. & J.A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American Isthmus, 21–56l. En: Jackson, J.B.C., A.F. Budd & A.G. Coates (Eds.) *The Geologic Evolution of the Central American Isthmus*. University of Chicago Press, Chicago.

- Collins, T. 1996. Molecular comparisons of transisthmian species pairs: rates and patterns of evolution, 303–330. En: Jackson, J. A.F. Budd & A.G. Coates (Eds.) *Evolution and Environment in Tropical America*. University of Chicago Press, Chicago.
- Courtenay, J. & R. Walter. 1961. Western Atlantic fishes of the genus *Haemulon* (Pomadasyidae): systematic status and juvenile pigmentation. *Bull. Mar. Sci.*, 11: 66–149.
- Cunningham, C.W. & T. M. Collins. 1998. Beyond area relationships: extinction and recolonization in molecular marine biogeography, 297–321. En: DeSalle, R. & B. Schierwater (Eds.) *Molecular Approaches to Ecology and Evolution*. Birkhäuser, Berlin.
- Drummond, A. & A. Rambaut. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 214.
- Drummond, A.J., S.Y.W. Ho, M.J. Phillips & A. Rambaut. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology*, 4(5): doi:10.1371/journal.pbio.0040088.
- Duque-Caro, H. 1990. Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwest South America and the evolution of the Panama seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 77: 203–234.
- Froese, R. & D. Pauly. 2011. FishBase 2011. *World Wide Web electronic publication*. Consultado el 11 de Noviembre de 2011 <http://www.fishbase.org>
- Heled, J. & A.J. Drummond. 2010. Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Mol. Biol. Evol.*, 27: 570–580.
- Hoese, H.D., R.H. Moore, F. Sonnier & D. Bowman. 1998. *Fishes of the Gulf of Mexico: Texas, Louisiana, and Adjacent Waters*. Texas A&M University Press, Austin, 422 p.
- Ivanova, N.V., T. S. Zemlak, R.H. Hanner, P.D.N. Heber. 2007. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding. *Mol. Ecol. Notes*, 7(4): 544–548.
- Jordan, D.S. 1908. The Law of Geminant Species. *American Naturalist*, 42: 73–80.
- Katoh, K., K. Misawa, K.I. Kuma & T. Miyata. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucl. Acids Res.*, 30: 3059–3066.

- Knowlton, N. & L.A. Weigt. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proc. R. Soc. B*, 265: 2257–2263.
- Knowlton, N., L.A. Weigt, L.A. Solórzano, D.K. Mills & E. Bermingham. 1993. Divergence in proteins, Mitochondrial DNA, and reproductive compatibility across the Isthmus of Panama. *Science*, 260: 1629–1632.
- Lessios, H.A. 1998. The first stage of speciation as seen in organisms separated by the Isthmus of Panama, 186–201. En: Howard, D.J. & S.H. Berlocher (Eds.) *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press, Nueva York.
- Lessios, H.A. 2008. The great American schism: Divergence of marine organisms after the rise of the Central American Isthmus. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 39: 63–91.
- Lindeman, K.C. & C.S. Toxey. 2003. Haemulidae, 1522–1550. En: Carpenter, K.E. (Ed.) *Haemulidae. The Living Marine Resources of the Western Central Atlantic*. FAO, Roma.
- Lovejoy, N.R. 1999. *Systematics, Biogeography, and Evolution of Needlefishes (Teleostei: Belonidae)*. Cornell University, Ithaca, 224 p.
- Marko, P.B. 2002. Fossil calibration of molecular clocks and the divergence times of geminate species pairs separated by the Isthmus of Panama. *Mol. Biol. Evol.*, 19: 2005–2021.
- McKay, R.J. & M. Schneider. 1995. Haemulidae, 1136–1173. En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem (Eds.) *Haemulidae. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca: Pacífico centro-oriental Vol. 3 Vertebrados-Parte 2*. FAO, Roma.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the World*. John Wiley and Sons, Nueva Jersey, 613 p.
- Palumbi, S. 1996. Nucleic acids II: the polymerase chain reaction. *Mol. Syst.*, 2: 205–247.
- Palumbi, S., A. Martin, S. Romano, W.O. McMillan, L. Stice & G. Grabowski. 1991. *The Simple Fools Guide to PCR, Version 2*. University of Hawaii, Honolulu, 45 p.
- Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Mol. Biol. Evol.*, 25: 1253.
- Rambaut, A. & M. Charleston. 2002. *TreeEdit: phylogenetic tree editor v. 1.0 alpha 10*. Disponible en <http://evolve.zoo.ox.ac.uk/software/TreeEdit/main.html>
- Rambaut, A. & A. Drummond. 2007. *TreeAnnotator, version 1.5. 4*.

- Rocha, L.A., K.C. Lindeman, C.R. Rocha & H.A. Lessios. 2008. Historical biogeography and speciation in the reef fish genus *Haemulon* (Teleostei: Haemulidae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 48: 918–928.
- Ronquist, F. & J.P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572.
- Sambrook, J. & D.W. Russell. 2001. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. CSHL press, Nueva York.
- Sanderson, M.J. 1997. A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. *Mol. Biol. Evol.*, 14: 1218–1231.
- Smith, S.A. & C.W. Dunn. 2008. Phyutility: a phyoinformatics tool for trees, alignments and molecular data. *Bioinformatics*, 24: 715.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22: 2688.
- Stehli, F.G. & S.D. Webb. 1985. *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, Nueva York.
- Sukumaran, J. & M.T. Holder. 2010. DendroPy: a Python library for phylogenetic computing. *Bioinformatics*, 26: 1569–1571.
- Vermeij, G.J. 1991. When biotas meet: understanding biotic interchange. *Science*, 253: 1099.
- Ward, R.D., T.S. Zemlak, B.H. Innes, P.R. Last & P.D.N. Hebert. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 360(1462): 1847–1857.
- Zwickl, D.J. 2006. *GARLI. genetic algorithm for rapid likelihood inference*. Disponible en <http://www.bio.utexas.edu/faculty/antisense/garli/Garli.html>