

Research Article

Biogeografía histórica de los calamares de la familia Loliginidae (Teuthoidea: Myopsida)

Patricio M. Ulloa¹, Cristián E. Hernández², Reinaldo J. Rivera¹ & Christian M. Ibáñez³

¹Programa de Doctorado en Sistemática y Biodiversidad, Departamento de Zoología
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

²Laboratorio de Ecología Evolutiva y Filoinformática, Departamento de Zoología
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile

³Departamento de Ecología y Biodiversidad y Centro de Investigación para la Sustentabilidad
Facultad de Ecología y Recursos Naturales, Universidad Andrés Bello, Santiago, Chile

Corresponding author: Cristián E. Hernández (cristianhernand@udec.cl)

RESUMEN. La clausura del Mar de Tetis y la apertura del Océano Atlántico jugarían un papel relevante en la historia de los calamares de la familia Loliginidae, lo que se reflejaría en su actual distribución nerítico-costera, según la hipótesis vicariante propuesta por Brakoniecki (1986). Este estudio evalúa esta hipótesis y otras ideas alternativas para entender la historia del grupo, sobre la base de una hipótesis filogenética, reconstruida con secuencias mitocondriales y nuclear, que incorpora la incertidumbre, permitiendo estimar tiempos de divergencia para sugerir un nuevo escenario histórico sustentado en la señal filogenética y reconstrucción de la distribución ancestral. Los resultados permiten inferir que Loliginidae se habría originado en el Pacífico Oeste durante el Paleoceno Tardío hace unos 59 Ma, y que durante su diversificación habrían ocurrido al menos 20 eventos de dispersión históricos y 6 de vicarianza. El primer evento de vicarianza fragmenta la distribución ancestral permaneciendo el ancestro de *Sepioteuthis* en el rango sur y la subfamilia Loligininae en el rango norte. Luego, sucesivos eventos de dispersión, y algunos de vicarianza desvinculados del movimiento de placas tectónicas y apertura del Océano Atlántico, modelaron su distribución. La presente inferencia apunta a un origen distinto al propuesto por Brakoniecki (Mar de Tetis), coherente con un centro de origen que sustenta la mayor diversidad de la familia, con predominancia de los procesos de dispersión (como se evidencia en todos los géneros considerados, salvo *Heterololigo*), restringidos a desplazamientos nerítico-costeros, que explicarían el patrón de distribución actual.

Palabras clave: Loliginidae, biodiversidad, dispersión, filogenia, señal filogenética, vicarianza.

Historical biogeography of the squids from the family Loliginidae (Teuthoidea: Myopsida)

ABSTRACT. According to the vicariant hypothesis proposed by Brakoniecki (1986) the closure of the Sea of Tethys and the opening of the Atlantic Ocean would play an important role in the history of squids of the family Loliginidae, which is reflected in its current neritic distribution. Our study evaluated this hypothesis and alternative ideas to understand the historical biogeography of loliginid squids. This work is based on a phylogenetic hypothesis rebuilt with mitochondrial and nuclear sequences that incorporates the estimation of divergence times and ancestral distribution. Our results sustain that the squids of the family Loliginidae would have originated in the Western Pacific during the Late Paleocene about 59 My, following, during their diversification, at least 20 dispersion and 6 vicariant events. The first vicariant event fragments the ancestral distribution, remaining the ancestor of *Sepioteuthis* in the south and the subfamily Loligininae in the north. Successive events of dispersion, and some of vicariance (unrelated with the movement of tectonic plates and opening of the Atlantic Ocean), modeled it distribution. Our inference suggest a different origin compared to proposed by Brakoniecki (Tethys Sea), consistent with a center of origin that supports the most diversity of the family, with a predominance of dispersion processes over vicariant events, which explain the present distribution pattern.

Keywords: biodiversity, dispersion, phylogeny, phylogenetic signal, vicariance.

INTRODUCCIÓN

Comprender la distribución geográfica de los organismos es complejo, no sólo porque existen variadas formas de establecer los mecanismos subyacentes (*e.g.*, vicarianza o dispersión), sino porque distintos procesos (*e.g.*, ecológicos, evolutivos) pueden explicarlos independientemente (Morrone, 2002), o incluso pueden interactuar (Croizat, 1958, 1962, 1964). Por ejemplo, el estudio de los centros de origen requiere contrastar hipótesis dispersalistas con aquellas de tipo vicariante (Lomolino *et al.*, 2010).

Un evento geológico con notables consecuencias biogeográficas en la biota marina, se inició hace unos 250 Ma (Mesozoico Temprano) con la generación y posterior apertura del Océano Atlántico. Tal apertura habría generado barreras físicas que fragmentaron las poblaciones ancestrales. Un caso especial de organismos marinos que reflejarían este patrón, es la familia de cefalópodos conocida como Loliginidae. Estos calamares de hábitos nerítico-costeros y de amplia distribución mundial, están presentes en los márgenes continentales de aguas tropicales, temperadas y subpolares del planeta, y tienen gran importancia económica y biomédica (Brakoniecki, 1986; Vecchione *et al.*, 1998; Anderson, 2000a, 2000b; Jereb *et al.*, 2010). La familia Loliginidae (Tabla 1), está compuesta por 10 géneros y 47 especies (Vecchione *et al.*, 2005; Jereb *et al.*, 2010) y es reconocida como un grupo natural (Roper *et al.*, 1969; Bonnaud *et al.*, 1994, 1996, 1997; Anderson, 2000b; Vecchione *et al.*, 2005; Jereb *et al.*, 2010; Sales *et al.*, 2013).

La idea de que la distribución nerítico-costera de los loliginidos es fruto de la apertura del Atlántico comenzó con el estudio biogeográfico de Brakoniecki (1986), quien sugiere que el origen de los loliginidos estaría en el Mar de Tetis, originado en el Paleozoico Temprano (Suess, 1893). Allí, el ancestro de uno de los géneros de la familia *Sepioteuthis*, estaba ampliamente distribuido y habría divergido del resto de los loliginidos previo al quiebre de Pangea en el Triásico (entre 250 y 200 Ma). Posteriormente, *Sepioteuthis* y los restantes loliginidos fueron separados por la apertura del Océano Atlántico y la clausura definitiva del Mar de Tetis en el Mioceno (entre 25 y 5 Ma), originando la actual distribución de la familia (Fig. 1).

Al expandirse el Atlántico, las faunas tropicales de Norte y Sudamérica se aislaron de las de África y Europa. En tanto, los loliginidos del Pacífico Indo-Oeste y Atlántico, se separaron en la medida que el Mar Mediterráneo se forma y el corredor hacia Asia se cierra. En el Pacífico Este, la profundidad de dicha cuenca sería una efectiva barrera para los loliginidos, habitantes propios de aguas someras. Estos cambios

geológicos generaron el aislamiento y separación definitiva de la fauna tetiánica circumtropical en cuatro grandes áreas: i) Pacífico Indo-Oeste; ii) Atlántico Este; iii) Atlántico Oeste y, iv) Pacífico Este. Sin perjuicio del origen tetiánico del grupo, Brakoniecki (1986) establece que sólo algunos géneros habrían evolucionado antes del cierre del Mar de Tetis (*i.e.*, *Sepioteuthis* y *Lolliguncula*), en los cuales debiera encontrarse el tipo de distribución tetiánica.

El efecto de los cambios geológicos, muy ligados a la deriva continental, se evidenciaría en la actual distribución del grupo, patrón que sería concordante con el tipo de hectocotilo presente en varios géneros y subgéneros. Anderson (2000b), utilizando secuencias mitocondriales (16S RNAr y Citocromo Oxidasa Subunidad I), complementa esta hipótesis y señala que la actual distribución de los loliginidos se explica además por dispersión y extinción. Fundamenta esto, en las áreas ancestrales inferidas y las relaciones filogenéticas entre las especies de su estudio. Además, este autor reconoce una correlación entre cladogénesis y la apertura del Atlántico/clausura del Mar de Tetis; sin embargo, la dispersión desde el Indo-Pacífico occidental sería una alternativa a tal escenario para explicar el origen y presencia de los clados “americanos”. La inclusión de eventos de dispersión no es nueva, Ronquist (1997) indica que la dispersión es un proceso básico en la reconstrucción biogeográfica.

El estudio de Anderson (2000b) es el único que ha contrastado la hipótesis cladogenética de Brakoniecki (1986), pero aun con los vacíos dejados por Brakoniecki en la biogeografía de las especies del Indo-Pacífico occidental y del Atlántico oriental, donde sólo se argumenta que *Loliolus* habría evolucionado después de la clausura de Tetis. Este marco incompleto, evidencia falta de claridad para entender el origen y distribución de la familia.

Un escenario alternativo a Brakoniecki (1986) y Anderson (2000b) sobre el área ancestral, surge al considerar el criterio de Cain (1944), sobre el centro de origen a partir del área de mayor diversidad. Con tal criterio se podría inferir como origen de la familia al Indo-Pacífico. En tal área hay dos (*S. australis* y *S. lessoniana*) de las tres especies de *Sepioteuthis*, género considerado como el más ancestral de Loliginidae (Jereb *et al.*, 2010; Sales *et al.*, 2013). El Indo-Pacífico occidental también ha sido señalado como un centro de evolución y distribución para mucha de la biota tropical asociada a las plataformas continentales (Briggs, 2003; Okolodkov, 2010), y el área de mayor riqueza de la familia (Fig. 1).

Además de los variados escenarios que intentan explicar la distribución de esta familia, el origen y diversificación del grupo es incierta (Anderson, 2000b). Hay escasos trabajos biogeográficos sobre los loliginidos, los que fueron realizados cuando había es-

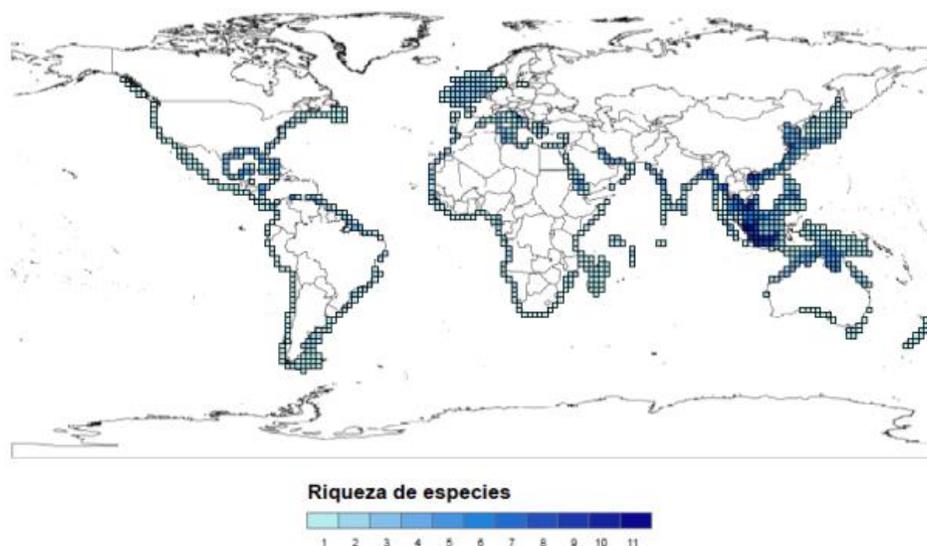


Figura 1. Mapa con la actual distribución y riqueza de especies de la familia Loliginidae (Jereb *et al.*, 2010).

caso consenso en la filogenia de algunos de sus integrantes (Brakoniecki, 1986; Vecchione *et al.*, 1998; Anderson, 2000b). Actualmente, habiendo mayor concordancia en sus relaciones filogenéticas (*e.g.*, Sales *et al.*, 2013), mayor disponibilidad de taxa y secuencias moleculares, nuevos enfoques biogeográficos y filogenéticos (*e.g.*, bayesianos), se propone inferir áreas ancestrales y mecanismos históricos para explicar la actual distribución de Loliginidae y poner a prueba la hipótesis de Brakoniecki (1986), respondiendo a preguntas como: i) ¿cuál es la importancia de los eventos cladogenéticos en la distribución del grupo?; ii) ¿la distribución se correlaciona con la filogenia de sus taxa?; iii) ¿cuál es la probable área ancestral de la familia? y iv) ¿el patrón de distribución se explica mejor incorporando eventos de dispersión como sugiere Anderson (2000b)?

MATERIALES Y MÉTODOS

Áreas geográficas y distribución

Se consideraron cuatro áreas geográficas base, siguiendo a Brakoniecki (1986): 1) Atlántico oriental; 2) Atlántico occidental; 3) Pacífico oriental y, 4) Indo-Pacífico occidental (Tabla 1). Cada área fue dividida en hemisferio norte y sur, conformando ocho áreas geográficas. En cada área se evaluó la presencia o ausencia de cada especie para establecer su distribución. Las áreas asociadas al Indo-Pacífico occidental, mencionadas como Pacífico suroccidental o Pacífico noroccidental, se entiende forman parte de tal rango.

Obtención y evaluación de secuencias para el análisis filogenético

Se utilizaron secuencias de dos regiones mitocondriales (16S rRNA y citocromo oxidasa I) y una nuclear

(Rodopsina, Rho), obtenidas de ejemplares de 27 especies de cefalópodos (5 del grupo externo y 22 del grupo interno). Las secuencias fueron obtenidas de GenBank (Tabla 2). La elección del grupo externo consideró especies pertenecientes a los grupos más cercanos a Loliginidae, como calamares oegópsidos, calamares pigmeos y espirúlidos, que contarán con secuencias para todos estos genes. La cercanía del grupo externo a Loliginidae, siguió la propuesta filogenética de Lindgren *et al.* (2012).

La representación de la muestra a nivel genérico (principal nivel de estudio de Brakoniecki) fue de un 80%. Las secuencias se alinearon con el programa Muscle (Edgar, 2004), implementado en Mega 6.0 (Tamura *et al.*, 2013). En cada región génica se efectuó la prueba de Xia (Xia *et al.*, 2003), con el programa Dambe 5.2.57 (Xia & Xie, 2001), para evaluar el grado de saturación y juzgar si el set de secuencias alineadas es útil para generar hipótesis filogenéticas. El valor de la proporción de sitios invariantes exigido por Dambe, se obtuvo de jModelTest 0.1.1 (Posada, 2008). Las secuencias de cada taxa se concatenaron en una única matriz (16S+COI+Rho) en el programa Mesquite v 2.75 (Maddison & Maddison, 2011) para obtener los árboles filogenéticos.

Hipótesis filogenética y tiempos de divergencia

Obtención de los árboles filogenéticos

La muestra con la distribución de probabilidad *a posteriori* de las filogenias bajo un marco bayesiano (uso de las cadenas de Markov y Monte Carlo, MCMC), se obtuvo mediante MrBayes versión 3.2 (Ronquist *et al.*, 2012). El muestreo de los árboles en

Tabla 1. Taxonomía y distribución de la Familia Loliginidae.

Taxón	Distribución del género	Especie
<i>Loligo</i>	Atlántico nor y suroriental	<i>L. vulgaris</i> , <i>L. reynaudii</i>
	Indo-Pacífico suroccidental	<i>L. forbesii</i>
<i>Afrololigo</i>	Atlántico nor y suroriental	<i>A. mercatoris</i>
<i>Alloteuthis</i>	Atlántico nor y suroriental	<i>A. media</i> , <i>A. subulata</i> , <i>A. africana</i>
<i>Doryteuthis</i>	Atlántico nor y suroccidental	<i>D. plei</i> , <i>D. roperi</i> , <i>D. ocula</i>
	Pacífico nor y suroriental	<i>D. pealeii</i> , <i>D. surinamensis</i> , <i>D. sanpaulensis</i> , <i>D. gahi</i> , <i>D. opalescens</i>
<i>Heterololigo</i>	Indo-Pacífico noroccidental	<i>H. bleekeri</i>
<i>Loliolus</i>	Indo-Pacífico nor y suroccidental	<i>L. harwicki</i> , <i>L. uyii</i> , <i>L. beka</i> , <i>L. affinis</i> , <i>L. sumatrensis</i> , <i>L. japonica</i>
<i>Lolliguncula</i>	Atlántico nor y suroccidental	<i>L. brevis</i> , <i>L. panamensis</i>
	Pacífico nor y suroriental	<i>L. diomedea</i> , <i>L. argus</i>
<i>Pickfordiateuthis</i>	Atlántico nor y suroccidental	<i>P. pulchella</i> , <i>P. bayeri</i>
	Pacífico nororiental	<i>P. vossi</i>
<i>Sepioteuthis</i>	Atlántico nor y suroccidental	<i>S. sepioidea</i> , <i>S. lessoniana</i>
	Indo-Pacífico nor y suroccidental	<i>S. australis</i>
<i>Uroteuthis</i>	Indo-Pacífico nor y suroccidental	<i>U. bengalensis</i> , <i>U. arabica</i> , <i>U. singhalensis</i> , <i>U. abulati</i> , <i>U. duvaucelii</i> , <i>U. chinensis</i> , <i>U. noctiluca</i> , <i>U. machelae</i> , <i>U. pickfordi</i> , <i>U. bartschi</i> , <i>U. edulis</i> , <i>U. reesi</i> , <i>U. vossi</i> , <i>U. robsoni</i> , <i>U. sibogae</i>

Tabla 2. Número de acceso GenBank para la familia Loliginidae y su grupo externo.

Familia	Especie	Nº acceso (COI-16S-Rhodopsin)
Cranchiidae	<i>Cranchia scabra</i> *	AF000035.1-EU735202.1-AY617061.1
Ommastrephidae	<i>Sthenoteuthis oulaniensis</i> *	JX853233.1-AB635424.1-AY545185.1
Ommastrephidae	<i>Ommastrephes bartrami</i> *	AB191283.1-AY616880.1-AY616915.1
Spirulidae	<i>Spirula spirula</i> *	JQ412176.1-AY293659.1-AY545183.1
Idiosepiidae	<i>Idiosepius notoides</i> *	AY545193.1-EF684982.1-AY545181.1
Loliginidae	<i>Sepioteuthis lessoniana</i>	EU349466.1-EU735197.1-KF854125.1
Loliginidae	<i>Sepioteuthis sepioidea</i>	AF075392.1-AF110090.2-KF854123.1
Loliginidae	<i>Sepioteuthis australis</i>	AF075386.1-AF110087.2-AY616917.1
Loliginidae	<i>Loligo vulgaris</i>	AF075397.1-AF110082.2-KF854114.1
Loliginidae	<i>Loligo forbesi</i>	AF075402.1-AF110075.2-KF854115.1
Loliginidae	<i>Loligo reynaudii</i>	AF075406.1-AF110081.2-KF854112.1
Loliginidae	<i>Afrololigo mercatoris</i>	AF075390.1-AF110085.2-EU668060.1
Loliginidae	<i>Alloteuthis media</i>	EU668097.1-EU668133.1-EU668056.1
Loliginidae	<i>Alloteuthis africana</i>	EU668063.1-EU668111.1-EU668033.1
Loliginidae	<i>Alloteuthis subulata</i>	AF075387.1-AF110072.2-EU668058.1
Loliginidae	<i>Doryteuthis plei</i>	AF075404.1-AF110080.2-KF854100.1
Loliginidae	<i>Doryteuthis gahi</i>	AF075399.1-AF110076.2-KF854106.1
Loliginidae	<i>Doryteuthis opalescens</i>	AF075395.1-AJ000107.1-KF854107.1
Loliginidae	<i>Doryteuthis pealei</i>	AF075408.1-AY686590.1-KF854102.1
Loliginidae	<i>Doryteuthis sanpaulensis</i>	KF854060.1-KF854022.1-KF854098.1
Loliginidae	<i>Doryteuthis surinamensis</i>	KF854058.1-KF854019.1-KF854096.1
Loliginidae	<i>Lolliguncula brevis</i>	KF854144.1-KF854135.1-KF854151.1
Loliginidae	<i>Uroteuthis sibogae</i>	KF854081.1-HQ529587.1-KF854119.1
Loliginidae	<i>Uroteuthis chinensis</i>	AF075394.1-EU349467.1-KF854117.1
Loliginidae	<i>Uroteuthis duvauceli</i>	AF075398.1-AF110093.2-KF854122.1
Loliginidae	<i>Uroteuthis Photololigo</i> sp.	AY616889.1-AY616881.1-AY616919.1
Loliginidae	<i>Heterololigo bleekeri</i>	AB441190.1-AB191142.1-KF854109.1

* Grupo externo

función de su probabilidad de ocurrencia se efectuó bajo el modelo de sustitución general de tiempo reversible (GTR), con una tasa heterogénea de distri-

bución tipo gamma (Γ). El parámetro longitud de ramas utilizado como prior fue el modelo “birth-death”, pues evita politomías (Khun *et al.*, 2011).

Para evitar los óptimos locales, se efectuaron cuatro corridas independientes de 10 millones de generaciones cada una y cuatro cadenas (tres calientes y una fría). Para soslayar la autocorrelación, los árboles y sus respectivos parámetros fueron muestreados en cada corrida, cada mil generaciones. Sólo fueron considerados en el análisis final aquellos árboles que alcanzaron convergencia con los mayores valores de verosimilitud promedio. Se evaluó las diferencias en las desviaciones estándar promedio para asegurar que el análisis exploró eficientemente la convergencia. En este caso entregó un valor de 0.001520 (<0.01), es decir, las muestras de árboles tienden a ser altamente similares al final de la corrida. Los árboles que no lograron convergencia, se quemaron mediante el programa BayesTrees 1.3 (<http://www.evolution.rdg.ac.uk/Files/BayesTreesV1.html>).

Estimación de los tiempos de divergencia

Para estimar tiempos de divergencia entre especies, se usó el programa BEAST 1.8.2 (Drummond *et al.*, 2012), con una aproximación bayesiana mediante Cadenas de Markov y Monte Carlo, para incorporar la incertidumbre en la topología del árbol y la longitud de ramas. Se corrieron 20 millones de generaciones, muestreando cada 1.000 árboles. La convergencia de los árboles se evaluó con Tracer v1.5 (Rambaut & Drummond, 2009).

Para la elección del modelo más apropiado en la evaluación de la tasa de sustitución entre las ramas del árbol, se comparó cinco opciones de reloj molecular: i) relajado con una distribución de tipo exponencial, ii) relajado con una distribución de tipo log-normal, iii) aleatorio local, iv) fijo local y v) estricto. Para evaluar el modelo con mejor ajuste a los datos, estos se compararon mediante el estadístico Factor de Bayes (BF), implementado en Tracer v.1.5.0 (Rambaut & Drummond, 2009). Previo a comparar los modelos, como una forma de evitar muestras correlacionadas que no representaran bien los valores de distribución posterior, se aseguró que cada corrida mostrara valores de ESSs altos (>100). La muestra de árboles asociada al reloj molecular con mayor ajuste a los datos, se resumió en un árbol de máxima credibilidad mediante el programa TreeAnnotator (Rambaut & Drummond, 2010), quemando previamente el 10% de la muestra. El árbol de máxima credibilidad fue visualizado en Figtree v.1.4.0 (Rambaut, 2012).

La información para calibrar el reloj molecular, considerando al grupo interno y externo fue: i) en la raíz, los precursores de los espirúlidos, de hace 119 Ma (Young *et al.*, 1998; Kröger *et al.*, 2011); ii) en el ingroup, Loliginidae según Clarke & Maddock (1988) y Clarke (2003), con origen en la base del Eoceno (58

Ma); y iii) el origen de *Loligo*, mediante estatolitos del Eoceno medio, hace unos 44 Ma (Clarke & Fitch, 1979). Las calibraciones se realizaron bajo una distribución tipo normal, con data fósil asociada al valor medio de la distribución.

Señal filogenética para las áreas de distribución

Para evaluar la señal filogenética en la distribución (áreas oceánicas) del grupo, es decir, establecer si las especies más cercanas filogenéticamente tienden a compartir áreas comunes en mayor grado que con el resto, se usó el programa BaTS (Parker *et al.*, 2008). Se usó el estadístico bayesiano Índice de Asociación (IA) que mide autocorrelación filogenética en caracteres discretos o grado en el que taxa con el mismo carácter se agrupan juntos, dada su relación de ancestría. Se eligió IA por su mayor resolución, poder estadístico y menor error tipo I, sobre otros estadísticos propuestos (Parker *et al.*, 2008).

Estimación de áreas ancestrales y análisis de dispersión-vicarianza

La muestra de árboles datados y una matriz con la distribución geográfica de los loliginidos categorizada dentro de las ocho áreas originales, fueron los datos de entrada para el programa Rasp 3.1 (Yu *et al.*, 2015). Para inferir los cambios históricos en las áreas de distribución ancestral del grupo, considerando eventos vicariantes y de dispersión, se utilizó un análisis estadístico de dispersión-vicarianza (S-Diva) con un criterio de máxima parsimonia (minimización de eventos), a partir de una topología fijada y un marco bayesiano que considera la incertidumbre en la muestra de árboles. La frecuencia del rango ancestral por nodo se promedió sobre el total de árboles muestreados, con un máximo inicial de dos áreas ancestrales por nodo, cubriendo así todas las alternativas de la matriz geográfica. El análisis se realizó en el programa RASP 3.1 (Yu *et al.*, 2015), usando una muestra de 4.002 árboles y los tiempos de divergencia obtenidos de BEAST.

RESULTADOS

Análisis de secuencias y reconstrucción filogenética

Las secuencias concatenadas incluyeron un total de 806 sitios invariables, 472 sitios variables y 115 sitios singleton variables. El grado de saturación de las secuencias en las tres regiones consideradas en el estudio (16S con 516 pb, COI con 599 pb y Rho con 645 pb), mostró valores significativamente menores al índice de saturación calculado ($P < 0,05$), reflejando así bajo grado de saturación.

Al comparar la topología del árbol de consenso bayesiano obtenido con MrBayes respecto del árbol de máxima credibilidad calibrado con BEAST (Figs. 2-3), se observó concordancia topológica y en los valores de probabilidad *a posteriori* (PP) para los clados recuperados del grupo interno.

Las únicas diferencias se dan en los valores PP de los clados constituidos por: i) la subfamilia Loligininae (todas las especies, salvo el género *Sepioteuthis*), con PP = 1 para MrBayes y PP = 0,99 para BEAST, ii) los géneros *Alloteuthis*, *Afrololigo*, *Loligo* y *Uroteuthis*, con PP = 0,49 para MrBayes y PP = 0,48 para BEAST, iii) los géneros *Alloteuthis*, *Afrololigo* y *Loligo*, con PP = 1 para MrBayes y PP = 0,99 para BEAST, iv) el género *Loligo*, con PP = 1 para MrBayes y PP = 0,98 para BEAST, v) los géneros *Doryteuthis*, *Lolliguncula* y *Heterololigo*, con PP = 1 para MrBayes y PP = 0,99 para BEAST, vi) todas las especies de *Doryteuthis* (salvo *D. sanpaulensis*), con PP = 0,83 para MrBayes y PP = 0,61 para BEAST, vii) todas las especies de *Doryteuthis* (salvo *D. sanpaulensis* y *D. opalescens*), con PP = 0,98 para MrBayes y PP = 0,94 para BEAST y, viii) *D. pealeii*, *D. surinamensis* y *D. plei*, con PP = 0,7 para MrBayes y PP = 0,6 para BEAST. Lo anterior, sustenta la evaluación de los resultados realizada con el árbol calibrado de BEAST.

La topología sustenta a Loliginidae como una familia monofilética con un alto sustento (PP = 1) (Figs. 2-3). Esta familia se compone de dos clados principales, uno que incluye solamente al género *Sepioteuthis* (PP = 1) y el otro asociado a la subfamilia Loligininae (PP = 0,99). Las Figuras 2 y 3 nos muestran que Loligininae está conformada por dos clados principales, *Lolliguncula* (representado por *L. brevis*), *Heterololigo* (representado por *H. bleekeri*) y las especies pertenecientes al género *Doryteuthis* (PP = 0,99) y el otro clado constituido por los géneros *Uroteuthis*, *Loligo*, *Afrololigo* y *Alloteuthis*, pero con bajo soporte (PP = 0,48). El género *Uroteuthis* es el clado más divergente de este último grupo y es recuperado con PP = 1. El clado hermano (constituido por los géneros *Loligo*, *Afrololigo* y *Alloteuthis*), tiene buen soporte (PP = 0,99) y muestra al género *Loligo* como el linaje más divergente del grupo con un alto soporte (PP = 0,98).

Señal filogenética

El Índice de Asociación (IA) implementado en BaTS, mostró que las especies poseen un rango geográfico vinculado en forma significativa al grado de relación filogenética entre éstas (IA Observado-promedio = 1,56; rango 1,46-1,78; n = 100 réplicas; n = 2.182 árboles; $P < 0.05$). Para las 11 áreas de distribución final se evidenció que las especies más cercanas

filogenéticamente, lo son también geográficamente, al menos más que lo esperado por puro azar.

Estimación de tiempos de divergencia y áreas ancestrales

Para los tiempos de divergencia, el modelo con mejor ajuste a los datos mediante la comparación del Bayes Factor (BF) fue el reloj molecular relajado de tipo Exponencial (BF Promedio >10; Exponencial/Estricto = 16,042; Exponencial/Lognormal = 4,028; Exponencial/Fijo Local = 19,474; Exponencial/Aleatorio Local = 4,093). Basados en esta muestra de árboles datados, S-Diva sugiere 20 eventos de dispersión y 6 de vicarianza en las áreas ancestrales reconstruidas (Fig. 4), e indica alta probabilidad de ocurrencia de estas áreas en cada nodo. La edad de los nodos, áreas ancestrales y probabilidad de los eventos de dispersión a partir de cada nodo, se indican en la Tabla 3 y Figura 4. Esta evidencia sustenta que, los loliginidos surgieron hace unos 59 Ma en el área ancestral correspondiente al Pacífico Oeste. Un evento vicariante hace unos 59 y 54 Ma, fragmenta la distribución en dos áreas, el Pacífico suroccidental y el Pacífico noroccidental. El ancestro de *Sepioteuthis* conserva el Pacífico suroccidental y el de la subfamilia Loligininae (todos los loliginidos, salvo *Sepioteuthis*) el noroccidental.

Hace unos 40 Ma, el ancestro común más reciente (ACMR) de *Sepioteuthis* comenzó a extender su distribución al Atlántico suroccidental vía dispersión. Luego, mediante dos eventos de dispersión (iniciados hace unos 18 Ma), a partir del ACMR de las especies *S. sepioidea* y *S. lessoniana*, se amplía el rango del género hacia el Atlántico noroccidental y Pacífico noroccidental. Este amplio rango comienza luego a fragmentarse por un evento vicariante en el ACMR de estas especies separando su distribución, dejando a la primera a lo largo del Atlántico occidental y a la segunda en el Pacífico occidental. *S. australis* conserva el rango ancestral del género (Pacífico suroccidental).

En el caso de Loligininae, dos eventos de dispersión (iniciados hace unos 54 Ma), extienden su rango ancestral correspondiente al Pacífico noroccidental. Un evento de dispersión extiende el rango hacia el Atlántico suroccidental pasando a constituir el área ancestral del clado conformado por los géneros *Heterololigo*, *Lolliguncula* y *Doryteuthis*. El otro evento de dispersión extiende el rango ancestral hacia el Atlántico nororiental, pasando a conformar el área ancestral de los géneros *Uroteuthis*, *Loligo*, *Afrololigo* y *Alloteuthis*. En el primer clado de Loligininae (correspondiente a los géneros *Heterololigo*, *Lolliguncula*, *Doryteuthis* y los ACMR de todos ellos), la actual distribución de *Heterololigo* sería fruto de la fragmentación en la distribución del ACMR del clado

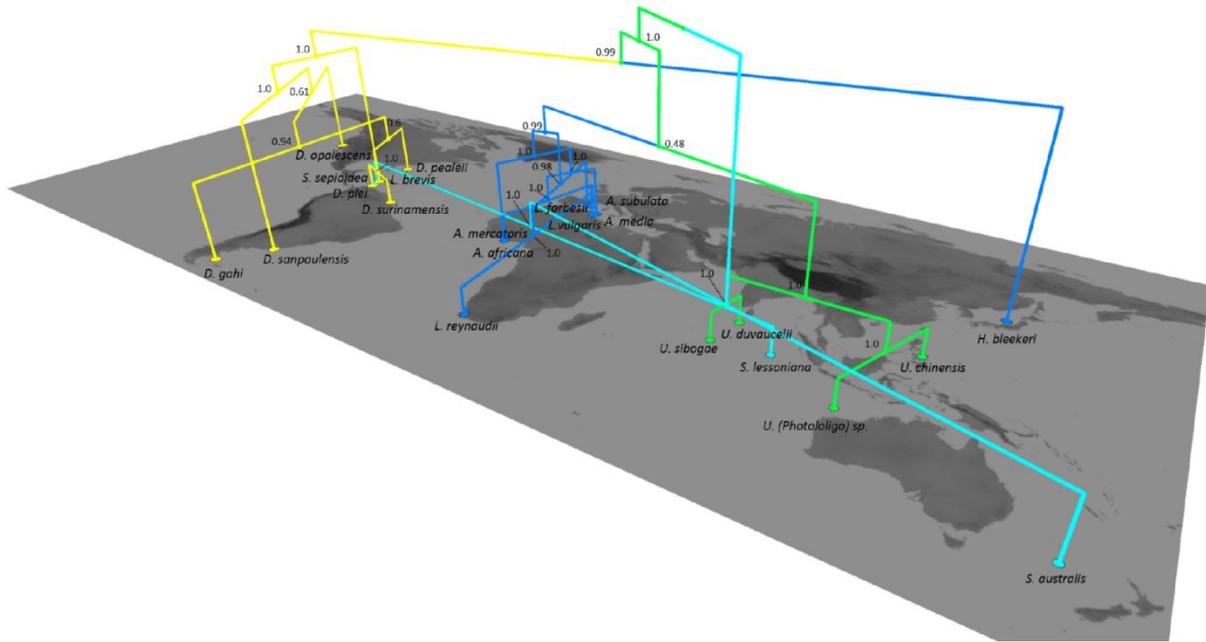


Figura 2. Árbol filogenético de consenso bayesiano de la familia Loliginidae (basado en las secuencias mitocondriales de las regiones 16S y COI, y nuclear del gen Rho) trazado sobre el espacio geográfico. Los valores señalan las probabilidades *a posteriori* de los nodos y los colores las agrupaciones más cercanas.

(ocurrida hace unos 43 Ma), conservando el rango ancestral correspondiente al Pacífico noroccidental. El otro rango fragmentado (Atlántico suroccidental) lo conserva el ACMR de *Lolliguncula* y *Doryteuthis*. En *Lolliguncula*, una dispersión desde el rango ancestral (iniciada hace unos 34 Ma), explica su presencia en el Atlántico noroccidental. El ACMR de *Doryteuthis* conserva el área del Atlántico suroccidental, lo mismo que la primera especie que se separa al interior del clado, *D. sanpaulensis*. Un evento de dispersión en el ACMR de *Doryteuthis* desde el Atlántico suroccidental al Pacífico nororiental (iniciado hace unos 25 Ma), da lugar al área ancestral de todas las especies del género, salvo *D. sanpaulensis*. Una posterior extensión del área ancestral (Atlántico suroccidental -Pacífico nororiental) al Atlántico noroccidental, junto a un posterior evento vicariante (procesos ocurridos hace unos 21 Ma), terminan separando el área ancestral del género entre el Pacífico nororiental (*D. opalescens*) y el Atlántico noroccidental y suroccidental (*D. gahi*, *D. pealeii*, *D. surinamensis* y *D. plei*). El área ancestral del ACMR de *D. gahi*, *D. pealeii*, *D. surinamensis* y *D. plei* (Atlántico occidental), hace unos 18 Ma sufrió una dispersión al Pacífico suroriental, área que aún se conserva en *D. gahi*. Tras esta dispersión, un evento vicariante ocurrido entre unos 18 y 14 Ma, fragmentó la distribución atlántica, quedando en el Atlántico noroccidental el ACMR de *D. pealeii*, *D. surinamensis* y *D. plei*, y en el Atlántico suroccidental *D. gahi*. El

rango Atlántico suroccidental se mantiene unido al área Pacífico suroriental, rango que hoy se observa en *D. gahi*. El rango ancestral correspondiente al Atlántico noroccidental se conserva en *D. pealeii* y *D. surinamensis*, y en el ACMR de *D. surinamensis* y *D. plei*. La distribución de *D. plei*, sería una dispersión del ACMR compartido con *D. surinamensis* al Atlántico suroccidental, iniciado hace unos 6 Ma. En el otro clado principal de Loligininae (compuesto por los géneros *Uroteuthis*, *Loligo*, *Afrololigo*, *Alloteuthis* y sus ACMR), el ACMR de *Uroteuthis* fruto de un evento vicariante previo en el ancestro del clado (ocurrido hace unos 51 Ma), retiene el rango Pacífico noroccidental (igual que los ACMR de los dos pares de especies hermanas del género). La actual distribución de las especies de *Uroteuthis* sería fruto de dispersiones independientes hacia el Pacífico suroccidental a partir de los ancestros de los dos pares de especies hermanas. Estas dispersiones habrían ocurrido hace unos 16 y 12 Ma, respectivamente.

El ACMR de *Loligo*, *Afrololigo* y *Alloteuthis* tras la fragmentación del ancestro del clado (ocurrido hace unos 51 Ma), conserva sólo el rango Atlántico nororiental. La dispersión al Atlántico suroriental (iniciada hace unos 46 Ma), determinó en el ACMR de *Loligo* una mayor extensión de su distribución en relación al ACMR que comparte con *Afrololigo* y *Alloteuthis* (Atlántico nororiental *versus* Atlántico nororiental /Atlántico suroriental). *Loligo forbesii* retie-

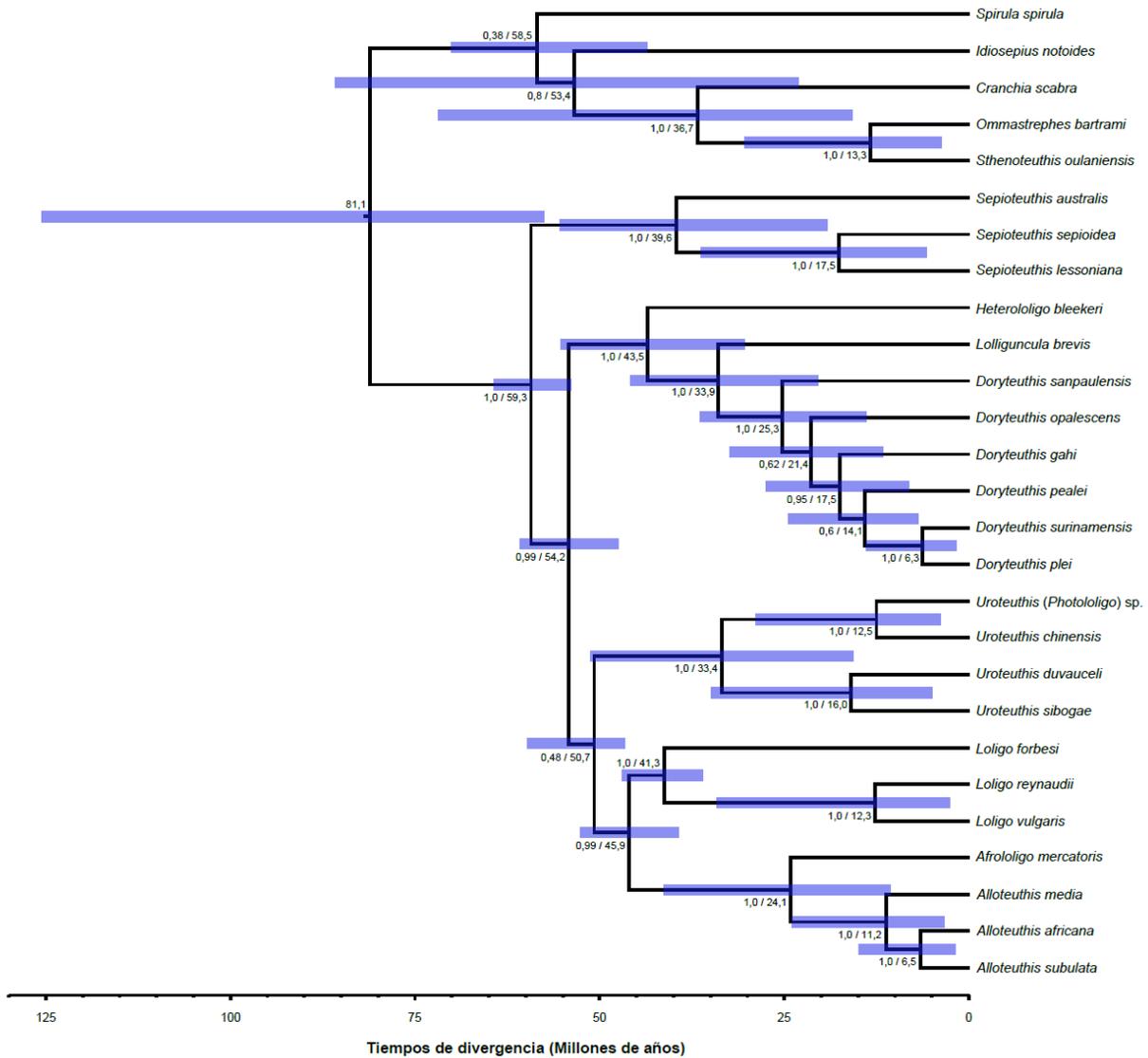


Figura 3. Árbol filogenético de consenso bayesiano de la familia Loliginidae, basado en las secuencias mitocondriales (16S y COI) y nuclear (Rho). La cifra a la izquierda del nodo señala la probabilidad *a posteriori* y la cifra de la derecha la edad media. El intervalo de credibilidad de la edad del nodo corresponde a la barra horizontal celeste.

ne el rango Atlántico nororiental del ACMR del género. El ACMR de las especies hermanas *L. reynaudii* y *L. vulgaris* sufrió dos eventos de dispersión hace unos 13 Ma, y extiende su rango (Atlántico oriental) al Pacífico suroccidental, permaneciendo el rango de *L. reynaudii* en el Pacífico suroccidental y Atlántico suroriental, y *L. vulgaris* en el Atlántico oriental (rango ancestral). El ACMR de *Afrololigo* y *Alloteuthis*, el ACMR de las especies de *Alloteuthis* y el ACMR de las especies hermanas *A. africana* y *A. subulata*, conservan el rango ancestral del ACMR de todos estos géneros junto a *Loligo* (Atlántico nororiental). También se conserva en las especies *A. media* y *A. subulata*, pero en *A. mercatoris* y *A. africana*, por dispersiones independientes (iniciadas hace 24 y 7 Ma, respectivamente), se extiende al Atlántico suroriental.

DISCUSIÓN

Origen, distribución y diversificación en la familia Loliginidae

Si bien hace unos 59 Ma el Mar de Tetis estaba ya formado y distaba de su clausura (unos 53 Ma después), los resultados obtenidos no infieren al actual Atlántico nororiental (remanente tetiánico) como área ancestral, ya que sustentan que el área ancestral de Loliginidae habría surgido hace unos 59 Ma (65-53) en el Pacífico occidental (Fig. 4). Esta zona (Fig. 1), concuerda con el área de mayor riqueza de loliginidos (Jereb *et al.*, 2010), mayor diversidad marina (Kyne & Simpfendorfer, 2007), mayor diversidad propuesta por Cain (1944) en la definición de centros de origen y con los principales

centros marinos (Briggs, 1970, 2003, 2006; Dyer & Westneat, 2010; Cowman & Bellwood, 2013; Gaither & Rocha, 2013).

Entre 59 y 40 Ma (Fig. 3; Tabla 3), un evento vicariante fragmentó el área ancestral de la familia, generando el área ancestral de *Sepioteuthis* y el del ACMR de Loligininae por otro (Figs. 4, 5a). Tal proceso podría estar asociado a un fenómeno inusual denominado “Máximo Termal”, ocurrido entre el Paleoceno y Eoceno (~55 Ma), en el cual aumentó significativamente la temperatura promedio (Uriarte, 2010), en especial en las zonas tropicales como las áreas costeras habitadas por los loliginidos. De hecho, Domingo *et al.* (2009) indican que, en tal periodo, el máximo térmico generó en el mar la expansión de la biota ecuatorial a altas latitudes y la relocalización de aguas profundas de altas a bajas latitudes, incluyendo cambios en los sentidos de las corrientes profundas, y un aumento en la salinidad y temperatura de las aguas superficiales. La alta temperatura y relocalización de las aguas pudieron restringir la distribución del ACMR de *Sepioteuthis* al Pacífico suroccidental y obligado al de Loligininae a permanecer en el Pacífico noroccidental, fragmentando su distribución ancestral. En el inicio de la historia de Loliginidae concordamos con Brakoniecki (1986) en la amplia distribución del grupo, pero a diferencia de este autor, se sugiere que la vicarianza inicial fue por el Máximo Termal Paleoceno-Eoceno y no por la apertura atlántica. Por otra parte, el área ancestral del Pacífico occidental propuesta en este estudio, durante el origen de la familia ya cumplía con ciertas características de hábitat acordes a la naturaleza ecológica e histórica del grupo, como: i) aguas poco profundas (Jereb *et al.*, 2010) y ii) un ambiente tropical típico de fines del Paleoceno (Mai, 1989; Iglesias & Gavilán, 2008).

Biogeografía histórica de *Sepioteuthis*

El ancestro de *Sepioteuthis* tuvo como área ancestral al Pacífico suroccidental, correspondiente a la porción sur del rango ancestral (Fig. 4; Tabla 3). Hace unos 40 Ma (56-19) en el Eoceno, comenzó un proceso de diversificación hacia el Atlántico suroccidental, gracias a las rutas existentes vía plataforma continental (Fig. 5b). Una ruta trans-oceánica sería poco viable por el modo de vida de los loliginidos (de hábitos nerítico-costero), por lo que la explicación de Anderson (2000b) sobre una posible ruta nerítica-costera es más probable. Aunque nuestros resultados, sugieren que la dispersión del Pacífico occidental al Atlántico occidental no fue cruzando el Estrecho de Bering, sino bordeando su boca sur, para luego migrar al Atlántico occidental desde el Pacífico oriental, pasando por el futuro Istmo del Panamá (Figs. 5a, 5b). *Sepioteuthis australis* aun

conserva el rango ancestral del género, en un área de alta diversidad de loliginidos (Fig. 1).

En el área del ACMR de *S. sepioidea* y *S. lessoniana* (Atlántico suroccidental/Pacífico suroccidental), se inician dos dispersiones hace unos 18 Ma, una al Atlántico noroccidental (vía margen continental, probablemente desde el Atlántico suroccidental) y otra al Pacífico noroccidental (vía margen continental, probablemente desde el Pacífico suroccidental). Una posterior vicarianza ocurrida hace menos de 18 Ma, separa la porción Atlántico noroccidental/Atlántico suroccidental del rango Pacífico noroccidental/Pacífico suroccidental. La explicación puede estar en el cierre del Istmo de Panamá (O’Dea *et al.*, 2007). El cierre pudo separar las áreas al disminuir el contacto entre las faunas del Pacífico oriental (área de transición entre el Pacífico occidental y el Atlántico occidental) y el Atlántico occidental. Luego, desapareció todo rastro del género en el Pacífico oriental. El paso del Pacífico oriental al Atlántico occidental pudo seguir una vía alternativa por el sur de Sudamérica (Paso de Drake). Sin embargo, la ruta centroamericana es más parsimoniosa y concordante con los análisis de S-Diva (Figs. 4, 5b).

A pesar de las distantes áreas entre algunas de las actuales especies, la monofilia del género no es cuestionada (Anderson, 1996, 2000b; Sales *et al.*, 2013) (Figs. 2, 3). Como lo plantea Anderson (2000b), la mayor relación filogenética entre especies distantes geográficamente (*i.e.*, *S. sepioidea* con *S. lessoniana*) que entre las más cercanas (*i.e.*, *S. lessoniana* con *S. australis*), fuerza alguna explicación. Anderson (2000b) propone que *S. australis* se separó de sus especies hermanas cuando Australia y la Antártica se separaron de Gondwana hace unos 150 Ma, mucho antes de la apertura atlántica. Nuestros resultados en cambio, sugieren la separación de *S. australis* de sus especies hermanas mucho después (~40 Ma), con un Océano Atlántico en plena formación. *S. sepioidea* y *S. lessoniana* se separan tras la apertura atlántica, infiriéndose migración en *Sepioteuthis* tanto en el Atlántico occidental como en el Indo-Pacífico occidental.

Biogeografía histórica de Loligininae

Hace unos 54 Ma (61-47) el área ancestral (Pacífico noroccidental) de esta subfamilia, se expande vía dispersión al Atlántico nororiental y Atlántico suroccidental (Fig. 4). A inicios del Eoceno, la ruta al Atlántico nororiental era factible bordeando el área nerítica de lo que será Asia, norte de África y Europa occidental. La dispersión hacia el Atlántico suroccidental pudo seguir los márgenes continentales de Asia, Bering y los márgenes occidental y oriental de Améri-

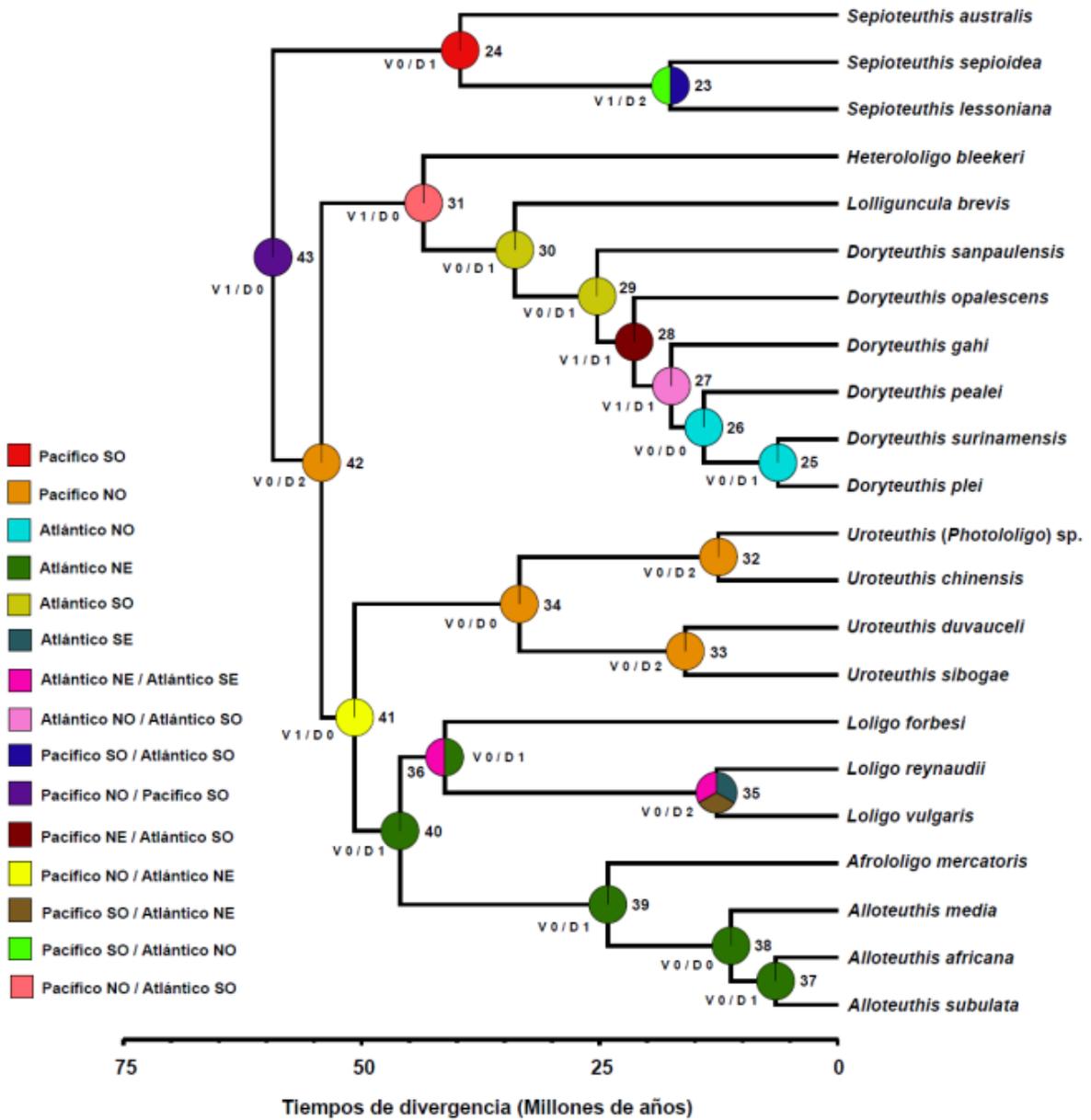


Figura 4. Reconstrucción de áreas ancestrales con S-Diva. Los colores representan áreas geográficas preestablecidas. V y D representan el número de eventos de vicarianza y dispersión surgidos a partir del área ancestral, respectivamente.

ca, usando en el último caso como corredor el futuro Istmo de Panamá (Fig. 5a).

El rango Pacífico noroccidental/Atlántico suroccidental (área ancestral correspondiente a uno de los dos clados principales de Loligininae y que incluye a los géneros *Heterololigo*, *Lolliguncula*, *Doryteuthis* y sus ACMR), se termina de consolidar hace unos 43 Ma (55-30), pero un evento vicariante lo fracciona, permaneciendo *Heterololigo* en el rango Pacífico noroccidental (siendo el primer linaje que diverge del clado) y el ACMR de *Lolliguncula* y *Doryteuthis* en el Atlántico suroccidental. La explicación de este evento, puede

estar dado en el hecho de que hace 40 Ma se dio inicio a la formación del Istmo de Panamá, fruto de dos procesos geológicos, la tectónica de placas y el vulcanismo (O’Dea *et al.*, 2007). El vulcanismo generó subducción en las placas del Pacífico y pudo tener notables efectos en la fauna marina como para fragmentar las poblaciones del Pacífico oriental y Atlántico occidental, en particular las asociadas a las placas cerca de la costa. Así, se considera que el corredor pudo ser una vía de paso solo al inicio de la historia de Loligininae. Por ejemplo, *Doryteuthis* no utilizó tal ruta para dispersarse (Fig. 5c). Otra explicación puede darse

Tabla 3. Resultados de análisis con S-Diva: Nodo; edad media, rango edad, ocurrencia de áreas ancestrales y probabilidad asociada. Edad en millones de años. A: Pacífico nororiental, B: Pacífico noroccidental, C: Pacífico suroriental, D: Pacífico suroccidental, E: Atlántico nororiental, F: Atlántico noroccidental, G: Atlántico suroriental y H: Atlántico suroccidental.

Nodo (Área ancestral)	Edad Nodo (Promedio)	Edad Nodo (Rango 95%)	Áreas	% Ocurrencia *Prob. > 0,9
23	17.6	36.5-5.5	DH	50*
23	17.6	36.5-5.5	DF	50*
24	39.6	55.5-19	D	100*
25	6.3	14-2.0	F	100*
26	14.1	24.5-6.5	F	100*
27	17.5	27.5-8.0	FH	100*
28	21.4	32-11.5	AH	100*
29	25.3	36.3-14	H	100*
30	33.9	46-20.5	H	100*
31	43.5	55.1-30.5	BH	100*
32	12.5	29-3.7	B	100*
33	16	35-5.0	B	100*
34	33.4	51-15.8	B	100*
35	12.7	34-2.8	EG	33.3*
35	12.7	34-2.8	G	33.3*
35	12.7	34-2.8	DE	33.3*
36	41.3	46.8-36	E	50*
36	41.3	46.8-36	EG	50*
37	6.5	15-2.0	E	100*
38	11.2	24-3.7	E	100*
39	24.1	41.5-11	E	100*
40	45.9	52-39.1	E	100*
41	50.7	-----	BE	100*
42	54.2	61-47	B	100*
43	59.3	64.8-53.1	BD	100*

en un proceso de fondo de extinción de la fauna de loliginidos en el Pacífico oriental, como también se indica en *Sepioteuthis* y más adelante al abordar la diversificación de *Doryteuthis*.

La actual distribución de *L. brevis* se explica por una dispersión del ACMR del clado conformado por esta especie y *Doryteuthis* iniciada hace unos 34 Ma desde el Atlántico suroccidental a la región noroccidental, vía márgenes continentales de América. Cuando el Istmo se cerró (13-3 Ma), la intensificación en la dirección de las corrientes hacia el norte en el Atlántico occidental facilitó esta dispersión. Así, la explicación para la distribución de *Lolliguncula* dista mucho del origen tetiánico que Brakoniecki (1986) postula para el género.

Hace unos 25 Ma (36-14), el ACMR de *Doryteuthis* retuvo el área del ACMR de *Lolliguncula* y *Doryteuthis* (Atlántico suroccidental). Tal área sólo permanece en *D. sanpaulensis*, la especie que primero diverge en el género. La extensión por dispersión del rango del ACMR de *Doryteuthis* al Pacífico nororiental (Fig. 4),

da como resultado el origen del área ancestral de todas las especies de *Doryteuthis* (salvo *D. sanpaulensis*), hace unos 21 Ma (32-11) y se explicaría por una ruta a lo largo de los márgenes continentales oriental y occidental de Sudamérica (Fig. 5c). El ACMR de *Doryteuthis* (salvo *D. sanpaulensis*) extiende su rango original (Pacífico nororiental/Atlántico suroccidental) por dispersión al Atlántico noroccidental (Fig. 4). Luego, tras un proceso vicariante se fragmenta el rango Pacífico nororiental del Atlántico noroccidental y suroccidental, conservando *D. opaslescens* el primer rango, mientras el ACMR de las restantes especies (*D. gahi*, *D. pealeii*, *D. surinamensis* y *D. plei*) el segundo rango (Fig. 4). La dispersión al Atlántico noroccidental se explica por migración vía márgenes continentales desde el Atlántico suroccidental (ruta más parsimoniosa). La posterior vicarianza de hace unos 21 Ma (32-11) en el Mioceno Temprano, puede explicarse por las características del Istmo en formación. Sudamérica y Centroamérica estaban separados por una vía amplia y profunda, incompatible con especies nerítico-costeras (O'Dea *et al.*, 2007).

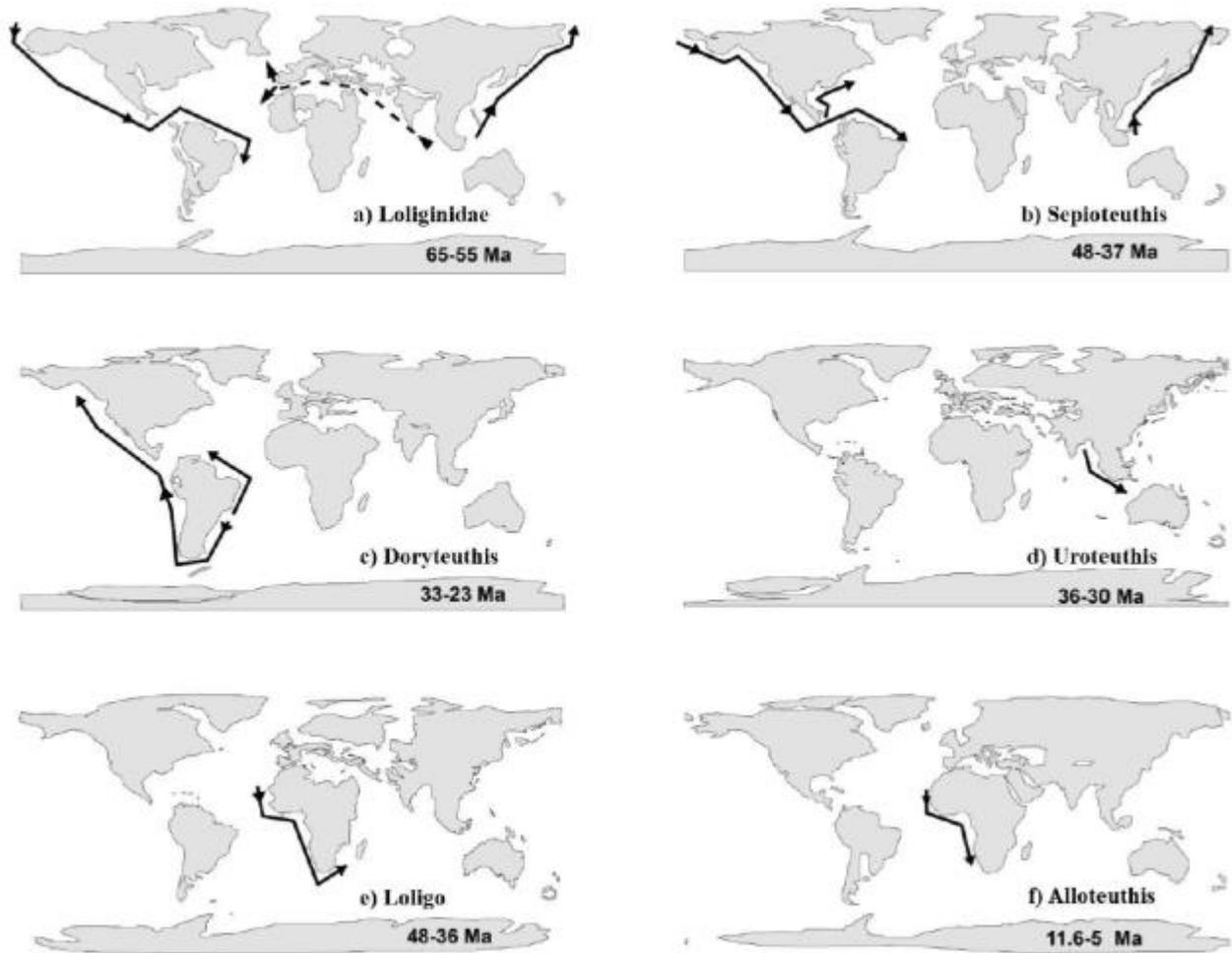


Figura 5. Representación simplificada de los principales eventos de vicarianza y dispersión en la biogeografía histórica de la familia Loliginidae. a) Fragmentación en Loliginidae y dispersión en *Sepioteuthis* y Loligininae; b) dispersión en *Sepioteuthis*; c) dispersión en *Doryteuthis*; d) dispersión en *Uroteuthis*; e) dispersión en *Loligo*; y f) dispersión en *Alloteuthis*.

El área ancestral de *D. gahi* y del ACMR de *D. pealei*, *D. surinamensis* y *D. plei* surge hace unos 17 Ma (27-8) en el Atlántico occidental (Fig. 3; Tabla 3). La actual distribución de *D. gahi*, sería una extensión del rango ancestral al Pacífico suroriental desde el Atlántico suroccidental, suponiendo un cruce al Pacífico por el sur de Sudamérica (Fig. 5c). Una posterior vicarianza separa el área Atlántico suroccidental/Pacífico oriental del Atlántico noroccidental. La explicación a la fragmentación podría estar en el efecto histórico del cruce de aguas pacíficas al Atlántico por un istmo en formación, aunque la profundidad de las aguas en la zona tampoco se descarta (Jackson & Budd, 1996; Schneider & Schmittner, 2006; O'Dea *et al.*, 2007). Es posible que las poblaciones del Atlántico Norte se hayan asociado a aguas al norte del cruce de las aguas del Pacífico, posibilitando el aislamiento entre las poblaciones atlánticas al norte y sur del cruce.

El efecto de las corrientes se habría mantenido también en el ACMR del clado constituido por *D. pealeii*, *D. surinamensis* y *D. plei*, y en el ACMR del clado *D. surinamensis* y *D. plei*, de quienes inferimos como área de distribución ancestral al Atlántico noroccidental.

Cerrándose la vía interoceánica, las aguas caribeñas no sufrirían el efecto de las aguas del Pacífico (O'Dea *et al.*, 2007), permitiendo a la Corriente del Golfo desplazar las aguas al norte en el Atlántico occidental (Voituriez, 2006). *Doryteuthis plei* por ejemplo, presente al norte y sur del Istmo del Panamá (sector atlántico) y cuyo ACMR sería contemporáneo o posterior al cierre del Istmo (6 Ma), se infiere una recuperación de la ruta ancestral sesgada por el cruce de las aguas del Pacífico. La actual distribución de *D. pealeii* y *D. surinamensis* (Atlántico noroccidental), como la del ACMR de estas especies y de *D. plei* sería por retención del área ancestral Atlántico norocci-

dental, fruto del evento vicariante en el ACMR de estas especies y de *D. gahi*. El origen de esta área (Atlántico noroccidental) estaría en la dispersión a este rango, desde el ACMR de todas las especies del género (salvo *D. sanpaulensis*) (Fig. 4). En *D. plei*, su actual distribución sería fruto de la extensión del área ancestral (Atlántico noroccidental) al Atlántico suroccidental. Hace 6 Ma (14-2), el cierre del canal era inminente (Guerrero, 1997). Sin el efecto de las aguas pacíficas, se facilitó la homogenización de las aguas atlánticas y la dispersión de *D. plei* vía plataforma continental al sur. De esta forma, la presencia de *D. plei* en el Atlántico suroccidental es una ganancia secundaria y no una retención del área asociada al nodo ancestral que comparte con *D. gahi*, *D. pealeii*, y *D. surinamensis* (Fig. 4).

En *Doryteuthis*, al relacionar la hipótesis filogenética con las áreas de distribución de sus especies (árbol de consenso bayesiano de las Figuras 2 y 3), se evidencia que las especies del Atlántico occidental están más relacionadas entre ellas que con sus congénicos del Pacífico oriental, siendo esto concordante con los resultados arrojados por BaTS, excepto el caso de *D. sanpaulensis*, primera especie que diverge en el grupo. La explicación para esto puede estar dada en que *D. sanpaulensis*, a diferencia de las otras especies, fue la única que retuvo el área ancestral Atlántico suroccidental. El ACMR del resto del género extendió este rango al Pacífico nororiental vía dispersión. Sin embargo, posteriormente los ACMR de las especies con distribución exclusiva en el Atlántico (*D. pealei*, *D. surinamensis* y *D. plei*), perdieron por vicarianza el área ancestral Atlántico suroccidental, fragmentación ocurrida en el ACMR de estas especies y *D. gahi* (Fig. 4). En el Pacífico oriental, tras la colonización del género con *D. opalescens*, hubo una pérdida de su presencia en el área del Pacífico suroriental y posteriormente una recolonización en esta área desde el Atlántico suroccidental con *D. gahi*.

Los tiempos de divergencia sugieren que el ancestro de *Doryteuthis* y los posteriores eventos vicariantes y de dispersión que originaron su actual distribución, fueron tras la fragmentación del Mar de Tetis y no debido a la apertura atlántica. Se difiere de Anderson (2000b) en el papel dado al Istmo de Panamá como corredor de especies, pero se reconoce como barrera geográfica a las especies del género. Por ejemplo, el ingreso de aguas del Pacífico al Atlántico a través de esta zona, fue más un elemento de aislamiento de las poblaciones que de flujo entre ellas. Anderson (2000b), sugiere la existencia de especies hermanas recientes entre ambos océanos como *D. opalescens* (Pacífico oriental) y *D. pealei* (Atlántico occidental). Sin embargo, nuestra hipótesis filogenética y biogeográfica

no las reconoce como hermanas (Figs. 2-4). Las especies del género (posibles excepciones *D. surinamensis* y *D. plei*) se habrían separado previo al cierre del Istmo ocurrido entre 10 y 5 Ma (O'Dea *et al.*, 2007). La apertura atlántica no diversificó el género (la vicarianza inferida es de otra naturaleza), aunque su efecto a largo plazo (aislamiento de las poblaciones tras el cierre del canal Pacífico-Atlántico), si consolidaría la separación, al cerrar una posible vía de dispersión con el surgimiento del Istmo de Panamá.

El ACMR del otro clado principal de Loligininae (incluye a los géneros *Uroteuthis*, *Loligo*, *Afrololigo*, *Alloteuthis* y sus ACMR), se distribuyó en el Pacífico noroccidental/Atlántico nororiental (Fig. 4). Su origen se data en 51 Ma y su amplia distribución se explica porque el ACMR de este ancestro tuvo como área original al Pacífico noroccidental. Tras una dispersión (hace 54 y 51 Ma) alcanza al Atlántico nororiental, vía las rutas neríticas interoceánicas existentes a principios del Eoceno como Asia, África y Europa (Fig. 5a). La distribución se fragmenta por vicarianza, surgiendo hace 46 Ma (52-39), el área Atlántico nororiental para el clado *Loligo*, *Afrololigo*, *Alloteuthis* y sus ACMR y, Pacífico noroccidental hace 33 Ma (51-16) para *Uroteuthis* y sus ACMR (Fig. 5a). Tal fragmentación es el único mecanismo consistente con la deriva continental, facilitada por la característica de la familia de habitar márgenes continentales y la formación del Océano Índico. Por otra parte, la retención del Pacífico noroccidental en el ACMR de *Uroteuthis* y en el clado (*U. Photololigo* sp.-*U. chinensis*) y (*U. duvauceli*-*U. sibogae*), implica que la actual distribución del género (más amplia que su ACMR), ha sido por dispersión del Pacífico noroccidental al suroccidental vía márgenes continentales, ocurrida independientemente en los ACMR de estas especies entre 16 y 12 Ma atrás (Fig. 5d).

El ACMR de *Loligo*, *Afrololigo* y *Alloteuthis* y sus ACMR, tuvo como área ancestral hace unos 46 Ma (52-39), al Atlántico nororiental (Tabla 3; Fig. 4). Tal rango permaneció por casi 40 Ma (permaneciendo en todos los ACMR incluidos en el clado que abarca los géneros *Afrololigo* y *Alloteuthis*). Sin embargo, en los ACMR de *A. mercatoris* y *A. africana* hace unos 24 y 6 Ma, respectivamente, inician un proceso de dispersión al Atlántico suroriental, el cual permanece en estas especies. Esta dispersión, pudo seguirse vía plataforma continental desde la costa occidental africana. Que el ACMR de las especies asociadas a *Loligo*, *Afrololigo* y *Alloteuthis* estuviera en el Atlántico nororiental (Fig. 4), lo mismo que los ACMR de los clados internos (ya sea como única área o como parte de su distribución) y las especies propiamente tal (salvo *L. reynaudii*), podría indicar un origen tetiánico para el grupo (Figs. 5e-5f).

Un aval a esta idea es que el cierre del Mar de Tetis en el Mioceno (entre 25 y 5 Ma), fue posterior a la existencia de tal ancestro datado hace unos 46 Ma. También podría tratarse de vestigios de la colonización de loliginidos en el noreste del incipiente Atlántico que separaba Europa y África de las Américas.

El ACMR de *Loligo* denota la consecuencia de la dispersión del ACMR del clado *Loligo*, *Afrololigo* y *Alloteuthis*, desde el Atlántico nororiental al suroriental, vía costa atlántica. S-Diva muestra una probabilidad modesta para el evento ($P = 0,5$), pero es la ruta inferida más parsimoniosa. *L. forbesi* retiene el área del ACMR de *Loligo*, *Afrololigo* y *Alloteuthis*, mientras *L. vulgaris* mantiene la distribución del ACMR de *Loligo*, gracias a que el ACMR de esta especie lo ha conservado. La distribución de *L. reynaudii* implica una dispersión adicional del ACMR de esta especie y *L. vulgaris*, del Atlántico suroriental al Pacífico suroccidental vía márgenes continentales de la costa africana y asiática, hace 13 Ma (34-3).

El clado que incluye a *Uroteuthis*, *Loligo*, *Afrololigo* y *Alloteuthis*, muestra que *Afrololigo* y *Alloteuthis* cercanas geográficamente a *Loligo*, están más emparentadas con este último género que con *Uroteuthis* (Figs. 2, 3). La cercanía filogenética de *Afrololigo* y *Alloteuthis* ha sido extensamente documentada (Vecchione *et al.*, 1998, 2005; Anderson, 2000a, 2000b). Sólo Alexeyev (1992) sugiere mayor relación entre una de las especies de *Loligo* (*L. forbesi*) y *Uroteuthis*.

Se comparte con Anderson (2000b) la importancia de la dispersión para entender la distribución de Loliginidae y en ciertos casos su dirección (*v gr.* dispersión de *Sepioteuthis* vía Bering). La cladogénesis tetiánica y la correlación de la distribución con la apertura atlántica y cierre tetiánico no es sustentada por los resultados obtenidos, que indican que la apertura y expansión atlántica es relevante para consolidar distribuciones ancestrales de aislamientos previos y en impedir rutas transoceánicas por mar abierto. La fragmentación atlántica y clausura del Mar de Tetis no explican la distribución del grupo, ni necesariamente la relación filogenética en especies con cercanía geográfica. De hecho, de seis eventos vicariantes sólo uno se relaciona al movimiento de placas y apertura oceánica (ACMR de *Uroteuthis*, *Loligo*, *Afrololigo* y *Alloteuthis*), y no coincide con el aislamiento y separación sugerido por Brakoniecki (1986), ni con sus especies tetiánicas (*Sepioteuthis* y *Lolliguncula*), ni con la datación del evento (Fig. 4).

CONCLUSIONES

Los resultados avalan un origen en el Pacífico occidental y no del Mar de Tetis para la familia

Loliginidae. El proceso histórico predominante en la distribución de esta familia es la dispersión. Los procesos vicariantes como la apertura del Océano Atlántico a raíz del movimiento de placas tectónicas previamente pro-puesto por Brakoniecki (1986), y complementado por Anderson (2000a, 2000b), no jugarían un papel relevante en la diversificación de Loliginidae. Se concuerda con Brakoniecki (1986) en: i) la monofilia de Loliginidae, ii) la cercanía filogenética de las especies geográficamente cercanas, iii) la divergencia temprana de *Sepioteuthis* del resto de los loliginidos, y iv) la vicarianza como uno de los agentes modeladores (pero no el principal) del patrón de distribución de la familia.

La hipótesis filogenética propuesta concuerda con Anderson (2000a, 2000b) y Sales *et al.* (2013), otorgando fuerte sustento al patrón histórico de que especies cercanas geográficamente comparten ancestros comunes. Así, las “especies americanas” de *Doryteuthis* convergen en las costas occidental y oriental de las Américas, *Alloteuthis* se agrupa en la costa occidental de Europa y África, y *Uroteuthis* se distribuye en el Indo-Pacífico occidental. A nivel genérico, la afinidad filogenética y geográfica de *Lolliguncula brevis* y *Doryteuthis* (incluye la rama atlántica de *D. gahi*), sustenta su integración en la tribu Lolligunculini (Brakoniecki, 1986; Anderson, 2000a, 2000b).

Finalmente, la inclusión de más especies y genes, el uso de la señal filogenética y datación fósil del reloj molecular, permiten sugerir un escenario consistente y alternativo para el origen y diversificación de la familia Loliginidae, donde sus hábitos nerítico-costero favorecieron múltiples procesos de dispersión histórica en los márgenes continentales y donde la vicarianza por deriva continental no jugaría un papel importante en su diversificación.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestros agradecimientos a Mr. Yu Yan de la Universidad de Sichuan por sus invaluable recomendaciones metodológicas en el uso del Programa Rasp. Esta investigación fue parcialmente financiada por el proyecto FONDECYT-1140692 de CEH y por el proyecto FONDECYT-1130266 de CMI. PMU y RJR agradecen a la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción por las Becas de Doctorado recibidas. Además, RJR agradece a Becas de Doctorado de CONICYT.

REFERENCIAS

Alexeyev, D.O. 1992. The systematic position of bioluminescent squids of family Loliginidae (Cephalopoda, Myopsida). Zool. Zh., 71: 12-23.

- Anderson, F.E. 1996. Preliminary cladistic analyses of relationships among loliginid squids (Cephalopoda: Myopsida) based on morphological data. *Am. Malacol. Bull.*, 12: 113-128.
- Anderson, F.E. 2000a. Phylogenetic relationships among loliginid squids (Cephalopoda: Myopsida) based on analyses of multiple data sets. *Zool. J. Linnean Soc.*, 130: 603-633.
- Anderson, F.E. 2000b. Phylogeny and historical biogeography of the loliginid squids (Mollusca: Cephalopoda) based on mitochondrial DNA sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 15(2): 191-214.
- Bonnaud, L., R. Boucher-Rodoni & M. Monnerot. 1994. Phylogeny of decapod cephalopods based on partial 16S rDNA nucleotide sequences. *C.R. Acad. Sci.*, 317: 581-588.
- Bonnaud, L., R. Boucher-Rodoni & M. Monnerot. 1996. Relationship of some coleoid cephalopods established by 3' end of the 16S rDNA and cytochrome oxidase III gene sequence comparison. *Am. Malacol. Bull.*, 12: 87-90.
- Bonnaud, L., R. Boucher-Rodoni & M. Monnerot. 1997. Phylogeny of cephalopods inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 7: 44-54.
- Brakoniecki, T.F. 1986. A generic revision of the family Loliginidae (Cephalopoda: Myopsida) based primarily on the comparative morphology of the hectocotylus. Ph.D. Dissertation, University of Miami, Coral Gables, FL, 163 pp.
- Briggs, J.C. 1970. Tropical shelf zoogeography. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 38(7): 131-138.
- Briggs, J.C. 2003. The biogeographic and tectonic history of India. *J. Biogeogr.*, 30: 381-388.
- Briggs, J.C. 2006. Proximate sources of marine biodiversity. *J. Biogeogr.*, 33: 1-10.
- Cain, S. 1944. *Foundations of plant geography*. Haper & Brothers, New York, 556 pp.
- Clarke, M.R. 2003. Potential of statoliths for interpreting coleoid evolution: a brief review. *Berliner Paläobiol. Abh.*, 3: 37-47.
- Clarke, M.R. & J.E. Fitch. 1979. Statoliths of cenozoic teuthoid cephalopods from north America. *Paleontology*, 22: 479-511.
- Clarke, M.R. & L. Maddock. 1988. Statoliths of fossil coleoid cephalopods. In: M. Clarke & E. Trueman (eds.). *The Mollusca. Paleontology and neontology of cephalopods*. Academic Press, San Diego, pp. 153-168.
- Cowman, P.F. & D.R. Bellwood. 2013. The historical biogeography of coral reef fishes: global patterns of origination and dispersal. *J. Biogeogr.*, 40: 209-224.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor, Caracas, 1731 pp.
- Croizat, L. 1962. *Principia Botanica: or beginnings of botany (with sketches by the author)*. Publicado por el autor, Caracas, 1821 pp.
- Croizat, L. 1964. *Space, time, form: the biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas, 881 pp.
- Domingo, L., N. López, M. Leng & S. Grimes. 2009. Registro del máximo térmico del límite Paleoceno-Eoceno en las secciones de Claret y Tendrúy y su relación con los yacimientos de mamíferos de Trepmp (unidad surpirenaica central, Lérida). *Paleolucitana*, 1: 161-167.
- Drummond, A.J., M.A. Suchard, D. Xie & A. Rambaut. 2012. Bayesian phylogenetics with beauti and the beast 1.7. *Mol. Biol. Evol.*, 29: 1969-1973.
- Dyer, B.S. & M.W. Westneat. 2010. Taxonomy and biogeography of the coastal fishes of Juan Fernández Archipelago and Desventuradas Islands, Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 45(S1): 589-617.
- Edgar, R.C. 2004. Muscle: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucl. Acids Res.*, 32(5): 1792-1797.
- Gaither, M.R. & L.A. Rocha. 2013. Origins of species richness in the Indo-Malay-Philippine biodiversity hotspot: evidence for the centre of overlap hypothesis. *J. Biogeogr.*, 40: 1638-1648.
- Guerrero, J. 1997. Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. In: R. Kay, R. Madden, R. Cifelli & J. Flynn (eds.). *Vertebrate paleontology in the neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 15-43.
- Iglesias, D. & A. Gavilán. 2008. Aportaciones a la interpretación de los sedimentos del tránsito Cretácico Superior-Paleoceno en la ciudad de Zamora, suroeste de la cuenca del Duero. *Bol. Geol. Min.*, 119(2): 181-200.
- Jackson, J.B. & A.F. Budd. 1996. Evolution and environment: introduction and overview. In: J. Jackson, A. Budd & A. Coates (eds.). *Tropical America*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 1-20.
- Jereb, P., M. Vecchione & C.F. Roper. 2010. Family Loliginidae. In: P. Jereb & C.F. Roper (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 2. Myopsid and oegopsid squids*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, N°4, Rome, pp. 38-117.

- Kuhn, T.S., A.Ø. Mooers & G.H. Thomas. 2011. A simple polytomy resolver for dated phylogenies. *Methods Ecol. Evol.*, 2: 427-436.
- Kröger, B., J. Vinther & D. Fuchs. 2011. Cephalopod origin and evolution: a congruent picture emerging from fossils, development and molecules. *Bioessays*, 33: 602-613.
- Kyne, P.M. & C.A. Simpfendorfer. 2007. A collation and summarization of available data on deepwater chondrichthyans: biodiversity, life history and fisheries. A report prepared by the IUCN SSC Shark Specialist Group for the Marine Conservation Biology Institute, 137 pp.
- Lindgren, A.R., M.S. Pankey, F.G. Hochberg & T.H. Oakley. 2012. A multi-gene phylogeny of cephalopoda supports convergent morphological evolution in association with multiple habitat shifts in the marine environment. *BMC Evol. Biol.*, 12: 15 pp.
- Lomolino, M., B.R. Riddle, R.J. Whittaker & J.H. Brown. 2010. *Biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland, 764 pp.
- Maddison, W.P. & D.R. Maddison. 2011. Mesquite 2.75. [<http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html>]. Revisado: 10 Junio 2015.
- Mai, D. 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Syst. Evol.*, 162: 79-91.
- Morrone, J. 2002. El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales. *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, 61(3-4): 1-14.
- O'Dea, A., F. Rodríguez, C. De Gracia & A. Coates. 2007. Patrimonio paleontológico. La paleontología marina en el Istmo de Panamá. *Canto Rodado*, 2: 149-179.
- Okolodkov, Y.B. 2010. *Biogeografía marina*. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche, 217 pp.
- Parker, J., A. Rambaut & O.G. Pybus. 2008. Correlating viral phenotypes with phylogeny: accounting for phylogenetic uncertainty. *Infect. Genet. Evol.*, 8: 239-246.
- Posada, D. 2008. JModelTest: Phylogenetic model averaging. *Mol. Biol. Evol.*, 25: 1253-1256.
- Rambaut, A. 2012. Figtree version 1.4.0. [<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>]. Revisado: 30 Junio 2015.
- Rambaut, A. & A.J. Drummond. 2009. Tracer version 1.5.0. [<http://beast.bio.ed.ac.uk>]. Revisado: 30 Junio 2015.
- Rambaut, A. & A.J. Drummond. 2010. TreeAnnotator version 1.6.1 (computer program). [<http://beast.bio.ed.ac.uk>]. Revisado: 30 Junio 2015.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.*, 46(1): 195-203.
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. Van Der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard & J.P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.*, 22: 539-542.
- Roper, C.F., R.E. Young & G.L. Voss. 1969. An illustrated key to the families of the order Teuthoidea (Cephalopoda). *Smithsonian Contrib. Zool.*, 13: 1-32.
- Sales, J.B., P.W. Shaw, M. Haimovici, U. Markaida, D.B. Cunha, J.S. Ready, W.M. Figueiredo-Ready, F. Angioletti, H. Schneider & I. Sampaio. 2013. New molecular phylogeny of the squids of the family Loliginidae with emphasis on the genus *Doryteuthis* Naef, 1912: mitochondrial and nuclear sequences indicate the presence of cryptic species in the southern Atlantic Ocean. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 68(2): 293-299.
- Schneider, B. & A. Schmittner. 2006. Simulating the impact of the Panamanian seaway closure on ocean circulation, marine productivity and nutrient cycling. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 246: 367-380.
- Suess, E. 1893. Are great ocean depths permanent? *Nat. Sci.*, 2: 180-187.
- Tamura, K., G. Stecher, D. Peterson, A. Filipiński & S. Kumar. 2013. Mega6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol. Biol. Evol.*, 30(12): 2725-2729.
- Uriarte, A. 2010. Historia del clima de la tierra. [<http://www.elkar.com>]. Revisado: 15 Junio 2015.
- Vecchione, M., T.F. Brakoniecki, Y. Natsukari & R.T. Hanlon. 1998. A provisional generic classification of the family Loliginidae. In: N.A. Voss, M. Vecchione, R.B. Toll & M.J. Sweeney (eds.). *Systematics and biogeography of cephalopods*. *Smithsonian Contrib. Zool.*, 586: 215-222.
- Vecchione, M., E. Shea, S. Bussarawit, F.E. Anderson, D. Alexeyev, C. Lu, T. Okutani, M. Roeleveld, C. Chotiayaputta, C.F. Roper, E. Jorgensen & N. Sukramongkol. 2005. Systematics of Indo-West Pacific loliginids. *Phuket Mar. Biol. Cent. Res. Bull.*, 66: 23-26.
- Voituriez, B. 2006. *La corriente del Golfo*. Ediciones UNESCO, París, 207 pp.
- Xia, X. & Z. Xie. 2001. Dambe: software package for data analysis in molecular biology and evolution. *J. Hered.*, 92(4): 371-373.
- Xia X., Z. Xie, M. Salemi, L. Chen & Y. Wang. 2003. An index of substitution saturation and its application. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 26: 1-7.
- Young, R.E., M. Vecchione & D.T. Donovan. 1998. The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 20: 393-420.

Yu, Y., A.J. Harris, C. Blair & X.J. He. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 87: 46-49.

Received: 16 March 2016; Accepted: 7 October 2016