

Fecha de presentación del Informe: Día  Mes  Año **1. Datos generales del Proyecto**

|                                                                                                                                                                               |                  |                    |                    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|--------------------|--------------------|
| Código del proyecto: 71028                                                                                                                                                    |                  |                    |                    |
| Título del proyecto: Patrones de diversificación morfológica y funcional de peces marinos, expuestos a condiciones ambientales contrastantes. Pacífico oriental versus Caribe |                  |                    |                    |
| Facultad o Instituto Académico: Ciencias Naturales y Exactas                                                                                                                  |                  |                    |                    |
| Departamento o Escuela: Biología                                                                                                                                              |                  |                    |                    |
| Grupo (s) de investigación: Ecología de Arrecifes Coralinos; Sistemática, Evolución y Biogeografía Animal (SEyBA)                                                             |                  |                    |                    |
| Entidades:                                                                                                                                                                    |                  |                    |                    |
| Palabras claves: Filogenia, Istmo de Panamá, Geografía de la especiación.                                                                                                     |                  |                    |                    |
| Investigadores <sup>1</sup>                                                                                                                                                   | Nombre           | Tiempo asignado    | Tiempo dedicado    |
| Investigador Principal                                                                                                                                                        | Jose Tavera      | 10 horas semanales | 10 horas semanales |
|                                                                                                                                                                               |                  |                    |                    |
| Coinvestigadores                                                                                                                                                              | Peter Wainwright | 3 horas semanales  | 3 horas semanales  |
|                                                                                                                                                                               |                  |                    |                    |
|                                                                                                                                                                               |                  |                    |                    |
| Otros participantes                                                                                                                                                           |                  |                    |                    |

**2. Resumen ejecutivo:**

Se espera que describa el proyecto, planteamiento del problema, objetivos, metodología, principales resultados obtenidos y las conclusiones. La extensión debe ser de máximo de 500 palabras (en español y en inglés).

<sup>1</sup> Todas las personas relacionadas en el informe y que participen en el proyecto deben haber suscrito el acta de propiedad intelectual de acuerdo con los formatos establecidos.

El levantamiento del istmo de Panamá fue un prolongado y complejo proceso geológico ocurrido durante los últimos 15 millones de años (Ma), que dejó consecuencias evidentes en la circulación global, patrones climáticos, biogeografía, ecología y evolución tanto de la fauna terrestre como de la marina (Stehli & Webb, 1985). La notable similitud morfológica hallada en un elevado número de pares de especies de peces, una a cada lado del continente americano, llevó a (Jordan, 1908), a enlistarlas e hipotetizar acerca de la estrecha afinidad existente entre ellas. Dos ideas principales extraídas del trabajo de Jordan constituyen la base para la hipótesis de esta propuesta. 1) El ancestro común de las especies separadas por el istmo vivía esencialmente bajo las mismas condiciones desde finales del Mioceno hasta el levantamiento total de esta barrera. 2) *“una vez separadas las especies estas se modifican en una **dirección continua** inducida por la selección en el medio ambiente local”*. En esta frase Jordan reconoce que las condiciones ambientales pueden dirigir el cambio morfológico. Por lo tanto, el objetivo general de este trabajo radica en **comparar** la tasa de evolución morfológica de algunos pares de especies hermanas pertenecientes a diferentes familias de peces, con distintas historias de vida y que habitan a cada lado del istmo de Panamá. Para esto se debe reconstruir la historia evolutiva de algunas familias de peces marinos que se pudieron haber diversificado y especiado debido al levantamiento del istmo de Panamá. Identificar los pares de especies hermanas transístmicos y no transístmicos además de las poblaciones de especies circuntropicales. Calibrar el tiempo de divergencia de todos los eventos de especiación atribuibles al istmo panameño. Calcular la tasa de evolución morfológica usando la geografía (i.e Pacífico oriental versus Caribe) como descriptor, y finalmente determinar si existen patrones de convergencia detectables entre los diferentes taxa de cada lado de la barrera que puedan asociarse con características ambientales. Para lo anterior se pretenden coleccionar especies ícticas de importancia comercial previamente identificadas como geminadas o circuntropicales en mercados locales tanto en el Pacífico como en el Atlántico colombiano. Se extraerá ADN y se amplificaran una serie de 8 genes (entre mitocondriales y nucleares) con el fin de reconstruir la historia evolutiva (i.e filogenia), y corroborar el parentesco directo entre los putativos pares geminados. Así mismo las filogenias serán calibradas en el tiempo y usadas para relacionar la tasa de evolución morfológica con el tiempo de divergencia. Los caracteres morfológicos a usarse son caracteres funcionales asociados, tanto a la alimentación como a la locomoción, dos de los principales ejes en los cuales la selección natural opera constantemente, y que pueden ser asociados con las condiciones ambientales dominantes. Dadas las diferentes condiciones climatológicas y oceanográficas, entre el Pacífico oriental y el Caribe, se espera que las tasas de evolución morfológica de las especies trans-ístmicas sean diferentes en magnitud y/o dirección con respecto a los pares de especies hermanas que pertenecen a la misma región.

### 3. Síntesis del proyecto:

En una extensión máxima de 5 páginas, se debe mostrar el cumplimiento de los objetivos del proyecto y debe incluir:

Tema

Objetivos: general y específicos

### **General**

- Comparar la tasa de evolución morfológica de algunos pares de especies hermanas pertenecientes a diferentes familias de peces, con distintas historias de vida y que habitan a cada lado del istmo de Panamá.

### **Específicos**

- Reconstruir la historia evolutiva de algunas familias de peces marinos que se pudieron haber diversificado y especiado debido al levantamiento del istmo de Panamá
- Identificar mediante técnicas moleculares los pares de especies hermanas transístmicos y no transístmicos además de poblaciones de especies circumtropicales
- Calibrar el tiempo de divergencia de todos los eventos de especiación atribuibles al istmo panameño.
- Determinar si existe relación entre el tiempo de divergencia y la diferenciación morfológica.
- Medir una serie de caracteres morfológicos que contengan información funcional.
- Calcular la tasa de evolución morfológica usando la geografía (i.e Pacífico oriental versus Caribe) como descriptor.
- Comprobar si existe una señal morfológica identificable en la historia evolutiva de las familias asociada a la geografía.
- Determinar si existen patrones de convergencia detectables entre los diferentes taxa de cada lado de la barrera que puedan asociarse con características ambientales.

### **Metodología**

La colecta de especies se realizó en diferentes campos pesqueros y mediante salidas de campo dirigidas. La cantidad de ejemplares muestreados por especie varió entre 2-20 individuos por especie. De todas las especies se extrajo músculo o aleta y se preservó en etanol al 96% para la posterior extracción de ADN. La identificación de las especies se realizó mediante las claves existentes para las respectivas familias, así como bibliografía especializada (Allen & Robertson, 1994; Cervigón, 1993; Chirichigno & Cornejo, 2001; Courtenay & Walter, 1961; Hoese & Moore, 1998; Lindeman & Toxey, 2002; McKay & Schnider, 1995; Rojas & Zapata, 2006; Rubio & Angulo, 2003).

La extracción de ADN se realizó mediante la digestión de 250 mg (aprox.) de tejido usando proteinasa K en un amortiguador de rompimiento (10 mM Tris, 400 mM NaCl, 2 mM EDTA, 1% SDS), la solución se dejó incubando durante, aproximadamente, 18 horas a 55 °C. Posteriormente, se purificó el ADN con cloroformo y precipitación en etanol (Sambrook, Fritsch, & Maniatis, 1989).

Se usarón los marcadores moleculares, TMO4c4, RAG1 RAG2, S7, COI, CytB, y 16S. Los fragmentos fueron amplificados mediante reacciones de PCR (*Polymerase Chain Reaction* por sus siglas en inglés), con cebadores universales o específicos según fue el caso. Los programas de amplificación siguieron los criterios de las referencias especializadas (Bernardi, Alva-Campbell, Gasparini, & Floeter, 2008; Bernardi & Lape, 2005; Rocha, Lindeman, Rocha, & Lessios, 2008, Tavera et., 2012). La secuenciación se realizó en las dos direcciones y las secuencias fueron editadas con el programa Geneious v5.0 (Biomatters).

El programa jModelTest 0.1.1 (Posada, 2008), se uso para determinar el modelo de sustitución que mejor se ajustó a los datos para cada uno de los fragmentos. Para la reconstrucción filogenética se usó BEAST2 (Bouckaert et al., 2014) ajustando los probabilidades *a priori* al modelo evolutivo sugerido por jModeltest permitiendo que los valores fueran recalculados durante la corrida. Cuatro cadenas de Markov fueron usadas para muestrear la superficie del espacio de probabilidad en dos corridas simultáneas pero independientes usando dos árboles tomados al azar como inicio para la exploración. Para diagnosticar la corrida se usará el programa Tracer 1.6 (Drummond & Rambaut, 2007).

El método Bayesiano de coalescencia multi-específico y multi-locus (\*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 información temporal fue introducida al análisis mediante el método del legado, usando la información proveniente de otro estudio (Near et al., 2013) con un nivel de inclusión de especies superior pero con el suficiente traslape para calibrar los nodos

compartidos. Para comparar los valores del tiempo de divergencia de cada nodo que une a los diferentes pares de especies hermanas, el valor fue extraído como un intervalo de credibilidad que incluye la incertidumbre en la calibración además del de la reconstrucción filogenética.

Los caracteres morfológicos, en su mayoría funcionales, que se usaron pueden verse en detalle en (Price, Tavera, Near, & Wainwright, 2013, Tavera et al., 2018). La comparación se realizó mediante la diferencia encontrada entre los valores hallados para las especies con pares hermanos transístmicos.

#### Resultados obtenidos:

Los resultados obtenidos pueden dividirse en dos grupos, uno de peces óseos y el otro de cartilaginosos. En el primer caso tenemos datos para la familia Haemulidae, una importante familia de peces de la plataforma continental y el margen costero de todo el mundo. Y el segundo caso de estudio corresponde a la familia Sphyrnidae, tiburones conocidos comúnmente como tiburones martillo, por la especialización que presentan en su cabeza. A continuación se presentan los principales resultados de manera separada.

#### **Familia Haemulidae (peces oseos):**

Hasta el momento de este informe tenemos la filogenia completa y publicada de la familia haemulidae, sobre la cual nos enfocamos en los siguientes párrafos. Los análisis filogenéticos en el conjunto de genes concatenados revelaron inconsistencias taxonómicas. Sin embargo, la monofilia de Haemulinae y Plectorhinchinae se vio respaldada por probabilidades posteriores de 1 y bootstrapping de 100%. Dados los muchos conflictos taxonómicos, se resumen y propone un nuevo arreglo taxonómico. Algunas relaciones entre los géneros Haemulidae, particularmente dentro de Haemulinae, no se resolvieron completamente, y pueden ser difíciles de recuperar dada la radiación aparentemente rápida de estos clados; aunque hay un fuerte apoyo para la mayoría de ellos. Nuestro análisis filogenético incluye alrededor de un 45% más de especies de Haemulidae (97 spp) que las presentadas anteriormente (Sanciagco et al., 2011, 56 spp; Tavera et al., 2012, 54 spp). Si bien nuestros análisis generalmente respaldan los resultados previos, también hay algunos hallazgos novedosos.

La filogenia calibrada de este grupo estima un valor medio de 48.3 Ma, para la división inicial de Haemulinae y Plectorhinchinae que están casi geográficamente aisladas en la actualidad. La edad de la corona de Haemulinae (incluye todas las especies del Nuevo Mundo) abarcó desde 36.5 a 27.5 Ma con un valor promedio de 31.8 Ma.

Veintiún pares de especies hermanas se identificaron. Se encontraron dos grupos de

pares bien separados en el grado de superposición de rango. Entre los 13 pares alopátricos, seis fueron pares geminados separados por el istmo panameño y dos pares no identificados previamente incluyen cada uno un miembro de las Islas Galápagos y el otro del Caribe. Entre los 13 pares alopátricos fue el istmo panameño la barrera geográfica más común, separando seis pares geminados, con edades comprendidas entre 2.95 y 14.12 Ma. Un patrón interesante se puede ver en dos especies endémicas de Galápagos, cada una de las cuales tiene una especie hermana en el Atlántico occidental y no en el Pacífico oriental adyacente como se pudiera esperar.

La diversidad morfológica y funcional entre las especies de roncós parece estar relacionada con la ecología de la alimentación. Los comederos bentónicos tienden a tener bocas más anchas, mayor ventaja mecánica de la apertura de la mandíbula inferior, mayor protrusión de la mandíbula, branquiespinas más cortas y una forma de cuerpo profundo. Los comederos de media agua tienden a ser alargados y de cuerpo delgado, con bocas angostas, proceso ascendente premaxilar más corto y largas branquiespinas.

Algunos caracteres como el color del cuerpo y la longitud de las branquiospinas, caracteres con alto contenido adaptativo, fueron consistentemente diferentes entre las especies de cada par. Se evidenció una tendencia lógica asociada con el océano en el que habitan las especies.

### **Familia Sphyrnidae (tiburones):**

Se elaboró una filogenia calibrada enfocada solo en algunas especies de tiburones martillo. Esta reconstrucción fue usada como referencia para las comparaciones morfológicas y de divergencia genética entre las poblaciones alopátricas de la especie *Sphyrna tiburo* cuyas sub especies se encuentran separadas una a cada lado del istmo de Panamá. Nuestros resultados indican que esta separación ocurrió hace aproximadamente un millón de años. A pesar de ser una separación tan reciente las diferencias morfológicas y genéticas son evidentes y corresponden a los patrones ecológicos encontrados en los pares de especies de los Haemulidos.

### **Principales conclusiones y/o recomendaciones**

Existen muchos procesos que pueden resultar en asincronía en la divergencia entre especies transístmicas (Lessios, 1998). A pesar de que esta variación puede ser aleatoria, las diferencias ecológicas entre los pares más divergentes pudieran indicar algún patrón relacionado con la ecología de las especies. Sin embargo, no se puede descartar que las extinciones pudieron tener 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).

De acuerdo con Knowlton & Weigt (1998), aquellas especies asociadas con manglares, aguas turbias costeras e incluso 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 totalmente en los hemúlidos donde los datos presentados muestran 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 seis pares de especies transístmicas 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.

En cuanto a los tiburones la marcada diferencia entre las supuestas sub especies en su morfología indica que se trata de especies totalmente separadas desde hace aproximadamente un millón de años. Además, sus diferencias ecológicas corresponden con los resultados de los peces óseos, en donde la ecología del océano parece dejar una señal adaptativa coherente entre las especies de los pares transístmicos.

Considero que en general se cumplieron los principales objetivos del proyecto. Sin embargo, aún queda mucho por desarrollar en el tema y este proyecto abrió una línea de investigación en el laboratorio, en la que espero poder vincular más estudiantes de posgrado.

#### **4. Impactos actual o potencial:**

Haga una descripción y/o relacione los impactos que tenga el proyecto en los diferentes ámbitos:

Académico (aportes a la docencia, aportes a la formación de recursos humanos): Dos estudiantes de pregrado vinculados al proyecto, con tesis terminadas, pero aun por sustentar.

Tres semilleros de investigación.

Un estudiante de doctorado vinculado al proyecto.

Investigativo (divulgación de resultados):

Un artículo en revista Q1 publicado.

Un artículo en revista Q1 sometido.

Dos ponencias internacionales presentadas.

Desarrollos futuros:

Al menos dos artículos científicos más en desarrollo, además de los que se espera que

genere la estudiante de doctorado.

Muestras colectadas para futuras investigaciones en otros grupos de peces transístmicos como fueron planteados inicialmente.

Si posee información acerca de los impactos actuales o potenciales de la investigación, preséntela en máximo una página. Se refiere a los aportes que ofrece en el campo de investigación al que corresponde. Incluye las tecnologías y resultados de IDi que puedan transferirse a los sectores productivos y de servicios, tanto nacionales como internacionales.

## 5. Productos:

Tabla No. 1. **Cantidad y tipo de productos pactados en el *Acta de Trabajo y Compromiso* y productos finalmente presentados**

| TIPO DE PRODUCTOS                                            | No. de PRODUCTOS PACTADOS |    |    |    | No. de PRODUCTOS PRESENTADOS |    |    |    |
|--------------------------------------------------------------|---------------------------|----|----|----|------------------------------|----|----|----|
| Productos de nuevos conocimientos                            |                           |    |    |    |                              |    |    |    |
| Artículo en revista ISI-SCOPUS:                              | Q1                        | Q2 | Q3 | Q4 | Q1                           | Q2 | Q3 | Q4 |
|                                                              |                           | 2  |    |    | 2                            |    |    |    |
| Artículo completo publicado en revistas indexadas            | A1                        | A2 | B  | C  | A1                           | A2 | B  | C  |
|                                                              |                           |    |    |    |                              |    |    |    |
| Libros de autor que publiquen resultados de investigación    |                           |    |    |    |                              |    |    |    |
| Capítulos en libros que publican resultados de investigación |                           |    |    |    |                              |    |    |    |
| Productos o procesos tecnológicos patentados o registrados   |                           |    |    |    |                              |    |    |    |
| • Prototipos y patentes                                      |                           |    |    |    |                              |    |    |    |
| • Software                                                   |                           |    |    |    |                              |    |    |    |

| TIPO DE PRODUCTOS                                                                               | No. de PRODUCTOS PACTADOS     |                                  | No. de PRODUCTOS PRESENTADOS  |                                  |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|
| Productos o procesos tecnológicos usualmente no patentables o protegidos por secreto industrial |                               |                                  |                               |                                  |
| Normas basadas en resultados de investigación                                                   |                               |                                  |                               |                                  |
| <b>Formación de recursos humanos</b>                                                            | No. de estudiantes vinculados | No. de tesis                     | No. De estudiantes Vinculados | No. De tesis                     |
| Estudiantes de pregrado                                                                         | 2                             | 2                                | 3                             | 3                                |
| Semillero de Investigación                                                                      | 1                             |                                  | 3                             |                                  |
| Estudiantes de maestría                                                                         | 1                             |                                  | 0                             |                                  |
| Estudiantes de doctorado                                                                        | 1                             |                                  | 1                             |                                  |
| Joven investigador                                                                              |                               |                                  |                               |                                  |
| <b>Productos de divulgación</b>                                                                 |                               |                                  |                               |                                  |
| Publicaciones en revistas no indexadas                                                          |                               |                                  |                               |                                  |
| Ponencias presentadas en eventos (congresos, seminarios, coloquios, foros)                      | No. de ponencias nacionales   | No. de ponencias internacionales | No. de ponencias nacionales   | No. de ponencias internacionales |
|                                                                                                 | 1                             | 1                                |                               | 2                                |
| <b>Propuesta de investigación</b>                                                               |                               |                                  |                               |                                  |
| Propuestas presentadas en convocatorias externas para búsqueda de financiación.                 | 1                             |                                  | 1                             | 1                                |

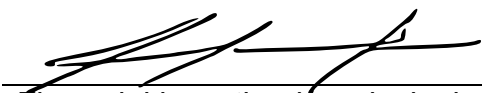
**Tabla No. 2. Detalle de productos**

Para cada uno de los productos obtenidos y relacionados en la tabla anterior, indique la información solicitada para cada uno, anexando copia de las respectivas constancias. Como anexo a este formato encontrará el instructivo para instructivo para la revisión de

informes finales y productos

|                       |                                                                                                                                                                                                                                 |
|-----------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Tipo de producto:     | Libro, Artículo, Software, Capítulo de libro, Memorias, Tesis, Prototipo Industrial, Diseño Industrial, Software, Patente                                                                                                       |
| Nombre General:       | Si el producto obtenido se encuentra en el marco de un documento o evento, indicar este nombre. Ejemplo: <b>Revista</b> Anales del Jardín Botánico de Madrid. (Año 2000). <b>Vol:</b> 1. <b>Núm:</b> 58. <b>Págs:</b> 186 - 188 |
| Nombre Particular:    | Escribir el nombre del producto generado. Ejemplo: <b>Artículo</b> Rorippa curvisiliqua (Cruciferae), nueva en Europa                                                                                                           |
| Ciudad y fechas:      | Ciudad y fecha de publicación o presentación del resultado.                                                                                                                                                                     |
| Participantes:        | Relacionar los autores del producto.                                                                                                                                                                                            |
| Sitio de información: | Mencionar el sitio en el cual quedará disponible el documento con los resultados del proyecto en extenso. Ejemplo: Biblioteca Central, Centro de Documentación, etc.                                                            |
| Formas organizativas: | Grupos, centros, institutos o laboratorio al cual se adscriben los autores del proyecto.                                                                                                                                        |

*La presente versión del informe contiene las observaciones de los evaluadores:*



Firma del investigador principal

VoBo. Vicedecano de Investigaciones

*Por favor presente su informe impreso y en formato digital en hoja tamaño carta, letra arial 11, con espacios de 1 1/2*