



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas-Programa de Doctorado en Sistemática
y Biodiversidad

Origen y evolución de los cefalópodos coleoideos: Implicancias de la modificación de la concha

Tesis para optar al grado de Doctor en Sistemática y Biodiversidad

Patricio Manuel Ulloa Cisternas

CONCEPCIÓN-CHILE

2018

Profesor Guía: Cristian Hernández Ulloa

Dpto. de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Universidad de Concepción

Esta tesis ha sido aprobada por la siguiente Comisión Evaluadora:

Profesor Guía

Dr. Cristián E. Hernández Ulloa

Co-Guía de Tesis

Dr. Christian M. Ibáñez Carvajal

Profesor Evaluador Interno

Dr. Enrique Rodríguez Serrano

Profesor Evaluador Interno

Dr. Luis Parra Jimenez

Profesor Evaluador Externo

Dr. Cristian Canales Aguirre

Director de Programa Alterno

Dr. Cristián E. Hernández Ulloa



Tesis dedicada a Don Manuel Segundo Ulloa Hernández (Q.E.P.D). Con todo el amor de un hijo que jamás te olvidará. Dios te tenga en su Santo Reino junto a mi madre y hermana, amado papá.



TABLA DE CONTENIDOS

COMISION EVALUADORA	ii
DEDICATORIA	iii
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	v-vi
RESUMEN	vii-x
INTRODUCCIÓN GENERAL	1-8
OBJETIVO GENERAL	9
HIPOTESIS GENERAL	9
PREDICCIONES	9
OBJETIVOS ESPECIFICOS	9
BIBLIOGRAFIA	10-16
CAPITULO II: ORIGEN Y DIVERSIFICACION DE LA SUBCLASE COLEOIDEA	17
HIPÓTESIS	17
OBJETIVOS	17
PREDICCIONES	17
PREGUNTAS A RESPONDER	18
RESUMEN	18-19
INTRODUCCION	19-22
MATERIALES Y MÉTODOS	22-24
RESULTADOS	24-25
DISCUSIÓN	25-30
BIBLIOGRAFÍA	30-37
CAPITULO III: BIOGEOGRAFIA DE LOS CALAMARES MYÓPSIDOS	44
HIPÓTESIS	44
OBJETIVO	44
PREDICCIONES	44
PREGUNTAS A RESPONDER	45
RESUMEN Y ABSTRACT	46
INTRODUCCION	47-48
MATERIALES Y METODOS	48-50
RESULTADOS	50-53
DISCUSIÓN	53-59
CONCLUSIONES	59
AGRADECIMIENTOS	59
REFERENCIAS	59-62
CAPITULO IV: CONCHA ANCESTRAL EN LA SUBCLASE COLEOIDEA	63
HIPÓTESIS	63
OBJETIVO	63
PREDICCIONES	63
PREGUNTAS A RESPONDER	63
RESUMEN	64
INTRODUCCION	65-70
MATERIALES Y MÉTODOS	71-73
RESULTADOS	74-77
DISCUSIÓN	78-85
BIBLIOGRAFÍA	86-96
CAPITULO V: CONCLUSIONES GENERALES	105-107
BIBLIOGRAFIA	107-109

LISTA DE TABLAS

INTRODUCCIÓN GENERAL

TABLA 1: Resumen hábitos de vida subclase coleoidea	4
---	---

CAPITULO II: ORIGEN Y DIVERSIFICACION DE LA SUBCLASE COLEOIDEA

TABLA 1: Resumen puntos de calibración subclase Coleoidea	24
TABLA 2: Cefalópodos utilizados, taxonomía y código acceso Genbank en cada gen considerado.....	41-43
TABLA 3: Detalle mejor modelo seleccionado por JmodelTest2	44

CAPITULO III: BIOGEOGRAFIA DE LOS CALAMARES MYÓPSIDOS

TABLA 1: Taxonomía y distribución de la Familia Loliginidae	49
TABLA 2: Número de acceso GenBank para la familia Loliginidae y su grupo externo.....	49
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	56

CAPITULO IV: CONCHA ANCESTRAL EN LA SUBCLASE COLEOIDEA

TABLA 1: Fuentes de información para los caracteres estructura y naturaleza de la concha interna, considerados en la evaluación de estados ancestrales en la subclase Coleoidea.....	97-100
TABLA 2: Probabilidad de los estados ancestrales en los nodos de la filogenia inferida para la subclase Coleoidea, para la estructura y naturaleza de la concha interna.....	101
TABLA 3: Tasas de transición para los caracteres estructura y naturaleza de la concha en la subclase Coleoidea	102

LISTA DE FIGURAS

INTRODUCCIÓN GENERAL

FIGURA 1: Estructura concha coleoideo ancestral	6
---	---

CAPITULO II: ORIGEN Y DIVERSIFICACION DE LA SUBCLASE COLEOIDEA

FIGURA 1: Filograma bayesiano árbol de consenso. Valores en nodos representan la probabilidad posterior.....	38
FIGURA 2: Tiempos de divergencia subclase Coleoidea. Las barras en nodos representan los HPD al 95 %. Los CP 1 al 6, son puntos de calibración	39

FIGURA 3: Diversificación de linajes en el tiempo. A) subclase Coleoidea; B) superorden Decapodiformes y C) superorden Octopodiformes	40
---	----

CAPITULO III: BIOGEOGRAFIA DE LOS CALAMARES MYÓPSIDOS

FIGURA 1: Mapa con la actual distribución y riqueza de especies de la familia Loliginidae (Jereb <i>et al.</i> , 2010).....	48
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 <i>a posteriori</i> de los nodos y los colores las agrupaciones más cercanas.....	52
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 <i>a posteriori</i> y la cifra de la derecha la edad media. El intervalo de credibilidad de la edad del nodo corresponde a la barra horizontal celeste.....	53
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.....	55
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 <i>Sepioteuthis</i> y Loligininae; b) dispersión en <i>Sepioteuthis</i> ; c) dispersión en <i>Doryteuthis</i> ; d) dispersión en <i>Uroteuthis</i> ; e) dispersión en <i>Loligo</i> ; y f) dispersión en <i>Alloteuthis</i>	57

CAPITULO IV: CONCHA ANCESTRAL EN LA SUBCLASE COLEOIDEA

FIGURA 1: Tipos de concha en Coleoidea (Tomado de Sutton <i>et al.</i> , 2015).....	65
FIGURA 2: Reconstrucción de la concha interna en un coleoideo ancestral, mostrando las tres piezas básicas (Modificado de Lukeneder 2005)	66
FIGURA 3: Reconstrucción de estados ancestrales para la estructura de la concha interna en los cefalópodos coleoideos. Valores a la izquierda del nodo, señalan probabilidad <i>a posteriori</i> de los estados del carácter, con el primer valor correspondiente al estado fragmocono, el segundo proostraco, el tercero fragmocono + rostro y el cuarto proostraco + rostro.....	103
FIGURA 4: Reconstrucción de estados ancestrales para la naturaleza de la concha interna en los cefalópodos coleoideos. Valores a la izquierda del nodo, señalan probabilidad <i>a posteriori</i> de los estados del carácter, con el primer valor correspondiente al estado concha calcárea y el segundo al estado concha quitinosa.....	104

RESUMEN

La biología comparada es una de las disciplinas más antiguas de la ciencia y su desarrollo más reciente es el Método Comparativo Filogenético. Uno de los métodos más usados es la reconstrucción de estados ancestrales, los que han sustentado un gran número de estudios sobre la ganancia y/o pérdida de los estados de rasgos durante la evolución. Por ejemplo, dentro del Phylum Mollusca hay varios grupos que han reducido y/o perdido durante su evolución la concha, siendo este carácter ancestral el más distintivo y perdurable. Particularmente, para la clase Cephalopoda, a partir del estudio de esta estructura (presente en grupos tanto fósiles como actuales), se proponen varias hipótesis evolutivas que darían cuenta de su actual diversidad y variabilidad. Los cefalópodos se dividen actualmente en dos linajes, Nautiloidea y Coleoidea. El primer grupo (de concha externa) cuenta tan sólo con 4 especies confirmadas asociadas a los géneros *Nautilus* y *Allonautilus*. Los coleoideos de concha interna en cambio, representan más del 99 % de la riqueza de la clase, con 800 especies descritas.

Para los cefalópodos coleoideos se proponen dos hipótesis de amplia aceptación, relativas a las características ancestrales de su concha interna, una sobre su naturaleza calcárea y otra sobre la existencia de tres piezas fundamentales (rostrum, fragmocono y proostraco), las cuales en quienes la poseen, cumplen funciones de contrapeso, voyantez y equilibrio, respectivamente. Se ha propuesto que, junto a la internalización y posterior reducción de la concha, una concha calcárea constituida por un rostrum, fragmocono y proostraco, sería el punto inicial a partir del cual se habría originado la actual diversidad de los coleoideos. Sin embargo, existe evidencia para un camino alternativo en los linajes ancestrales, el de una concha con presencia principalmente de material orgánico y donde no todas las piezas antes señaladas estarían presentes. En la presente tesis se propuso contrastar estas hipótesis mediante el uso del método comparativo filogenético, con el objetivo de inferir la naturaleza y constitución de la concha ancestral y su dirección de cambio evolutivo.

Se ha señalado que la importancia adaptativa de la concha se vincula principalmente a su internalización, puesto que una concha interna habría permitido el desarrollo del manto y con esto, la conquista de nuevos y variados ambientes, el surgimiento de nuevas y más eficientes formas de desplazamiento, el establecimiento de conductas cada vez más

complejas y finalmente, su alta diversificación. Sin embargo, a pesar de la importancia que revestiría la concha en la evolución de los coleoideos, pocas investigaciones han puesto a prueba explícitamente estas ideas sobre el origen y evolución de la concha interna (centrándose básicamente en dos aspectos, internalización y reducción), desconociéndose actualmente su real relevancia evolutiva en la historia del grupo. Bajo estas consideraciones, el objetivo general de esta tesis es contrastar las principales hipótesis propuestas acerca de la importancia e implicancias evolutivas de la modificación de la concha en los coleoideos.

Sin embargo, para evaluar estas ideas acerca de la evolución de la concha interna, es importante contar con una adecuada hipótesis filogenética que pueda dar cuenta de las relaciones de ancestro-descendencia del grupo, la cual permanece en varios grupos conflictiva. Adicionalmente, el poder estimar mediante el método comparado, el origen y diversificación del grupo, nos ayudará a comprender el contexto histórico bajo el cual han operado tales cambios. Esto último complementado con la evaluación del contexto evolutivo de la distribución geográfica de los coleoideos, ejemplificado en el suborden Myopsida (familia Loliginidae), el cual si bien no representa a toda la clase Coleoidea, por su tipo de distribución, si representa aquellos grupos de coleoideos en los cuales es esperable la emergencia de la señal filogenética para este rasgo geográfico. Los resultados muestran que para aquellos linajes con un tipo de distribución nerítico-costera como los loliginidos y posiblemente los sépidos, las especies más emparentadas tienden a tener distribución geográfica más cercana que la esperada por azar. Por otra parte, como se verá en el capítulo IV de esta tesis, los myópsidos (como los restantes grupos de coleoideos considerados) sí muestran señal filogenética para el tipo y naturaleza de la concha, pero no se observa una correlación entre distribución geográfica y estos dos caracteres, pues al parecer las características de la concha y su naturaleza no se vincularía con la cercanía geográfica, salvo en grupos con distribución nerítica-costera.

Los principales resultados obtenidos en esta Tesis permiten proponer que:

I Filogenia, Origen y Diversificación de Coleoidea:

i) Se recupera la monofilia de la subclase Coleoidea, ii) se apoya la existencia de las siguientes agrupaciones como clados: Decapodiformes, Octopodiformes, Loliginidae, Oegopsida, Idiosepiidae, Sepiidae, Sepiolidae, Vampyromorphida, Octopoda, Cirrata e Incirrata y, iii) permanece incierta Sepioidea, por la ambigua posición filogenética de Spirulida y la separación en el árbol de los clados Idiosepiida/Sepiolida de Spirulida/Sepiida.

ii) La subclase Coleoidea se habría originado en el Paleozoico (Carbonífero), con un evento principal de especiación en sus clados principales, iniciado durante el Mesozoico en el Cretácico Tardío (Cenomanience/Turonense), tras la barrera C/T.

II Biogeografía Calamares Myópsidos:

i) El origen de la familia Loliginidae estaría en el Pacífico Oeste (hace unos 59 Ma) y ii) su actual distribución obedecería principalmente a procesos históricos de dispersión, siendo un caso aislado dentro de la subclase Coleoidea de vinculación filogenética con distribución geográfica, sin relación filogenética directa con el tipo (estructura y naturaleza) de concha presente.

III) Estados Ancestrales Concha Subclase Coleoidea

i) El ancestro de los cefalópodos coleoideos se caracterizaría por poseer una concha de material calcáreo, conformada por un fragmocono; ii) conchas con material principalmente quitinoso y las piezas rostrum y proostraco, constituirían novedades evolutivas para la subclase Coleoidea; y iii) las principales transiciones en los estados del carácter, a través de la historia de los coleoideos, apuntarían a un cambio de la naturaleza en la concha desde calcárea a quitinosa y, en el caso de la estructura, la generación de múltiples eventos de cambio del estado del carácter en diferentes partes del árbol.

Los hallazgos de este estudio permiten proponer que las modificaciones en la concha interna de los cefalópodos coleoideos, tanto en lo relativo a su naturaleza como en sus piezas constituyentes (fragmacono, proostraco y rostrum) muestran señal filogenética con un fuerte efecto de la relación ancestro - descendiente, aunque el componente adaptativo no sería descartable, considerando que la posesión de una concha interna quitinosa a la forma de pluma está presente en linajes relativamente distantes como por ejemplo los subordenes Myopsida y Oegopsida. Así, no sólo la reducción de la concha interna ha sido un hito relevante para entender la gran diversidad de los coleoideos en la actualidad, sino también los cambios sufridos en sus partes fundamentales, dirigidos particularmente a la pérdida de relevancia estructural y funcional del fragmocono y a partir de una concha ancestral calcárea, el inicio de un proceso de cambio hacia una pieza de naturaleza quitinosa que habría otorgado al grupo nuevas y novedosas formas de desplazamiento. Finalmente, consideramos que la reducción y pérdida del fragmocono y rostrum y el cambio en la preeminencia del material quitinoso por el calcáreo, serían manifestaciones de la Ley de Dollo en la historia de Coleoidea. Lo anterior, en función de la casi nula presencia masiva de estas estructuras y material en los actuales coleoideos, los que habrían derivado de linajes ancestrales que si los tenían.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Para trabajar con un grupo de especies, es necesario recurrir a análisis comparativos, a objeto de evaluar hipótesis que involucren una o más de sus características o atributos (heredadas por su historia común y/o moldeadas independientemente por presiones selectivas). Para los biólogos evolutivos el método comparativo filogenético ha sido una herramienta fundamental (Felsenstein 1985, Harvey & Pagel 1991, Díaz 2001-2002, Huelsenbeck & Rannala 2003) que permite comparar especies o categorías taxonómicas superiores para uno o más rasgos de interés. La contribución del método comparativo a la biología evolutiva es rica y extensa, y se pueden citar muchas aplicaciones prácticas y teóricas en ramas como sistemática, fisiología, etología y en problemáticas evolutivas relativas a la detección de señal filogenética, correlación entre caracteres, detección de adaptación y comparación de especies que difieren en polyploidia (Clutton-Brock & Harvey 1976, Futuyma 1986, Garland & Carter 1994, Blomberg *et al.* 2003, Huelsenbeck & Rannala 2003, Rezende & Garland 2003, Soltis *et al.* 2004, Cornwallis *et al.* 2010). Uno de los métodos más usados es la reconstrucción de estados ancestrales que ha sustentado un gran número de estudio sobre la ganancia y/o pérdida de estados de rasgos (Huelsenbeck & Rannala 2003). En este contexto, tradicionalmente se ha sugerido que la pérdida de un rasgo a través de la evolución es irreversible (Gould 1970; Goldberg & Iqic 2008), idea que se formaliza como la Ley de Dollo (Gould, 1970). En muchos casos el Método Comparativo Filogenético ha servido para rechazar esta hipótesis en un contexto filogenético (Lynch & Wagner 2010, Seher *et al.* 2012, Ibáñez *et al.* 2014).

Un escenario típico mediante el cual comparamos especies es a través de una hipótesis filogenética, es decir, una hipótesis de relaciones de ancestro-descendencia en un determinado grupo de especies. Sin embargo, las filogenias tienen sus propias consideraciones metodológicas y teóricas (por ejemplo un método particular de reconstrucción, un modelo de evolución del carácter o un modelo de sustitución nucleotídica), pero nos pueden ayudar a inferir muchos aspectos de la historia de las especies, tales como tipos evolución (gradual v/s equilibrio puntuado), evolución correlacionada, inferencia de caracteres ancestrales, cantidad de cambio evolutivo en los linajes, detección de selección natural, patrones de diversificación y estimación de tiempos

de divergencia (Fu & Li 1993, Pagel 1994, Pagel *et al.* 2004, 2006, Venditti *et al.* 2008, Losos 2011, Tanner *et al.* 2017). Estos esfuerzos por ordenar y organizar la naturaleza, es parte de lo que se conoce como Sistemática Filogenética.

Cuando estamos interesados en inferir las características ancestrales en un determinado grupo podemos recurrir al Método Comparado Filogenético, es decir, a la comparación del carácter entre especies, utilizando una filogenia que da cuenta de sus relaciones de ancestro-descendencia y un modelo de evolución del rasgo, los que han sustentado un gran número de estudios sobre la ganancia y/o pérdida de los estados de rasgos durante la evolución como lo propone la ley de Dollo. Por ejemplo, dentro del Phylum Mollusca hay varios grupos que han reducido y/o perdido la concha durante su evolución, siendo este carácter ancestral el más distintivo y perdurable.

Particularmente, nuestro grupo de interés es la subclase Coleoidea, el linaje más variado y abundante de cefalópodos, con unas 800 especies descritas, representando cerca del 99 % de la riqueza actual de cefalópodos (Carlini *et al.* 2000, Allcock *et al.* 2015, 2017, Jain 2017). Los coleoideos son moluscos exclusivamente marinos, caracterizados por la presencia de una concha interna (a veces ausente), 8 o 10 apéndices circumorales y un par de ctenidios (Jereb *et al.* 2010a). Están ampliamente distribuidos en todos los océanos, desde los polos a las zonas tropicales, en los márgenes continentales y áreas oceánicas y desde la superficie hasta cerca de los 5000 metros de profundidad (Jereb *et al.* 2005). Los actuales coleoideos se dividen a su vez en dos clados principales, Decapodiformes (*v gr.* calamares, sepias) y Octopodiformes (*v gr.* pulpos cirrados e incirrados). Si bien hay consenso general acerca de la monofilia del grupo y la existencia de esta primera gran división (Allcock *et al.* 2015), algunas relaciones internas a nivel de orden y familias permanecen inciertas y son objeto de permanente debate (Lindgren *et al.* 2012).

Distribución Geográfica de la subclase Coleoidea. Los cefalópodos coleoideos se distribuyen actualmente en todos los océanos (Jereb *et al.* 2010a). En la historia del grupo hay diversas hipótesis respecto de cómo fue su distribución original y a partir de ésta, cómo diversificaron hasta el patrón que hoy observamos. Los coleoideos habrían surgido a partir de un pequeño grupo de cefalópodos llamados bactrítidos, de los cuales se infiere por la naturaleza de su concha un hábito de vida pelágico (Holland 2003). Los actuales coleoideos

(=Neocoleoidea) incluyen calamares o teuthoideos (oegópsidos y miópsidos), sépidos, sepiólidos, idiosépidos, espirúlidos, todos los cuales forman el superorden Decapodiformes. Los Octopodiformes por su parte, incluyen a los pulpos (cirrados e incirrados) y el calamar vampiro. Los calamares oegópsidos poseen una amplia distribución geográfica, hayándose en aguas oceánicas epi, meso y bathypelágicas del planeta (Voss 1988). Los calamares myópsidos son demersales y están asociados exclusivamente a aguas nerítico-costeras de todos los continentes (Jereb *et al.* 2010b). Arkhipkin *et al.* (2012), a partir de la evaluación del fragmocono vestigial de varios linajes de calamares, infieren un origen en aguas profundas para los teuthoideos (Myopsida + Oegopsida). Los sépidos habitan aguas poco profundas y al igual que los myopsidos se les encuentra sobre la plataforma continental de todos los continentes, salvo el americano tanto en su franja atlántica como pacífica (Reid *et al.* 2005). Los sepiólidos son de hábitos pelágicos y bentónicos, pero siempre asociados al área nerítica del océano (Anderson *et al.* 2004, Reid & Jereb 2005). Los idiosépidos por su parte viven en el Pacífico Oeste e Indo-Pacífico siempre en la costa, la mayoría de su vida sobre algas marinas (Reid 2005a). Finalmente, los espirúlidos son coleoideos cosmopolitas mesopelágicos, habitantes de aguas profundas tropicales y subtropicales (Reid 2005b). Los linajes ancestrales (=Paleocoleoidea) hasta hoy asociados a los Decapodiformes (orden Belemnitida y Diplobelida), se infiere un hábito de vida pelágico. Sin embargo, la presencia de mayor material calcítico en la concha de estos órdenes en relación con los actuales Decapodiformes (donde hubo decalcificación), sugiere un sistema de vida menos desarrollado y activo que estos últimos, al persistir en ellos la voyantez (Fuchs & Iba 2015).

En los Octopodiformes, los pulpos cirrados se encuentran en aguas profundas siendo demersales o cuasi-bentónicos (Voss 1988). La excepcional conservación de las partes blandas y duras de un individuo *Pohlsepia mazonensis* (uno de los más antiguos fósiles asociado al superorden Octopodiformes), permite evidenciar la presencia de aletas y la ausencia de concha interna (Kluessendorf & Doyle 2000), lo cual sugiere un hábito de vida preferentemente demersal y de aguas profundas. Este linaje es considerado ancestral en los pulpos en general y los pulpos cirrados en particular. Los pulpos incirrados son mayoritariamente bentónicos (pues la mayoría de las especies pertenecen a la familia Octopodidae), pero con orígenes independientes. Así, por ejemplo, se ha propuesto el extremo sur de los océanos mundiales como el centro de origen de varios géneros de pulpos

que habitan los mares profundos (Strugnell *et al.* 2008, Ibáñez *et al.* 2016). También hay representantes pelágicos como la familia Argonautidae (Young *et al.* 1998, Finn & Norman 2010). *Palaeoctopus* es uno de los géneros fósiles más cercanos a los pulpos incirrados (Haas 2002). Algunas de las características morfológicas rescatadas en *Palaeoctopus* (presencia de aletas y cirros), sugiere que el ancestro de los pulpos incirrados era pelágico (Haas 2002). Finalmente, el calamar vampiro *Vampyroteuthis infernalis* el único linaje viviente del orden Vampyromorphida es un Octopodiforme cosmopolita pelágico, habitante de aguas profundas (Seibel *et al.* 1998). Loligosepiina es considerado por muchos autores como el linaje ancestral más cercano a Vampyroteuthidae, la familia a la cual pertenece *V. infernalis* (Fuchs & Iba 2015), siendo parte del orden Vampyromorphida (Fuchs & Larson 2011). Si bien el modo de vida de este linaje precursor de Vampyroteuthidae es confuso, pues se señalan hábitos tanto bentónicos como pelágicos, la existencia de ganchos o garfios pertenecientes a belemnites en su contenido estomacal (Fuchs *et al.* 2013), sugiere como la opción más válida, un tipo de vida pelágico.

Tabla 1: Resumen hábitos de vida subclase Coleoidea:

Subclase	Superorden	Orden	Suborden	Especie	Hábito de Vida	Relación con subclase Coleoidea
Nautiloidea	Bactritoidea (*)	-----	-----	-----	Pelágico	Grupo precursor
Coleoidea	-----	Aulacocerida (*)	-----	-----	Pelágico	Grupo hermano actuales coleoideos
Coleoidea	-----	Belemnitida (*)	-----	-----	Pelágico	Grupo hermano actuales coleoideos
Coleoidea	-----	Diplobelida (*)	-----	-----	Pelágico	Grupo hermano actuales coleoideos
Coleoidea	-----	Donovaniconida (*)	-----	-----	Pelágico	Grupo hermano actuales coleoideos
Coleoidea	-----	Hematitida (*)	-----	-----	Pelágico	Grupo hermano actuales coleoideos
Coleoidea	-----	Phragmoteuthida (*)	-----	-----	Pelágico	Grupo hermano actuales coleoideos
Coleoidea	Decapodiformes	-----	-----	-----	Pelágico-Demersal-Bentónico	-----
Coleoidea	Octopodiformes	-----	-----	-----	Pelágico-Demersal-Bentónico	-----
Coleoidea	Decapodiformes	Oegopsida	-----	-----	Pelágico	-----
Coleoidea	Decapodiformes	Myopsida	-----	-----	Demersal	-----
Coleoidea	Decapodiformes	Sepiida	-----	-----	Demersal	-----
Coleoidea	Decapodiformes	Sepiolida	-----	-----	Pelágico-Bentónico	-----
Coleoidea	Decapodiformes	Idiosepiida	-----	-----	Demersal-Bentónico	-----
Coleoidea	Decapodiformes	Spirulida	-----	<i>Spirula spirula</i>	Pelágico	-----
Coleoidea	Octopodiformes	Octopoda	Cirrata	<i>Pohlepieia mazonensis</i> (*)	Demersal	-----
Coleoidea	Octopodiformes	Octopoda	Cirrata	-----	Demersal-Cuasi-Bentónico	-----
Coleoidea	Octopodiformes	Octopoda	Cirrata	<i>Palaeoctopus</i> spp. (*)	Pelágico	-----
Coleoidea	Octopodiformes	Octopoda	Incirrata	-----	Bentónico-Pelágico	-----
Coleoidea	Octopodiformes	Vampyromorphida	Loligosepiina (*)	-----	Pelágico	-----
Coleoidea	Octopodiformes	Vampyromorphida	-----	<i>Vampyroteuthis infernalis</i>	Pelágico	-----

(*): Fósiles

Establecer si el contexto geográfico se correlaciona con el tipo de concha presente en los Coleoideos bajo un marco histórico, podría ayudar a entender si el tipo y naturaleza de la concha guarda un componente adaptativo relevante en función del área geográfica donde se les encuentra a los coleoideos. Al respecto, existen avances desde el trabajo de Brakoniecki

(1986), quien sugiere que en una familia de calamares myópsidos (Loliginidae) el patrón de distribución geográfica (asociada a los márgenes continentales) posee señal filogenética, es decir, las especies más estrechamente emparentadas poseen una distribución similar. Rescatar esta señal en Coleoidea es una primera aproximación para evaluar la vinculación con el tipo de concha presente en sus clados principales.

Concha Interna de Coleoidea. Bajo el marco del estudio de los caracteres ancestrales, la concha en el Phylum Mollusca se ha constituido históricamente en uno de los caracteres más distintivos, unificadores, perdurables y relevantes en su evolución (Furuhashi *et al.* 2009, Smith *et al.* 2011). Los moluscos pertenecientes a la clase Cephalopoda son el caso más evidente y a partir del estudio de la concha presente en grupos fósiles y actuales, se han sugerido variadas hipótesis evolutivas que darían cuenta de la actual diversidad y variabilidad morfológica del grupo (Young *et al.* 1998, Fuch *et al.* 2015). Así, los cambios sufridos en su concha pasarían a ser un elemento central en su historia (Nishigushi & Mapes 2008, Kröger *et al.* 2011). En los cefalópodos coleoideos, se han esgrimido dos hipótesis de amplia aceptación, relativas a las características ancestrales de la concha interna. Una en cuanto a su naturaleza y otra en cuanto a su constitución básica. Respecto a su naturaleza, se señala que la concha ancestral fue de carbonato de calcio, lo que se apoyaría en la evidencia paleontológica (Kröger *et al.* 2011, Fuch *et al.* 2015, Sutton *et al.* 2016, Tanner *et al.* 2017). La posesión de una concha calcárea supondría varias ventajas tales como capacitar al animal para el nado horizontal, el logro de un sistema eficiente de lastre y la regulación de la boyantes (Young *et al.* 1998, Kröger *et al.* 2011).

Respecto de su constitución, y tal como lo muestra la Figura 1, la concha ancestral estaría conformada por tres piezas, el rostrum, el fragmocono y el proostraco.

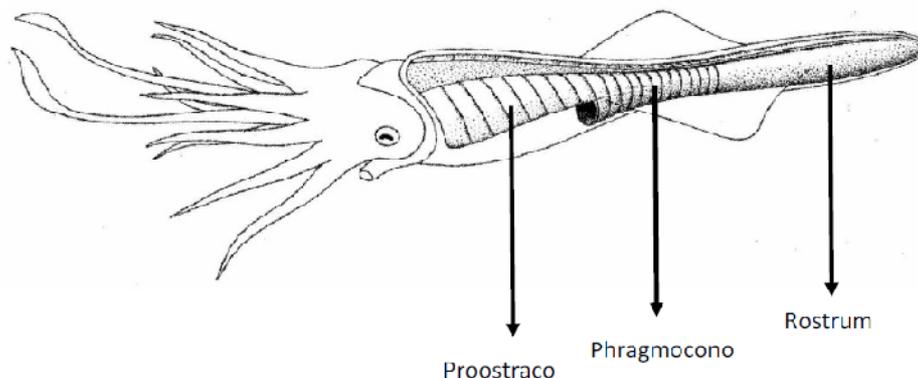


Figura 1: Estructura concha coleoideo ancestral

(Modificado de Lukeneder 2005)

Esto se apoyaría en su presencia simultánea en restos fósiles catalogados ancestrales y en los remanentes de una o más de estas piezas en los coleoideos actuales como calamares ommastréfidos (Jeletzky 1966, Young *et al.* 1998, Doguzhaeva *et al.* 2007, Fuch *et al.* 2015). La existencia simultánea de estas estructuras en el ancestro habría posibilitado el inicio para la gran diversificación del grupo, el rearrreglo interno visceral y la provisión de sitios de unión para las aletas (Nishiguchi & Mapes 2008, Kröger *et al.* 2011). Así, junto a la internalización y posterior reducción de la concha (Young *et al.* 1998, Haas 2003), una concha calcárea constituida por un rostrum, fragmocono y proostraco, sería el camino evolutivo de inicio que daría cuenta del actual patrón de diversidad de la subclase Coleoidea.

Sin embargo, existe evidencia paleontológica directa e indirecta (restos orgánicos en conchas fósiles o interpretaciones de su posible presencia) que mostraría un camino diferente, surgiendo un escenario alternativo con una concha con importante presencia de material orgánico principalmente en restos de coleoideos fósiles (Teichert 1988, Doguzhaeva *et al.* 2007, Nishiguchi & Mapes 2008) y donde no todas las piezas básicas habrían estado presentes, al menos en el inicio de la historia del grupo (Donovan 2006, Mutvei *et al.* 2012). De esta forma, con el objetivo de dilucidar cómo habría sido la concha ancestral en su naturaleza y constitución, y poder sugerir la dirección del cambio hasta los

linajes actuales, es necesario contrastar estas hipótesis mediante el uso del método comparativo filogenético.

Se ha planteado como el principal gatillante en el proceso de complejización morfológica y conductual, y en la diversificación y ampliación de la distribución del grupo, la internalización de la concha (Teichert 1988, Nishigushi & Mapes 2008). Sin embargo, posteriores modificaciones en esta estructura como: i) reducción; ii) desarrollo del proostraco en desmedro del fragmocono y del rostrum y, iii) una constitución fundamentalmente quitinosa en lugar de calcárea (Haas 2002, 2003, Kröger *et al.* 2011), serían también elementos relevantes en la evolución del grupo, particularmente para la conquista de nuevos ambientes (Kröger *et al.* 2011). Así por ejemplo, la profundidad sería una restricción ambiental para el proceso de modificación de la concha interna (y con esto en la diversificación de algunos grupos), en especial en el proceso de reducción y en los cambios en su naturaleza (Arkhipkin *et al.* 2012).

Existen diferentes posiciones para explicar estos cambios. Mientras hay quienes señalan que las modificaciones de la concha interna son un caso más de convergencia adaptativa en el grupo para la conquista de nuevos y variados ambientes (Nishiguchi & Mapes 2008, Kröger *et al.* 2011), otros se inclinan por una progresión histórica de ancestros a descendientes (Haas 2002). Al respecto, el método comparativo, mediante la consideración de la evaluación de la señal filogenética y la reconstrucción del cambio evolutivo de los caracteres en el tiempo (Pagel 1993), es una importante herramienta para ayudar a dilucidar tal interrogante.

En resumen, las modificaciones en la concha interna serían relevantes en la diversificación del grupo. En base a la evidencia fósil, se ha inferido que los coleoideos ancestrales tenían una concha muy diferente a los linajes actuales, caracterizada por: i) su naturaleza calcárea; ii) gran desarrollo del fragmocono, iii) presencia de un rostrum o guarda calcárea y conspicua y iv) un proostraco que debido a su escasa conservación y alta transformación diagenética, es difícil de evidenciar y determinar su naturaleza original (Young *et al.* 1998, Kröger *et al.* 2011, Fuchs 2012). En las formas actuales, sin embargo, prima la concha de naturaleza conchiolítica, y un mayor desarrollo del proostraco en desmedro del fragmocono y el rostrum. Tras la internalización de la concha, las posteriores

modificaciones en ella habrían tenido un efecto notable en la evolución del grupo, en particular en la adquisición de formas más activas de desplazamiento y en la regulación de sus sistemas de flotación (Teichert 1988, Kröger *et al.* 2011). Poder establecer las características ancestrales de la concha interna (estructura y conformación), los procesos subyacentes a su cambio histórico y su relación con la evolución del grupo nos ayudarán a entender su diversidad y éxito alcanzado en la conquista de los más variados ambientes marinos en los que hoy se les puede encontrar.



Objetivo General

Este trabajo busca aportar con información biológica relevante que pueda dar cuenta de las relaciones filogenéticas al interior del grupo, su origen y principales hitos de diversificación, determinar si hay correlación evolutiva con la distribución geográfica de algunos de sus linajes más representativos y entender a partir del tipo de concha ancestral (estructura y naturaleza), cómo se ha modificado hasta el actual patrón de distribución en los principales linajes de los coleoideos.

Hipótesis General: La evidencia fósil, las reconstrucciones filogenéticas y el patrón de distribución actual asociado al tipo de concha presente en la subclase Coleoidea, sugiere que la concha ancestral fue de naturaleza calcárea y estaba compuesta de tres piezas fundamentales, el fragmocono, el rostrum y el proostraco.

Predicciones:

1. La reconstrucción de los estados ancestrales otorgaría una mayor probabilidad de ocurrencia del estado ancestral concha calcárea versus concha quitinosa.
2. La reconstrucción de los estados ancestrales otorgaría una mayor probabilidad de ocurrencia a la presencia simultánea de fragmocono, rostrum y proostraco, que cualquiera combinación donde a lo más se encuentren dos de estas piezas.
3. El patrón de distribución geográfica se correlacionaría con el tipo y naturaleza de la concha en Coleoidea, al menos en linajes de distribución nerítico-costera..

Objetivos específicos

- i) Evaluar las relaciones filogenéticas de Coleoidea, bajo un marco de incertidumbre Bayesiana e inferir el origen y principal periodo de diversificación del grupo;
- ii) Evaluar la señal filogenética de la distribución en algunos linajes representativos de Coleoidea; y
- iii) Estimar los estados ancestrales y tasas de cambio en la subclase Coleoidea, para los caracteres estructura y naturaleza de la concha interna.

BIBLIOGRAFIA

ALLCOCK AL, IR COOKE & JM STRUGNELL. 2011. What can the mitochondrial genome reveal about higher-level phylogeny of the molluscan class Cephalopoda?. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161: 573-586.

ALLCOCK A, A LINDGREN & J STRUGNELL. 2015. The contribution of molecular data to our understanding of cephalopod evolution and systematic: a review. *Journal of Natural History* 49 (21-24): 1373-1421.

ALLCOCK A, H JUDKINS & Y SAKURAI. 2017. Editorial. Recent advances in cephalopod science. CIAC 2015 special issue. *Journal of Natural History* 51(43-44): 2565-2567.

ANDERSON RC, JA MATHER & CW STEELE. 2004. Burying and associated behaviors of *Rossia pacifica* (Cephalopoda: Sepiolidae). *Vie Milieu* 54 (1): 13-19.

ARKHIPKIN A, V BIZIKOV & D FUCH 2012. Vestigial phragmocone in the gladius points to a deepwater origin of squid (Mollusca: Cephalopoda). *Deep Sea Research I* 61: 109-122.

BLOMBERG SP, TJ GARLAND & AR IVES. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data. *Evolution* 57 (4): 717-745.

BRAKONIECKI T. 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.

CARLINI D, K REECE & J GRAVES. 2000. Actin gene family and the phylogeny of coleoid cephalopods (Mollusca: Cephalopoda). *Molecular Biology and Evolution* 17 (9): 1353-1370.

CLUTTON-BROCK TH & PH HARVEY. 1976. Evolutionary rules and primate societies. In: *Growing points in ethology* (Ed. PPG Bateson & RA Hinde). Cambridge University Press. pp 195-237.

CORNWALLIS CK, SA WEST, KE DAVIS & AS GRIFFIN. 2010. Promiscuity and the evolutionary transition to complex societies. *Nature* 466: 969-991.

DIAZ JA. 2001-2002. El método comparativo en Biología Evolutiva. *Etologia* 19-20: 37-82.

DOGUZHAJEVA LA, RH MAPES & H MUTVEI. 2007. A late carboniferous coleoid cephalopod from the mazon creek Lagerstätte (USA), with a radula, arm hooks, mantle tissues, and ink. N.H. Landman et al. (eds.). *Cephalopods Present and Past: New Insights and Fresh Perspectives*, 121-143.

DONOVAN DT. 2006. Phragmoteuthida (Cephalopoda: Coleoidea) from the lower Jurassic of Dorset, England. *Palaentology* 49 (3): 673-684.

FINN JK & MD NORMAN. 2010. The Argonaut shell: gas-mediated buoyancy control in a pelagic *Octopus*. *Proc. R. Soc. B.* doi: 10.1098/rspb.2010.0155.

FU YX & WH LI. 1993. Statistical test of neutrality of mutations. *Genetics* 133: 693-709.

FUCH D. 2012. The “rostrum”-problem in coleoid terminology – an attempt to clarify inconsistencies. *Geobios* 45: 29-39.

FUCHS D & N LARSON. 2011. Diversity, morphology, and phylogeny of coleoid cephalopods from the Upper Cretaceous plattenkalks of Lebanon-Part II: Teudopseina. *Journal of Paleontology* 85: 815-834. Doi:10.1666/10-159.1.

FUCHS D & Y IBA. 2015. The gladiuses in coleoid cephalopods: homology, parallelism, or convergence?. *Swiss J Palaentol* 134: 187-197.

FUCHS D, H KEUPP & G SCHWEIGERT. 2013. First record of a complete arm crown of the early Jurassic coleoid *Loligosepia* (Cephalopoda). *Paläontologische Zeitschrift* 87: 431-435.

FUCHS D, Y IBA, H TISCHLINGER, H KEUPP & C KLUG. 2015. The locomotion system of Mesozoic Coleoidea (Cephalopoda) and its phylogenetic significance. *Lethaia*, DOI 10.1111/let.12155.

FURUHASHI T, C SCHWARZINGER, I MIKSIK, M SMRZ & A BERAN. 2009. Molluscan Shell evolution with review of shell calcification hypothesis. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B* 154: 351-371.

- FUTUYMA DJ. 1986. Evolutionary biology. 2nd ed. Sunderland (MA): Sinauer.
- GARLAND TJ & PA CARTER. 1994. Evolutionary Physiology. Annual Review of Physiology 56: 579-621.
- GOLDBERG EE & B IGIC. 2008. On phylogenetic tests of irreversible evolution. Evolution 62: 2727-2741.
- GOULD S. 1970. 'Dollo on Dollo's Law: Irreversibility and the status of evolutionary laws'. Journal of the History of Biology 3: 189-212.
- HAAS W. 2002. The evolutionary history of the eight-armed coleoidea. Gabhandlungen Der Geologischen Bundesanstalt 57: 341-351.
- HAAS W. 2003. Trends in the evolution of the decabrachia. Berliner Paläobiol. Abh. 03: 113-129.
- HOLLAND CH. 2003. Some observations on bactritid cephalopods. Bulletin of Geosciences 78 (4): 369-372.
- HUELSENBECK JP & B RANNALA. 2003. Detecting correlation between characters in a comparative analysis with uncertain phylogeny. Evolution 57 (6): 1237-1247.
- IBÁÑEZ CM, F PEÑA, MC PARDO-GANDARILLAS, MA MENDEZ, CE HERNANDEZ & E POULIN. 2014. Evolution of development type in benthic octopuses: holobenthic or pelago-benthic ancestor?. Hydrobiologia 725: 205-214.
- IBÁÑEZ CM, MC PARDO-GANDARILLAS, F PEÑA, IG GLEADALL, E POULIN & J SELLANES. 2016. Phylogeny and biogeography of *Muusoctopus* (Cephalopoda: Enterocotopodidae). Zoologica Scripta 45 (5): 494-503.
- JAIN S. 2017. Fundamentals of Invertebrate Paleontology. Springer Geology. DOI 10.1007/978-81-322-3658-0_3.
- KLUESSENDORF J & P DOYLE. 2000. *Pohlsepia mazonensis*, an early "octopus" from the Carboniferous of Pennsylvanian of Illinois. Paleontology 43: 919-926.
- LYNCH VJ & GP WAGNER. 2010. Did egg-laying boas break Dollo's law?. Phylogenetic evidence for reversal to oviparity in sand boas (*Eryx*: Boidae). Evolution 64: 207-216.

JELETZKY JA. 1966. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. *Paleontological Contributions, University of Kansas, Mollusca 7*: 1-166.

JEREB P, C ROPER & M VECCHIONE. 2005. Introduction. *In* P Jereb & C Roper Eds. *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae)*. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. N° 4, Vol. 1*. Rome. FAO. pp 1-19.

JEREB P, C ROPER & M VECCHIONE. 2010a. Introduction. *In* P Jereb & C 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, Vol. 2*. Rome. FAO. pp 1-11.

JEREB P, M VECCHIONE & C ROPER. 2010b. Family Loliginidae. *In* P Jereb & C 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, Vol. 2*. Rome. FAO. pp 38-117.

KRÖGER B, J VINTHER & D FUCHS. 2011. Cephalopod origin and evolution: a congruent picture emerging from fossils, development and molecules. *Bioessays 33*: 602-613.

LINDGREN A, M PANKEY, F HOCHBERG & T 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*: 129.

LOSOS JB. 2011. Seeing the forest for the trees: the limitations of phylogenies in comparative biology. *Am. Nat. 177*: 709-727.

MUTVEI H, RH MAPES & LA DOGUZHAEVA. 2012. Shell structures in carboniferous baccitid-like coleoids (Cephalopoda) from south central USA. *A Scandinavian Journal of Earth Sciences 134*: 201-216.

NISHIGUCHI M & R MAPES. 2008. Cephalopoda. *In*: Ponder, Winston F & D Lindberg Eds. *Phylogenies and Evolution of the Mollusca*. Dordrecht, The Netherlands: Springer. 163-199.

PAGEL M. 1993. Seeking the evolutionary regression coefficient: an analysis of what comparative methods measure. *J. Theor. Biol.* 164: 191-205.

PAGEL M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 255: 37-45.

PAGEL M, A MEADE & D BARKER. 2004. Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Syst. Biol.* 53 (5): 673-684.

PAGEL M, C VENDITTI & A MEADE. 2006. Large punctuational contribution of speciation to evolutionary divergence at the molecular level. *Science* 314: 119-121.

REID A. 2005a. Family Idiosepiidae. *In*: P Jereb & CF Roper (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae).* FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 1. Rome. pp. 208-210.

REID A. 2005b. Family Spirulidae. *In*: P Jereb & CF Roper (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae).* FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 1. Rome. pp. 211-212.

REID A & P JEREB. 2005. Family Sepiolidae. *In*: P Jereb & CF Roper (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae).* FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 1. Rome. pp. 153-203.

REID A, P JEREB & CF ROPER. 2005. Family Sepiidae. *In*: P Jereb & CF Roper (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae).* FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 1. Rome. pp. 57-152.

REZENDE EL & TJ GARLAND. 2003. Comparaciones interespecíficas y métodos estadísticos filogenéticos. En: F Bozinovic (Ed.). Fisiología Ecológica y Evolutiva. Teoría y casos de estudios de animales. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago. pp 79-98.

SEHER TD, CS NG, SA SIGNOR, O PODLAHA, O BARMINA & A KOPP. 2012. Genetic basis of a violation of Dollo's law: Re-evolution of rotating sex combs in *Drosophila bipectinata*. *Genetics* 192: 1465-1475.

SEIBEL BA, EV THUESEN & JJ CHILDRESS. 1998. Flight of the vampire: ontogenetic gait-transition in *Vampyroteuthis infernalis* (Cephalopoda: Vampyromorpha). *The Journal of Experimental Biology* 201: 2413-2424.

SMITH SA, NG WILSON, FE GOETZ, C FEEHERY, SC ANDRADE, GW ROUSE, G GIRIBET & CW DUNN. 2011. Resolving the evolutionary relationships of mollusk with phylogenomic tools. *Nature*. 2011 Oct 26;480(7377):364-7. doi:10.1038/nature 10526. Erratum in: *Nature*. 2013 Jan 31; 493(7434):708.

SOLTIS DE, PS SOLTIS & JA TATE. 2004. Advances in the study of polyploidy since plants speciation. *New Phytol.* 161: 173-191.

STRUGNELL JM, M NORMAN, J JACKSON, AJ DRUMMOND & A COOPER. 2005. Molecular phylogeny of coleoid cephalopods (Mollusca:Cephalopoda) using a multigene approach; the effect of data partitioning on resolving phylogenies in a Bayesian framework. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 426-441.

STRUGNELL JM, D ROGERS, PA PRODÖHL, MA COLLINS & AL ALLCOCK. 2008. The thermohaline expressway: the southern ocean as a centre of origin for deep-sea octopuses. *Cladistics* 24: 853-860.

SUTTON M, C PERALES-RAYA & I GILBERT. 2016. A phylogeny of fossil and living neocoleoid cephalopods. *Cladistics* 32 (3): 297-307.

TANNER AR, D FUCHS, IE WINKELMANN, M THOMAS, P GILBERT, M SABRINA PANKEY, AM RIBEIRO, KM KOCOT, KM HALANYCH, TH OAKLEY, RR DA FONSECA, D PISANI & J VINTHER. 2017. Molecular clocks indicate turnover and

diversification of modern coleoid cephalopods during the Mesozoic. Marine Revolution. Proc. R. Soc. B 284: 20162818.

TEICHERT C. 1988. Main features of cephalopod evolution. *In*: MR Clarke & ER Truman Eds. The Mollusca. Volume 12. Paleontology and neontology of cephalopods. Academic Press, New York. 355 pp.

VENDITTI C, A MEADE & M PAGEL. 2008. Phylogenetic mixture models can reduce node-density artifacts. Syst. Biol. 57 (2): 286-293.

VOSS NA. 1988. Systematics and zoogeography of cephalopods. Malacologia 29 (1): 209-214.

YOUNG R, M VECCHIONE & T DONOVAN. 1998. The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology. S. Afr. J. Mar. Sci. 20: 393-420.



CAPITULO II: ORIGEN Y DIVERSIFICACION DE LA SUBCLASE COLEOIDEA

Enviado a la revista Scripta Zoologica. Autores David López, Cristián Ibáñez & Patricio Ulloa

Hipótesis 1: La estabilidad filogenética general mostrada en Coleoidea a nivel de superórdenes, órdenes y familias, favorece la concepción de que éstos son grupos naturales.

Hipótesis 2: Estudios previos basados en datos moleculares y fósiles sugieren un origen paleozoico para la subclase Coleoidea.

Hipótesis 3: El aumento de los niveles de especiación de la subclase Coleoidea, pudo haber tenido como gatillante un evento de extinción oceánica de naturaleza anóxica, surgida en el límite Cenomaniense/Turonense (Periodo Cretácico), conocido como evento “C/T” o evento “Bonarelli”.

Objetivo1: Evaluar bajo un contexto Bayesiano, las relaciones filogenéticas internas de la subclase Coleoidea.

Objetivo2: Estimar en base a data molecular y calibración fósil, el origen de la subclase Coleoidea.

Objetivo3: Estimar tiempos de divergencia y los principales eventos de especiación asociados a la subclase Coleoidea.

Predicciones:

1. La subclase Coleoidea, así como sus niveles jerárquicos principales (superórdenes, órdenes y familias), son monofiléticos.
2. La estimación de tiempos de divergencia infiere un origen paleozoico para la subclase Coleoidea.
3. La tasa de especiación en el límite C/T, evidencia un aumento importante en el número de taxa en la subclase Coleoidea.

Preguntas a responder:

1. ¿La subclase Coleoidea es monofilética?
2. ¿Las divisiones taxonómicas históricas dentro de Coleoidea son apoyadas en este estudio?
3. ¿Qué grupos corroboran ser naturales?
4. ¿Qué grupos permanecen controversiales?
5. ¿Cuándo habría surgido la subclase Coleoidea?
6. ¿Cuando se estima comenzó el incremento de la tasa especiación en Coleoidea?

Resumen

Los coleoideos son los moluscos cefalópodos más diversos. A pesar de su abundancia, diversidad e importancia comercial, aspectos fundamentales como sus relaciones filogenéticas y tiempos de divergencia permanecen poco claros. Dependiendo de los genes o el número de especies utilizadas, las relaciones filogenéticas de varios grupos de cefalópodos pueden cambiar dramáticamente. Este trabajo busca clarificar las relaciones filogenéticas y tiempos de divergencia de la subclase Coleoidea, usando cuatro marcadores moleculares (dos mitocondrial y dos nuclear) y el registro fósil en un marco bayesiano. Nuestra hipótesis filogenética confirma la monofilia de la subclase Coleoidea y los superordenes Decapodiformes y Octopodiformes. Dentro de los Decapodiformes, enfatiza la monofilia de los órdenes Myopsida y Oegopsida. A nivel de familia, Sepiidae, Sepiolidae, Idiosepiidae, Bathyteuthidae, Ommastrephidae, Loliginidae y Enoploteuthidae fueron monofiléticos. En los Octopodiformes, encontramos evidencia para soportar la monofilia de los órdenes Octopoda y Vampyromorpha, además de los subordenes Cirrata e Incirrata. En Incirrata y dentro de la superfamilia Octopodoidea, las familias Amphitretidae, Bathypolypodidae, Eledonidae, Enteroctopodidae, Megaleledonidae y Octopodidae fueron halladas monofiléticas. Sin embargo, algunas relaciones permanecen problemáticas, tales como las familias Spirulidae e Idiosepiidae. Los problemas relativos a taxones de compleja posición taxonómica podrían ser resueltos al secuenciar más genes (tanto mitocondrial como nuclear) y más especies asociadas especialmente al grupo de los sepioideos.

En relación a los tiempos de divergencia, encontramos que los coleoideos se habrían originado en el Paleozoico (periodo Carbonífero), mientras los dos clados principales

(Decapodiformes y Octopodiformes) se habrían originado en las eras Paleozoica y Mesozoica, en los periodos Pérmico y Jurásico respectivamente. Este estudio encuentra tiempos de divergencia diferente a algunos previamente reportados, lo que se debería al uso de nuevos y más precisos registros fósiles para calibrar el reloj molecular en la filogenia

Palabras claves: Cefalópodos, filogenia, calibración fósil, tiempos de divergencia.

Introducción

Los análisis filogenéticos han proveído una importante herramienta que permite poner la similitud entre las especies en un contexto histórico, bajo la hipótesis de Darwin de descendencia con modificación (Peña 2011; Wiley & Lieberman 2011; Irisarri & Zardoya 2013). Los árboles filogenéticos son hipótesis de las relaciones entre diferentes organismos, y pueden ser estimadas por diferentes métodos como Parsimonia, Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana (Irisarri & Zardoya 2013; Ibáñez & Mendez 2014). Todos estos métodos tienen ventajas y desventajas y dependen de los datos usados para estimarlos (ejemplo: morfología, ADN). De esta manera, los caracteres basados en ADN han revolucionado los análisis filogenéticos y, recientemente los NGS (Next Generation Sequencing) prometen una rápida generación de datos de secuencias multilocus para mejorar la resolución de las relaciones evolutivas filogenéticas (McCormack *et al.* 2013). Sin embargo, recientemente ha sido descubierto que los NGS podrían incluir algunos genes sin señal filogenética en plantas, animales y hongos (Shen *et al.* 2017). Por tal motivo, es crucial evaluar el nivel de saturación y selección de cada marcador molecular. Otra fuente de variabilidad en el análisis filogenético tiene que ver con el denominado “muestreo taxonómico”, esto es, el número total de especies considerado en el análisis filogenético. El principio es que todos los taxones relevantes estén debidamente representados en el análisis filogenético. Para evaluar si el número de especies es adecuado para el análisis, se ha propuesto evaluar la densidad de especies en los nodos en la filogenia, tomando en consideración el llamado “Artefacto de Densidad de Nodos” (Venditti *et al.* 2006). Lindgren & Anderson (2018) sugieren que la estabilidad de las topologías pueden ser fuertemente impactadas por el muestreo taxonómico.

Entre los moluscos cefalópodos, la subclase Coleoidea es el grupo más abundante y diverso (Nishiguchi & Mapes 2008). Este grupo ha sido considerado monofilético basado en datos

morfológicos y moleculares (Carlini & Graves 1999; Carlini *et al.* 2000; Vecchione *et al.* 2000; Lindgren *et al.* 2004), pero sus relaciones internas son complejas y permanecen problemáticas (Nishiguchi & Mapes 2008, Allcock 2017; Sánchez *et al.* 2018).

Los principales problemas con el uso de caracteres tanto morfológicos como moleculares, se han relacionado con asuntos de invariabilidad (e.g. pocas novedades evolutivas en caracteres morfológicos), limitada variabilidad (e.g. uso de genes mitocondriales a niveles profundos de resolución), plasticidad fenotípica, carencia de comprensión acerca de la naturaleza del carácter y convergencia (Young *et al.* 1998; Vecchione *et al.* 2000; Strugnell *et al.* 2005, Lindgren *et al.* 2012; Allcock *et al.* 2015). Así, muchos caracteres morfológicos son considerados homoplásicos y filogenéticamente no informativos (Young & Vecchione 1996; Allcock *et al.* 2008; Lindgren *et al.* 2012). Problemas de homología también son reportados, debido a relaciones filogenéticas aún no resueltas en el grupo, especialmente en el superorden Decapodiformes (Fuch & Iba 2015). Esto puede explicar porqué muchas hipótesis morfológicas no son bien soportadas por su contraparte molecular (Allcock *et al.* 2008; Nishiguchi & Mapes 2008). Por ejemplo, las familias Sepiidae y Sepiolidae poseen varios caracteres unificadores (e.g. la presencia de cornea), aunque en muchas reconstrucciones filogenéticas no son clados hermanos (Carlini *et al.* 2000; Lindgren & Daly 2007; Nishiguchi & Mapes 2008). Los órdenes Myopsida y Oegopsida, debido a varios caracteres comunes han sido identificados como taxa hermanos, constituyendo el orden Teuthida, el cual podría representar el clado hermano del orden Sepioidea, usando data morfológica (Young *et al.* 1998, Vecchione *et al.* 2000). Mientras algunos estudios moleculares recobran su monofilia, otros establecen diferentes asociaciones para cada clado (Bonnaud *et al.* 1997; Strugnell *et al.* 2005; Akasaki *et al.* 2006; Strugnell & Nishiguchi 2007; Lindgren *et al.* 2012; Strugnell *et al.* 2017; Sanchez *et al.* 2018). En otros casos, la evidencia morfológica y molecular ha sido consistente (Yokobori *et al.* 2007; Allcock *et al.* 2011).

Otra fuente de incertidumbre, tiene que ver con los métodos utilizados. Usando los mismos datos (multilocus) con diferentes métodos, han resultado en hipótesis filogenéticas significativamente diferentes. Tanto Strugnell & Nishiguchi (2007) como Lindgren (2010), encontraron fuerte soporte en diferentes grupos dentro de Coleoidea, pero con diferentes

topologías usando diferentes métodos (Parsimonia, Máxima Versimilitud e Inferencia Bayesiana). Otra fuente de variabilidad es la naturaleza de los genes. En general, el uso de marcadores moleculares nucleares ha contribuido a elucidar relaciones profundas (al nivel de superorden, orden y familias), mientras los marcadores mitocondriales trabajan mejor resolviendo relaciones entre familias o géneros (Allcock *et al.* 2015). Así, al simultáneamente incorporar genes con diferente historia evolutiva, obtenemos hipótesis más consistentes que cuando los genes nuclear y mitocondrial son utilizados por separado (Strugnell *et al.* 2005; Allcock *et al.* 2015; Tanner *et al.* 2017). Otras discrepancias encontradas en investigaciones sobre la filogenia de Coleoidea, podrían surgir dependiendo del número de genes usados. En el estudio de Allcock *et al.* (2015), señalan que la tendencia para clarificar la filogenia de Coleoidea, no ha sido sólo disponer de secuencias de gran longitud o genes con diferente historia evolutiva, sino utilizar tantos genes como sea posible, y aun cuando no es factible indicar cuantos genes se deben utilizar, mientras haya un mayor número de genes, es esperable un mejor resultado (Lindgren *et al.* 2012).

En cuanto a los tiempos de divergencia, éstos han sido estimados para la subclase Coleoidea sólo unas pocas veces (e.g., Strugnell *et al.* 2006; Kröger *et al.* 2011; Tanner *et al.* 2017; Sánchez *et al.* 2018). Strugnell *et al.* (2006), fue el primer estudio en usar data molecular y fósil para datar la divergencia de los taxa dentro de los cefalópodos coleoideos (pulpos, calamares y sepias) y fue el primero en sugerir un origen mucho más temprano (Paleozoico) para cada uno de los principales linajes (Decapodiformes y Octopodiformes) que lo previamente asumido. Este fue el único estudio conocido hasta el más reciente trabajo (Tanner *et al.* 2017), el cual soportó las estimaciones de Strugnell *et al.* (2006) y determinó que el grupo corona de los cefalópodos divergió en el Silúrico-Devónico, mientras el grupo corona de los coleoideos tuvo su origen en el Paleozoico Tardío. Este estudio también provee tiempos de divergencia para los dos principales linajes de Coleoidea y donde los Octopodiformes evidencian un origen más antiguo en el Mesozoico Temprano, mientras los Decapodiformes habrían diversificado en el Periodo Jurásico. Estos tiempos de divergencia destacan la moderna diversidad de los cefalópodos coleoideos, los cuales podrían haber emergido durante la Revolución Marina Mesozoica (Klug *et al.* 2010), un periodo que presencié la radiación de los vertebrados marinos nectónicos. Esto sugeriría

que el origen de la moderna biodiversidad de los cefalópodos fue contingente en competición ecológica, con los vertebrados marinos (Packard 1972; Tanner *et al.* 2017).

Este estudio, presenta los resultados de una hipótesis filogenética construida bajo un marco bayesiano, el cual pretende contribuir a clarificar las relaciones internas de la subclase Coleoidea, usando data molecular con diferente historia evolutiva (mitocondrial y nuclear). Además, estimamos tiempos de divergencia en estos cefalópodos usando nuevos registros fósiles para calibrar el reloj molecular bajo diferentes modelos.

Materiales y Métodos

El presente trabajo estuvo basado en 165 especies de cefalópodos de diferentes grupos incluyendo sepias, calamares y pulpos, además de especies de nautiloideos como grupo externo y desde las cuales se obtuvieron secuencias para dos genes mitocondriales citocromo b (CYTB) y 16S RNAr (16S) y dos nucleares Rhodopsin (RHO) y PAX-6 (PAX6). Para esto, secuencias de los genes CYTB y 16S de 19 especies fueron secuenciados (Tabla 2) y el templado fue completado con secuencias de Genbank. Las secuencias de cada gen fueron alineadas con MUSCLE, implementado en el software MEGA 7.0 (Kumar *et al.* 2016). Previo al análisis filogenético, el mejor modelo de sustitución para cada gen (Tabla 3) fue evaluado en el software jModelTest2 (Darriba *et al.* 2012). Para evaluar si las secuencias estaban saturadas, se ejecutó el test de Xia en DAMBE5 (Xia 2013). Una vez alineadas las secuencias para los cuatro genes (CYTB, 16S, RHO y PAX6), fueron ejecutadas en una matriz concatenada (CYTB+16S+RHO+PAX6) y particionada (CYTB, 16S, RHO, PAX6) en el programa Mesquite v3.10 (Maddison & Maddison 2016).

El ADN total fue extraído desde 19 especies de cefalópodos, siguiendo el protocolo de extracción salina de Aljanabi & Martínez (1997). La amplificación por PCR del gen CYTB fue ejecutado usando los primers Cef-H y Cef-L diseñados por Santaclara *et al.* (2007). Para el gen 16S, utilizamos los primers de Allcock *et al.* (2008). Las amplificaciones fueron desarrolladas en un volumen final de 25 ul conteniendo 50 ng de ADN templado, 2.5 ul de buffer 10X, 2 mM MgCl₂, 1 ul de 100 mM dNTP, 0.5 ul de una solución de 10 IM de cada primer y una unidad de Taq-polymerasa. Los PCR fueron ejecutados en un termociclador Bio-Rad MyCycler TM (Bio-Rad, Hercules, CA, USA). El programa de ciclos fue el

siguiente: un paso de precalentamiento de 3 minutos a 95° C, luego 35 ciclos de 30 segundos a 95° C, 1 minuto a 50° C, 1 minuto y 30 segundos a 72° C y una extensión final de 7 minutos a 72° C (Santaclara *et al.* 2007). Los productos de la PCR fueron purificados y secuenciados en Macrogen Inc (Korea). Las secuencias de nucleótidos obtenidas fueron corregidas con ProSeq v2.9 (Filatov 2002). Las secuencias generadas en este estudio están disponibles desde GenBank (Tabla 1).

La reconstrucción filogenética fue inferida desde la matriz generada por las 165 especies de cefalópodos, usando secuencias concatenadas (CYTB+16S+RHO+PAX6) y secuencias provenientes de una matriz particionada (CYTB, 16S, RHO, PAX6), en los cuales se usó por separado un modelo de sustitución para cada gen. Ambas reconstrucciones filogenéticas fueron comparadas usando Inferencia Bayesiana con el programa MrBayes v3.2 (Ronquist *et al.* 2012), a través de la Cadena de Markov y Montecarlo (MCMC) considerando 10,000,000 de iteraciones, muestreando cada 1000 iteraciones, con un 10% de descarte como burn-in, a objeto de asegurar que las muestras sucesivas fueran independientes. La convergencia y mezcla de las cadenas fue evaluada en Tracer v1.6 (Rambaut *et al.* 2014). De la muestra de 10000 árboles, los primeros 1000 fueron removidos para evitar incluir árboles muestreados previo a la convergencia MCMC, dando un total de 9001 árboles, a partir del cual se construyó el árbol de consenso usando el criterio del 50 %.

También se efectuó un análisis de tiempos de divergencia mediante el programa BEAST v2.4.8 (Drummond *et al.* 2012) para el reloj molecular, usando el set de datos concatenados (CYTB+16S+RHO+PAX6) y un modelo de sustitución GTR. La tasa del reloj fue estimada usando como criterios de búsqueda modelos de reloj estricto y relajado con distribuciones no correlacionadas lognormal, gamma y exponencial, a objeto de cubrir opciones de tasas constantes y variables de divergencia. El modelo de Yule sirvió como árbol prior y los parámetros fueron logeados cada 1000 iteraciones, para una muestra total de 50,000,000 de generaciones. El Burn-in como lo determinado por Tracer, dio cuenta del 20% inicial de la primera estimación basada en un ESS>200 y fue descartado de los cálculos. El mejor modelo de evolución de reloj molecular (estricto o relajado) fue evaluado por comparación mediante Bayes Factor, ajustando el reloj molecular mediante seis puntos de calibración. El primer punto corresponde a la divergencia de Nautiloidea de los linajes basales conducentes

a Coleoidea (*Bactrites*) del Devónico Inferior (Pragian, 408 Mya; Kröger & Mapes 2007: Origen de Bactritoidea) con una distribución gamma y los siguientes parámetros: offset = 408, shape = 2.0, scale = 3.0. El segundo punto de calibración es el origen del grupo corona de Coleoidea (*Hematites*) del Mississippiano Superior, Carbonífero (Serpukhoviano, 325 Mya; Doguzhaeva *et al.* 2010), con una distribución gamma y los siguientes parámetros: offset = 325, shape = 2.0, scale = 3.0. El tercer punto de calibración es la divergencia de los Decapodiformes en el Jurásico Superior (Tithoniano, 148; Pardo-Gandarillas *et al.* 2018), con una distribución gamma y los siguientes parámetros: offset = 148, shape = 2.0, scale = 3.0. El cuarto punto de calibración es la divergencia de Vampyromorpha y Octopoda (*Loligosepia*) del Jurásico Temprano (Sinemuriano, 195 Mya, Fuchs & Weis 2008) con una distribución gamma y los siguientes parámetros: offset = 195, shape = 2.0, scale = 3.0. El quinto punto de calibración es la divergencia del grupo corona de los pulpos incirrados, usando la especie *Stylectopus annae* del Cretácico Superior (Cenomaniano, 93 Mya; Fuchs *et al.* 2009) con distribución gamma y los siguientes parámetros: offset = 93, shape = 2.0, scale = 3.0. El sexto punto de calibración, es la divergencia de subgrupos de loliginidos, usando la especie *Loligo applegatei* del Eoceno Temprano (Ypresiano, 48 Mya; Clarke & Fitch 1979) con una distribución gamma y los siguientes parámetros: offset = 48, shape = 2.0, scale = 3.0.

Tabla 1: Resumen puntos de calibración subclase Coleoidea:

Punto	Calibración	Divergencia	Fósil	Periodo (Mya)	Valor Medio	Distribución	Parámetros
1	Nautiloidea/Ancstro Coleoidea		<i>Bactrites</i>	Devónico	408	Gamma	offset= 408; shape= 2.0; scale= 3.0
2	Origen Coleoidea		<i>Hematites</i>	Carbonífero	325	Gamma	offset= 325; shape= 2.0; scale= 3.0
3	Decapodiformes		No aplica	Jurásico	148	Gamma	offset= 148; shape= 2.0; scale= 3.0
4	Vampyromorpha/Octopoda		<i>Loligosepia</i>	Jurásico	195	Gamma	offset= 195; shape= 2.0; scale= 3.0
5	Incirrata		<i>Stylectopus annae</i>	Cretácico	93	Gamma	offset= 93; shape= 2.0; scale= 3.0
6	Loliginidae		<i>Loligo applegatei</i>	Eoceno	48	Gamma	offset= 48; shape= 2.0; scale= 3.0

Finalmente, estimamos un gráfico de los linajes a través del tiempo en el programa Tracer, para los 3 principales clados (Coleoidea, Decapodiformes y Octopodiformes).

Resultados

Los test de saturación de cada gen ejecutado en DAMBE5, encontró poca saturación de los genes codificantes (CYTB: Iss = 0.608 < Iss.c = 0.738, P < 0.001; RHO: Iss = 0.343 < Iss.c

= 0.709, $P < 0.001$; PAX6: $Iss = 0.261 < Iss.c = 0.683$, $P < 0.001$). Los mejores modelos de sustitución para cada gen, estimados con jModelTest2, pueden ser vistos en la Tabla 2.

El mejor análisis filogenético estuvo basado en una matriz particionada (CYTB, 16S, RHO, PAX6) con un $\log_{10}BF > 6.12$ en desmedro de la matriz combinada. El consenso de los 9001 árboles filogenéticos de MrBayes mostró alto valor de PP (< 0.7) para la mayoría de los nodos (Fig. 1). Todos los taxa de mayor nivel sistemático son confirmados como grupos monofiléticos. La topología muestra tres grupos principales, el Clado 1 representa a la subclase Coleoidea, el Clado 2 está compuesto por el superorden Decapodiformes y el Clado 3 por el superorden Octopodiformes. Dentro del clado 2 encontramos cuatro subclados: Idiosepiidae + Sepiolidae (Clado 4), Oegopsida (Clado 5), Spirulidae + Sepiidae (Clado 6) y Loliginidae (Clado 7). El Clado 3 está compuesto por tres subclados: Cirrata (Clado 8), Argonautoidea (Clado 9) y Octopodoidea (Clado 10) (Fig. 1).

Para estimar los tiempos de divergencia, el modelo que mejor ajustó los datos fue el reloj molecular relajado no correlacionado con distribución lognormal ($-\ln = 33491.41$, $BF > 0.5$, $ESS > 200$). En este contexto, la estimación del tiempo de divergencia media para la clase Cefalopoda ocurrió en el Devónico Inferior hace unos 411.7 Mya (HPD 95 %, 408.08 – 416.71 Mya, Fig. 2). La subclase Coleoidea mostró un periodo de divergencia estimado en el Missisipiano Superior hace unos 328.9 Mya (HPD 95 % 325.07 – 334.33 Mya). Los Decapodiformes diversificaron durante el Pérmico Temprano 289.4 Mya (HPD 95 % 279.75 – 299.04 Mya), los Octopodiformes durante el Jurásico Temprano 198.9 Mya (HPD 95 % 195.08 – 204.36 Mya), los octópodos incirrados durante el Cretácico Temprano 116.7 Mya (HPD 95 % 96.51 – 136.73 Mya) y los calamares loligínidos durante el Cretácico Superior 81.2 Mya (HPD 95 % 60.67 – 101.05 Mya).

Los linajes a través del tiempo mostraron un aumento en la tasa de especiación el cual se podría asociar con el periodo de extinción C/T del periodo Cretácico a fines del Mesozoico para los tres principales clados (Coleoidea, Decapodiformes y Octopodiformes) (Fig. 3).

Discusión

La comprensión de las relaciones filogenéticas dentro de los cefalópodos coleoideos ha llegado a ser una de las principales tareas de muchos biólogos evolutivos que trabajan en

este grupo. Una de las razones es que el conocimiento de las relaciones profundas del grupo aún es confuso. Bajo este escenario, la genómica (mediante la secuenciación de genomas completos) podría ser la mejor respuesta, con el uso de marcadores moleculares más adecuados para resolver muchos de los asuntos taxonómicos pendientes en el otro aspecto, los nodos menos profundos (Allcock 2017; Lindgren & Anderson 2018). En este estudio, la monofilia de la subclase Coleoidea fue recuperada mediante el uso de data molecular nuclear y mitocondrial. El reconocimiento de Coleoidea como un grupo natural ha sido extensamente documentado, ya sea con data morfológica o molecular (Young & Vecchione 1996; Carlini *et al.* 2000; Lindgren *et al.* 2004; 2012; Sánchez *et al.* 2018). La monofilia de los superórdenes Decapodiformes y Octopodiformes es también consistente con la literatura, soportada por la evidencia morfológica y molecular (Young & Vecchione 1996; Carlini & Graves 1999; Vecchione *et al.* 2000; Lindgren *et al.* 2004, 2012; Strugnell *et al.* 2006; Tanner *et al.* 2017; Lindgren & Anderson 2018; Sánchez *et al.* 2018).

Marcadores moleculares

El uso de un marcador o sólo marcadores nucleares ha resultado en filogenias controversiales. Bonnaud *et al.* (2002), evaluó el rendimiento de los genes nucleares RNAr 18S y RNAr 28S separadamente y encontró que cuando se usan diferentes regiones del mismo gen o la misma región pero obtenida de diferentes clones, los resultados pueden ser muy diferentes, afectando así las hipótesis filogenéticas. Carlini & Graves (1999), señalaron la necesidad de usar genes mitocondriales junto con nucleares por su habilidad para inferir relaciones a nivel de familias. Esta idea es compartida por Strugnell *et al.* (2005), quien indica que el uso de fragmentos de un único gen mitocondrial, resulta en una baja resolución a niveles profundos entre familias de cefalópodos. De esta forma, el uso de genes nucleares es necesario si deseamos resolver relaciones de alto nivel filogenético (Carlini *et al.* 2000; Strugnell *et al.* 2005). El presente estudio uso tanto genes mitocondriales como nucleares, resultando en una topología consistente, ya que las relaciones son concordantes con la taxonomía más aceptada para la subclase Coleoidea en base a caracteres tanto morfológicos como moleculares. Sin embargo, el soporte de los nodos fue bajo en algunos clados. Esto puede deberse a la pérdida de datos en la matriz, ya que sólo elegimos especies con un gen nuclear y un gen mitocondrial. Entre todos los genes utilizados en este estudio, CYTB fue muy útil mostrando alta conservación a altos niveles

(orden y familia) y soportando relaciones entre especies combinado con el marcador 16S. Los genes nucleares (RHO y PAX6) dieron soporte a clados de alta categoría taxonómica a nivel de superorden. El uso de genes combinados, ha mostrado ser muy útil en la construcción de hipótesis filogenéticas (Strugnell *et al.* 2006; Lindgren *et al.* 2012; Allcock *et al.* 2015). Dentro de los cefalópodos coleoideos, el gen PAX6 ha sido exitosamente utilizado en la resolución de relaciones de alto nivel filogenético, dentro de los Decapodiformes y Octopodiformes (Strugnell *et al.* 2005). El gen 16S ha contribuido a soportar varios géneros y algunas familias como Ommastrephidae (Bonnaud *et al.* 1994) y el gen CYTB ha sido usado para identificar diferentes clados dentro de la familia Sepiidae (Yoshida *et al.* 2010). En nuestro estudio, evitamos usar barcode Cytochrome Oxidasa I (COI), debido a su saturación a alto nivel taxonómico. Este gen mostraría saturación a nivel de género y familia (Carlini & Graves 1999; Wakabayashi *et al.* 2012). Algunos estudios no han medido saturación del gen COI antes de hacer un análisis filogenético (Sánchez *et al.* 2018). Recientemente, las primeras filogenias de cefalópodos usando transcriptomas fueron desarrolladas (Tanner *et al.* 2017; Lindgren & Anderson 2018). Ambos trabajos encuentran alto soporte para Coleoidea, Octopodiformes y Decapodiformes, pero las relaciones internas son más complejas. Usando cientos de genes y miles de aminoácidos claramente mejora la resolución, pero ambos estudios incluyeron sólo un limitado número de taxa (menos de 50 especies).

Decapodiformes

Las relaciones dentro de los Decapodiformes son más susceptibles a la perturbación del set de datos (Lindgren & Anderson 2018). Nuestra hipótesis filogenética sugiere fuerte evidencia de la monofilia de los Decapodiformes, lo cual es consistente con la literatura (Strugnell *et al.* 2005; Lindgren *et al.* 2012; Tanner *et al.* 2017; Lindgren & Anderson 2018; Sánchez *et al.* 2018). De la misma forma, los órdenes Oegopsida y Myopsida podrían ser monofiléticos, pero Sepioidea (con las familias Idiosepiidae, Sepiolidae y Sepiidae) podrían ser actualmente polifiléticos. Nuestra topología, como otros estudios (Carlini *et al.* 2000; Lindgren & Anderson 2018) muestra a Myopsida (=Loliginidae) cercano al clado N° 6 Spirulidae-Sepiidae que a Oegopsida. Esta estrecha relación ha sido sugerida como resultado del origen común de estos linajes desde Oegopsida (akasaki *et al.* 2006). Los calamares oegópsidos son un grupo conflictivo, su status de orden ha sido altamente

cuestionado considerando: i) la inserción de otros grupos en su filogenia (Carlini & Graves 1999; Carlini *et al.* 2000; Lindgren & Daly 2007); ii) su alta sensibilidad a la composición taxonómica (Carlini *et al.* 2000) y iii) su posible parafilia debido a la ausencia de algunos linajes considerados oegópsidos como Bathyteuthoidea (Carlini *et al.* 2000). La relación de grupos hermanos entre Sepiidae y Spirulidae es confiable y es soportada por data morfológica, tal como la presencia de fragmocono calcáreo y funcional, lo cual es encontrado sólo en estos linajes en los actuales coleoideos (Young *et al.* 1998; Carlini *et al.* 2000; Fuch & Iba 2015; Strugnell *et al.* 2005, 2017). Las familias Idiosepiidae y Sepiolidae han sido encontradas como un grupo monofilético en nuestros resultados, similar a las relaciones encontradas por Tanner *et al.* (2017), pero diferente a los resultados de Lindgren & Anderson (2018). Nuestros resultados ofrecen una probabilidad posterior del nodo menor (< 0.9) a lo obtenido por Tanner *et al.* (2017) con una PP= 1.0. Tanner *et al.* (2017) encontraron una relación de clados altamente soportada entre *Idiosepius paradoxus* y *Euprymna scolopes* (PP = 1.0), una relación no evidenciada por Lindgren & Anderson (2018). Así, estas relaciones permanecen poco claras.

Octopodiformes

La monofilia del superorden Octopodiformes en el presente estudio está en línea con la literatura (Young & Vecchione 1996; Carlini *et al.* 2000; Fuchs *et al.* 2003; Fuchs 2009; Lindgren *et al.* 2012; Tanner *et al.* 2017; Lindgren & Anderson 2018), excepto en los trabajos de Strugnell & Nishiguchi (2007) y Lindgren *et al.* (2004), los cuales ubican a Vampyromorpha como clado hermano de los Decapodiformes, aunque con bajo soporte. Voiht (1997) y Lindgren *et al.* (2004) agruparon los órdenes Vampyromorpha con Octopoda bajo evidencia morfológica. El clado hermano de Vampyromorpha, Octopoda, formado por los subórdenes Cirrata e Incirrata es ampliamente aceptado como monofilético (Carlini *et al.* 2000; Strugnell & Nishiguchi 2007; Young *et al.* 1998), evidenciado también en nuestro trabajo con alto soporte en el nodo. A pesar de que el suborden Incirrata es un grupo natural, las relaciones internas son conflictivas, particularmente las familias Octopodidae y Bolitaenidae (Strugnell & Nishiguchi 2007). En el caso de la superfamilia Octopodoidea, nuestros resultados concuerdan con Strugnell *et al.* (2014) en la conformación del clado *Eledone/Aphrodoctopus* y en la monofilia de las familias Eledonidae, Megaleledonidae, Bathypolypodidae y Amphitretidae (Fig. 1).

La más estrecha relación de miembros de géneros de la familia Octopodidae con pulpos de otras familias ya ha sido evidenciado y con alto soporte en estudios previos (Carlini *et al.* 2000; Guzik *et al.* 2005; Ibáñez *et al.* 2014; Strugnell *et al.* 2014). La recuperación de la superfamilia Argonautoidea (la cual en nuestro trabajo incluye las familias Alloposidae, Argonautidae y Tremoctopodidae), es concordante con data molecular y morfológica (Lindgren *et al.* 2004; Strugnell *et al.* 2014).

Tiempos de Divergencia

En este estudio, encontramos que el surgimiento de Coleoidea y la divergencia de los grupos que conducirían a la conformación de los superordenes Decapodiformes y Octopodiformes, ocurrió alrededor de Mississippiano Superior en el periodo Carbonífero (328 Mya app.). De igual forma, la diversificación del superorden Decapodiformes ocurrió en el Pérmico Inferior (289 Mya app.) y para los Octopodiformes en el Jurásico Temprano (198 Mya app.). Kröger *et al.* (2011), encontró similares tiempos de divergencia en ambos linajes (más antiguo en Octopodiformes) basados en una filogenia calibrada con varios grupos externos (Bivalvia, Gastropoda y Crustacea). Estos tiempos de divergencia son consistentes con la evidencia fósil acerca de la existencia de pulpos y calamares durante el Cretácico Superior (Fuchs *et al.* 2009; Tanabe *et al.* 2015). Nuestros resultados de tiempo de divergencia sugieren un origen más antiguo de los recientes coleoideos a lo propuesto en otros estudios (Young *et al.* 1998; Kroger *et al.* 2011; Strugnell *et al.* 2005; Tanner *et al.* 2017). Las diferencias en la estimación de los tiempos de divergencia de los cefalópodos, están relacionados a conflictivas clasificaciones de fósiles de cefalópodos (Kroger *et al.* 2011; Neige *et al.* 2016), las cuales han producido inconsistentes tiempos de divergencia y así, conflictivas conclusiones acerca de la evolución de los cefalópodos (Strugnell *et al.* 2006). Además, los fósiles de coleoideos son raros e incompletos (Kroger *et al.* 2011), lo cual dificulta aún más tanto el contar con data de esta naturaleza como una adecuada interpretación del grupo al cual pertenecen.

Los coleoideos experimentaron una rápida especiación en las inmediaciones de un evento de extinción de tipo gradual y de menor cuantía denominado Evento C/T, Evento Bonarelli o Evento del límite Cenomaniense/Turonense, datado hace cerca de 94 Mya (Ogg & Hinnov 2012). Este evento anoxico habría afectado a algunos de los mayores depredadores

de los cefalópodos coleoideos, los reptiles Ichthyosauria, al generar una baja oxigenación en aguas del fondo marino cretácico, debido al parecer, por el efecto invernadero provocado por el vulcanismo submarino (Molina 2015). Si bien nuestros resultados muestran que el aumento en la tasa de especiación incluye la barrera K/T en el límite Cretácico-Cenozoico, donde se comunica la radiación adaptativa de varias presas de los cefalópodos (Miya *et al.* 2013; Davis *et al.* 2014; Tanner *et al.* 2017), así como la desaparición de competidores de los neocoleoideos como los paleocoleoideos o algunos de sus predadores (Packard 1972; Iba *et al.* 2011; Tanner *et al.* 2017), tal evento de extinción habrían surgido posterior al inicio de la radiación de los coleoideos y por tanto no habría sido el proceso gatillante de su radiación como pudo ser el caso del evento C/T, aunque sí pudo haber facilitado su posterior aumento.

Finalmente, esperamos que la comunidad científica abocada a la investigación de los cefalópodos en general y de los coleoideos en particular, continúe secuenciando más especies, de manera que en un futuro cercano podamos resolver las muchas interrogantes vinculadas a las relaciones filogenéticas de los cefalópodos coleoideos, su origen y diversificación. Al respecto, este trabajo otorga evidencia para un origen paleozoico y una principal diversificación para la subclase Coleoidea, a finales del Mesozoico.

Bibliografía

AKASAKI T, M NIKAIDO, K TSUCHIYA, S SEGAWA, M HASEGAWA & N OKADA. 2006. Extensive mitochondrial gene arrangements in coleoid Cephalopoda and their phylogenetic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38 (3): 648-658.

ALJANABI SM & I MARTINEZ. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research* 25 (22): 4692-4693.

ALLCOCK AL. 2017. Systematics of Cephalopods. In: Malhotra A. (ed.). *Evolution of Venomous Animals and Their Toxins*, 415-434. Springer, Netherlands.

ALLCOCK AL, JM STRUGNELL & MP JOHNSON. 2008. How useful are the recommended counts and indices in the systematic of the Octopodidae (Mollusca: Cephalopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 95 (1): 205-218.

ALLCOCK AL, IR COOKE & JM STRUGNELL. 2011. What can the mitochondrial genome reveal about higher-level phylogeny of the molluscan class Cephalopoda?. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161: 573-586.

ALLCOCK A, A LINDGREN & J STRUGNELL. 2015. The contribution of molecular data to our understanding of cephalopod evolution and systematic: a review. *Journal of Natural History* 49 (21-24): 1373-1421.

BONNAUD L, R BOUCHER-RODONI & M MONNEROT. 1994. Phylogeny of decapod cephalopods based on partial 16S rDNA nucleotide sequences. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences. Serie III. Sciences de la Vie* 317 (6): 581-588.

BONNAUD L, R BOUCHER-RODONI & M MONNEROT. 1997. Phylogeny of cephalopods inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7 (1): 44-54.

BONNAUD L, A SAIHI & R BOUCHER-RODONI. 2002. Are 28S rDNA and 18S rDNA informative for cephalopod phylogeny?. *Bulletin of Marine Science* 71 (1): 197-208.

CARLINI D & J GRAVES. 1999. Phylogenetic analysis of cytochrome c oxidase I sequences to determine higher-level relationships within the coleoid cephalopods. *Bulletin of Marine Science* 64(1): 57-76.

CARLINI D, K REECE & J GRAVES. 2000. Actin gene family and the phylogeny of coleoid cephalopods (Mollusca: Cephalopoda). *Molecular Biology and Evolution* 17 (9): 1353-1370.

CLARKE MR & JE FITCH. 1979. Statoliths of Cenozoic teuthoid cephalopods from North America. *Palaeontology* 22 (2): 479-511.

DARRIBA D, GL TABOADA, R DOALLO & D POSADA. 2012. jModelTest2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9 (8): 772-772.

DAVIS MP, NI HOLCROFT, EO WILEY, JS SPARKS & WL SMITH. 2014. Species-specific bioluminescence facilitates speciation in the deep sea. *Marine Biology* 161 (5): 1139-1148.

DOGUZHAEVA LA, RH MAPES & H MUTVEI. 2010. Evolutionary patterns of carboniferous coleoid cephalopods based on their diversity and morphological plasticity. In: Tanabe K, Shigeta Y, Sasaki T, Hirano H, editors. Cephalopods Present and Past. Tokyo: Tokai Univ. Press. pp. 171-180.

DRUMMOND AJ, MA SUCHARD, D XIE & A RAMBAUT. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29 (8): 1969-1973.

FILATOV DA. 2002. ProSeq: a software for preparation and evolutionary analysis of DNA sequence data sets. *Molecular Ecology Resources* 2 (4): 621-624.

FUCHS D. 2009. Octobranchia – a diphyletic taxon. *Berliner Paläobiologische Abhandlungen* 10: 182-192.

FUCH D & R WEIS. 2008. Taxonomy, morphology and phylogeny of Lower Jurassic loligosepiid coleoids (Cephalopoda). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 249 (1): 93-112.

FUCH D & Y IBA. 2015. The gladiuses in coleoid cephalopods: Homology, parallelism, or convergence?. *Swiss Journal of Palaeontology* 134 (2): 187-197.

FUCHS D, H KEUPP & TH ENGESER. 2003. New records of soft parts of *Muensterella scutellaris* Muenster, 1842 (Coleoidea) from the late Jurassic plattenkalks of Eichstätt and their significance for octobranchian relationships. *Berliner Paläobiol. Abh.* 3: 101-111.

FUCHS D, G BRACCHI & R WEIS. 2009. New octopods (Cephalopoda: Coleoidea) from the Late Cretaceous (Upper Cenomanian) of Hâkel and Hâdjoula, Lebanon. *Palaeontology* 52 (1): 65-81.

GUZIK MT, MD NORMAN & RH CROZIER. 2005. Molecular phylogeny of the benthic shallow-water octopuses (Cephalopoda: Octopodinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37 (1): 235-248.

IBAÑEZ CM & MA MENDEZ. 2014. Filogenia y método comparado: el estudio de la evolución de los rasgos. In: Méndez MA & J Navarro (Eds.). *Introducción a la Biología Evolutiva*. Eseb-Socevol.

- IBAÑEZ CM, F PEÑA, MC PARDO-GANDARILLAS, MA MENDEZ, CE HERNANDEZ & E POULIN. 2014. Evolution of development type in benthic octopuses: holobenthic or pelago-benthic ancestor?. *Hydrobiologia* 725 (1): 205-214.
- IRISARRI I & R ZARDOYA. 2013. Phylogeny reconstruction. In: *Evolution & Diversity of Life*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- KLUG C, B KRÖGER, W KIESSLING, GL MULLINS, T SERVAIS, J FRÝDA,.....& S TURNER. 2010. The Devonian nekton revolution. *Lethaia* 43 (4) 465-477.
- KRÖGER B & R MAPES. 2007. Carboniferous actinoceratoid Nautiloidea (Cephalopoda) – A new perspective. *Journal of Paleontology* 81 (4): 714-724.
- KRÖGER B, J VINTHER & D FUCHS. 2011. Cephalopod origin and evolution: a congruent picture emerging from fossils, development and molecules. *Bioessays* 33 (8): 602-613.
- KUMAR S, G STECHER & K TAMURA. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33 (7): 1870-1874.
- LINDGREN AR. 2010. Molecular inference of phylogenetic relationships among Decapodiformes (Mollusca: Cephalopoda) with special focus on the squid order Oegopsida. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56 (1): 77-90.
- LINDGREN AR & M DALY. 2007. The impact of length-variable data and alignment criterion on the phylogeny of Decapodiformes (Mollusca: Cephalopoda). *Cladistics* 23 (5): 464-476.
- LINDGREN AR & FE ANDERSON. 2018. Assessing the utility of transcriptome data for inferring phylogenetic relationships among coleoid cephalopods. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 118: 330-342.
- LINDGREN AR, G GIRIBET & MK NISHIGUCHI. 2004. A combined approach to the phylogeny of Cephalopoda (Mollusca). *Cladistics* 20 (5): 454-486.

LINDGREN AR, MS PANKEY, FG HOCHBERG & TH OAKLEY. 2012. A multi-gene phylogeny of Cephalopoda supports convergent morphological evolution in association with multiple habitat shifts in the marine environment. *BMC Evolutionary Biology* 12 (1), 129.

MCCORMACK JE, SM HIRD, AJ ZELLMER, BC CARSTENS & RT BRUMFIELD. 2013. Applications of next-generation sequencing to phylogeography and phylogenetics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66 (2): 526-538.

MADDISON WP & DR MADDISON. 2016. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.10. <http://mesquiteproject.org>.

MIYA M, M FRIEDMAN, TP SATOH, H TAKESHIMA, T SADO, W IWASAKI,...& JY POULSEN. 2013. Evolutionary origin of the Scombridae (tunas and mackerels): members of a Paleogene adaptative radiation with 14 other pelagic fish families. *Plos One* 8 (9), e73535.

MOLINA E. 2015. Eventos de extinción desde hace 100 Ma: patrones, causas y efectos. XXXI Jornadas de Paleontología. Sociedad Española de Paleontología: 36-49.

NEIGE P, H LAPIERRE & D MERLE. 2016. New Eocene Coleoid (Cephalopoda) diversity from statolith remains: taxonomic assignation, fossil record analysis, and new data for calibrating molecular phylogenies. *Plos One* 11 (5), e0154062.

NISHIGUCHI MK & R MAPES. 2008. Cephalopoda. In: Ponder W & D Lindberg (Eds.). *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. Univ. of California Press., Berkeley, pp. 161-197.

OGG JG & LA HINNOV. 2012. Cretaceous. In: *The Geologic Time Scale 2012*. Gradstein FM, JG OGG, MD Schmitz & GM Ogg (Eds.). Elsevier Publ., pp 793-854.

PACKARD A. 1972. Cephalopods and fish: the limits of convergence. *Biological Reviews* 47 (2): 241-307.

PARDO-GANDARILLAS MC, FI TORRES, D FUCHS & CM IBÁÑEZ. 2018. Updated molecular phylogeny of the squid family Ommastrephidae: Insights into the evolution of spawning strategies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 120: 212-217.

PEÑA C. 2011. Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología* 18 (2): 265-267.

RAMBAUT A, MA SUCHARD, D XIE & AJ DRUMMOND. 2014. Tracer v1.6. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.

RONQUIST F, M TESLENKO, P VANDERMARK, DL AYRES, A DARLING, S HOHNA, B LARGET, L LIU, MA SUCHARD & JP HUELSENBECK. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* 61: 539-542.

SÁNCHEZ G, DHE SETIAMARGA, S TUANAPAYA, K TONGTHERM, IE WINKELMANN, H SCHMIDBAUR, T UMINO, C ALBERTIN, L ALLCOCK, C PERALES-RAYA, I GLEADALL, JM STRUGNELL, O SIMAKOV & J NABHITABHATA. 2018. Genus-level phylogeny of cephalopods using molecular markers: current status and problematic areas. *PeerJ* 6:e4331.

SANTA CLARA FJ, M ESPÍNEIRA, AG CABADO & JM VIEITES. 2007. Detection of land animal remains in fish meals by the polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism technique. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 55 (2): 305-310.

SHEN XX, CT HITTINGER & A ROKAS. 2017. Contentious relationships in phylogenomic studies can be driven by a handful of genes. *Nature Ecology & Evolution* 1 (5): s41559-017.

STRUGNELL J, M NORMAN, J JACKSON, AJ DRUMMOND & A COOPER. 2005. Molecular phylogeny of coleoid cephalopods (Mollusca: Cephalopoda) using a multigene approach; the effect of data partitioning on resolving phylogenies in a Bayesian framework. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37 (2): 426-441.

STRUGNELL J, J JACKSON, AJ DRUMMOND & A COOPER. 2006. Divergence time estimates for major cephalopod group: evidence from multiple genes. *Cladistics* 22 (1): 89-96.

STRUGNELL J & MK NISHIGUCHI. 2007. Molecular phylogeny of coleoid cephalopods (Mollusca: Cephalopoda) inferred from three mitochondrial and six nuclear loci: a comparison of alignment, implied alignment and analysis methods. *Journal of Molluscan Studies* 73 (4): 399-410.

STRUGNELL JM, MD NORMAN, M VECCHIONE, M GUZIK & AL ALLCOCK. 2014. The ink sac clouds octopod evolutionary history. *Hydrobiologia* 725 (1): 215-235.

STRUGNELL JM, NE HALL, M VECCHIONE, D FUCHS & AL ALLCOCK. 2017. Whole mitochondrial genome of the Ram's Horn squid shines light on the phylogenetic position of the monotypic order Spirulida (Haeckel, 1896). *Molecular Phylogenetic and Evolution* 109: 296-301.

TANABE K, I KRUTA & NH LANDMAN. 2015. Ammonoid buccal mass and jaw apparatus. In: Klug C, D Korn, K De Baets, I Kruta & RH Mapes (Eds.). *Ammonoid Paleobiology: from anatomy to paleoecology*, Chapter 10. *Topics in Geobiology* 43, Springer, Dordrecht, pp. 429-484.

TANNER AR, D FUCHS, IE WINKELMANN, MT GILBERT, MS PANKEY, AM RIBEIRO, KM KOCOT, KM HALANYCH, TH OAKLEY, RR DA FONSECA, D PISANI & J VINTHER. 2017. Molecular clocks indicate turnover and diversification of modern coleoid cephalopods during the Mesozoic Marine Revolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284: 20162818.

VECCHIONE M, RE YOUNG & DB CARLINI. 2000. Reconstruction of ancestral character states in neocoleoid cephalopods based on parsimony. *American Malacological Bulletin* 15 (2): 179-193.

VENDITTI C, A MEADE & M PAGEL. 2006. Detecting the node density artifact in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 55 (4): 637-643.

VOIGHT JR. 1997. Cladistic analysis of the octopods based on anatomical characters. *Journal of Molluscan Studies* 63 (3): 311-325.

WAKABAYASHI T, N SUZUKI, M SAKAI & S CHOW. 2012. Phylogenetic relationships among the family Ommastrephidae (Mollusca: Cephalopoda) inferred from two mitochondrial DNA gene sequences. *Marine Genomics* 7: 11-16.

WILEY EO & BS LIEBERMAN. 2011. *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*, 2nd edn. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons.

XIA X. 2013. DAMBE5: A comprehensive software package for data analysis in molecular biology and evolution. *Molecular Biology and Evolution* 30 (7): 1720-1728.

YOKOBORI SI, DJ LINDSAY, K TSUCHIYA, A YANIAGISHI, T MARUYAMA & T SHIRNA. 2007. Mitochondrial genome structure and evolution in the living fossil vampire squid *Vampyroteuthis infernalis* and extant cephalopods. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44 (2): 898-910.

YOSHIDA M, T KAZUHIKO & H FURUYA. 2010. Molecular phylogeny among east-asian cuttlefishes using three mitochondrial genes. *Cephalopods – Present and Past* Tokai University Press, Tokyo, pp. 15-21.

YOUNG RE & M VECCHIONE M. 1996. Analysis of morphology to determine primary sister-taxon relationships within coleoid cephalopods. *American Malacological Bulletin* 12: 91-112.

YOUNG RE, M VECCHIONE & DT DONOVAN. 1998. The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology. *African Journal of Marine Science* 20: 393-420.

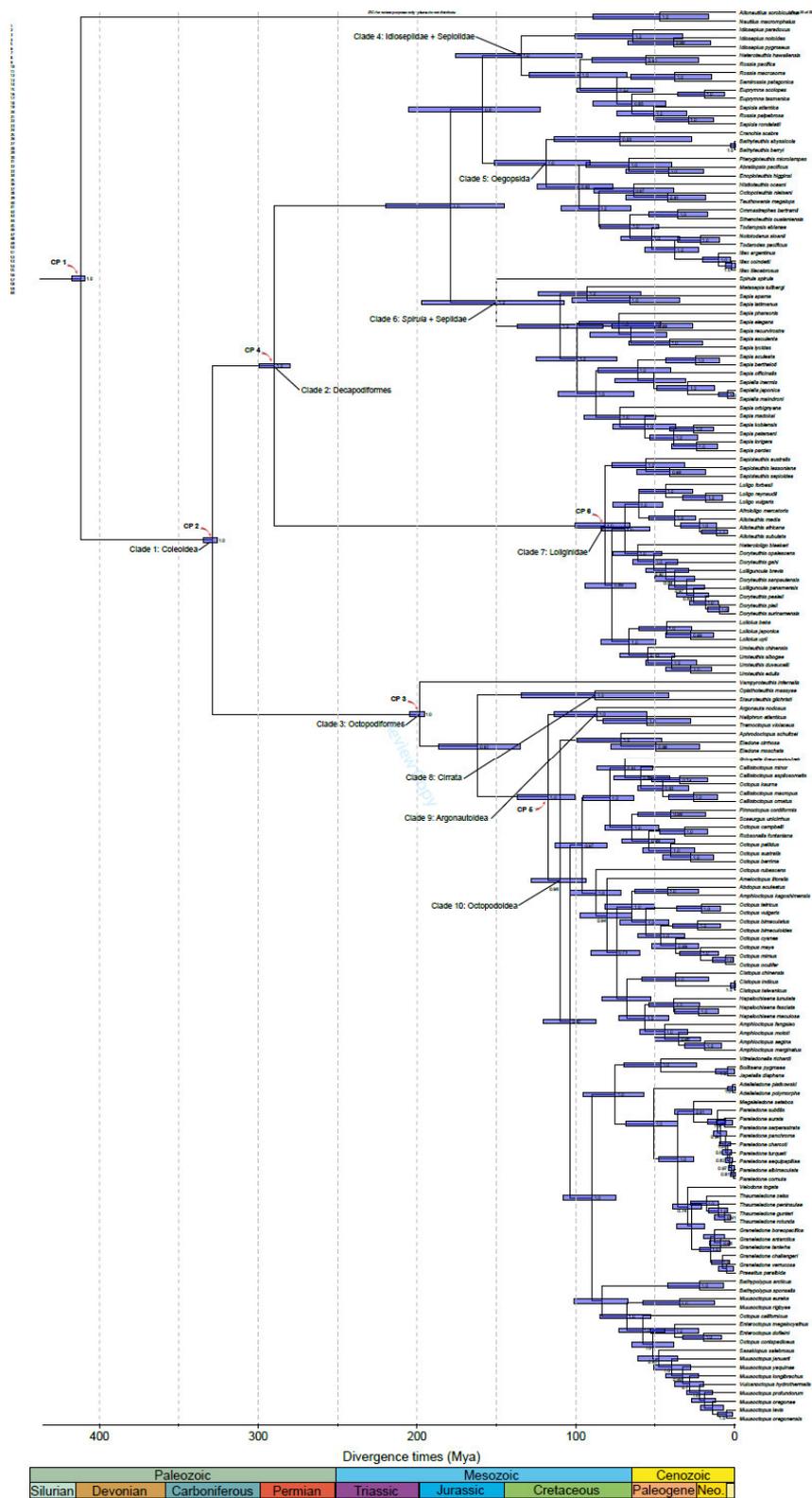


Figura 2: Tiempos de divergencia subclase Coleoidea. Las barras en nodos representan los HPD al 95 %. Los CP 1al 6, son puntos de calibración.

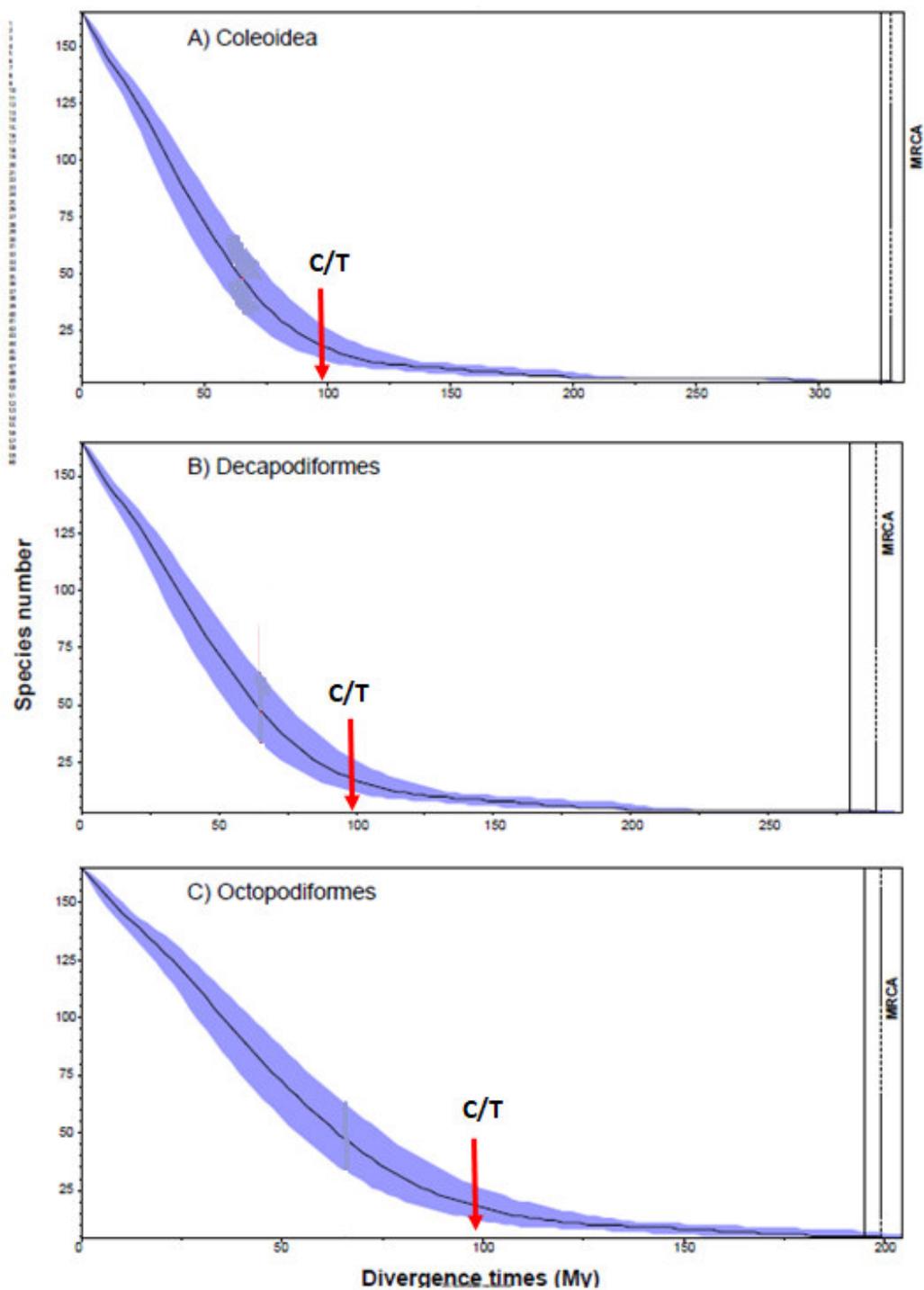


Figura 3: Diversificación de linajes en el tiempo. A) subclase Coleoidea; B) superorden Decapodiformes y C) superorden Octopodiformes.

Tabla 2: Cefalópodos utilizados, taxonomía y código acceso Genbank en cada gen considerado.

Especie	Superorden	Orden	Familia	CYTB	16S	RHO	PAX6
<i>Allonautilus scrobiculatus</i>	----	Nautilida	Nautilidae	KP892752	U11602		
<i>Nautilus macromphalus</i>	----	Nautilida	Nautilidae	DQ472026	GQ280172		
<i>Afrololigo mercatoris</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae		AF110085	EU668060	
<i>Alloteuthis africana</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae		EU668106	EU668026	
<i>Alloteuthis media</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae		EU668126	EU668034	
<i>Alloteuthis subulata</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	EF423110	EU668141	EU668058	
<i>Doryteuthis gahi</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	Esta Investigación	Esta Investigación	KF854105	
<i>Doryteuthis opalescens</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	Esta Investigación	Esta Investigación	KF854107	U59830
<i>Doryteuthis pealeii</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	EF423104	KF854015	KF854091	
<i>Doryteuthis pleii</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae		KF854012	KF854088	
<i>Doryteuthis sanpaulensis</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae		KF854021	KF854097	
<i>Doryteuthis surinamensis</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae		KF854018	KF854094	
<i>Heterololigo bleekeri</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	EF423148	KF854033	KF854109	
<i>Loligo forbesii</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	EF423052	KF854040	KF854116	AY545161
<i>Loligo reynaudii</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	EF423066	KF854035	KF854111	
<i>Loligo vulgaris</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	EF423060	KF854037	KF854113	
<i>Loliolus beka</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	KT254309	HQ529547		
<i>Loliolus japonica</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	EF423074	AF110083		
<i>Loliolus uyii</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	KP265013	HQ529566		
<i>Lolliguncula brevis</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae		KF854132	KF854149	AY616931
<i>Lolliguncula Panamensis</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae		KF266733	KF266757	
<i>Sepioteuthis australis</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae		AF110087	AY616917	AY616932
<i>Sepioteuthis lessoniana</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	AB240154	KF854048	KF854124	AY616933
<i>Sepioteuthis sepioidea</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae		KF854047	KF854123	
<i>Uroteuthis chinensis</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	EF423128	KF854041	KF854117	
<i>Uroteuthis duvaucelii</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	FJ899704	KF854044	KF854120	
<i>Uroteuthis edulis</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae	AB675080	AJ000103		
<i>Uroteuthis sibogae</i>	Decapodiformes	Myopsida	Loliginidae		KF854043	KF854119	
<i>Bathyteuthis abyssicola</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Bathyteuthidae	AP012225	EU735199		AY617032
<i>Bathyteuthis berryi</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Bathyteuthidae		AY616878	AY616912	AY616927
<i>Cranchia scabra</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Cranchiidae		EU735202		AY617036
<i>Teuthowenia megalops</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Cranchiidae		AY616984	AY617060	AY617035
<i>Abrialopsis pacificus</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Enoploteuthidae		AY616982	AY617054	AY617029
<i>Enoploteuthis higginsi</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Enoploteuthidae		AJ223485		AY617030
<i>Histioteuthis oceani</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Histioteuthidae		AY616986	AY617053	AY617028
<i>Octopoteuthis nielsenii</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Octopoteuthidae		AY616983		AY617031
<i>Illex argentinus</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Ommastrephidae	Esta Investigación	X79594		
<i>Illex coindetii</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Ommastrephidae	EF423032	EU735218	AY617062	AY617037
<i>Illex illecebrosus</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Ommastrephidae	EF423048	AB270948		
<i>Nototodarus sloanii</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Ommastrephidae	EF423070	AB270953		
<i>Ommastrephes bartramii</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Ommastrephidae	EF423136	AY616880	AY616915	AY616930
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Ommastrephidae	EU660576	X79582	AY545185	AY545162
<i>Todarodes pacificus</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Ommastrephidae	EF423142	LC057355		
<i>Todaropsis eblanae</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Ommastrephidae	EF423088	AY616988	AY617063	AY617038
<i>Pterygioteuthis microlampas</i>	Decapodiformes	Oegopsida	Pyroteuthidae		X79588	AY616913	AY616928
<i>Idiosepius notoides</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Idiosepiidae		AJ001647	AY545181	
<i>Idiosepius paradoxus</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Idiosepiidae		AB191137		AB716348
<i>Idiosepius pygmaeus</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Idiosepiidae		EF685006		AY545157
<i>Metasepia tullbergi</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430440	AY616885		AY616940
<i>Sepia aculeata</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	FJ360586	AF369113		
<i>Sepia apama</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	FJ360598	AY616977		AY617024
<i>Sepia bertheloti</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430418	AY368677		
<i>Sepia elegans</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430420	AY293657		

<i>Sepia esculenta</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	FJ360593	HQ845996			
<i>Sepia kobsiensis</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430422	AB192323			
<i>Sepia latimanus</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430423	AB192322	KR107049		
<i>Sepia lorigera</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430425	AB193802			
<i>Sepia lycidas</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430426	AB192321			
<i>Sepia madokai</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430427	AM088004			
<i>Sepia officinalis</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	EF423078	EU735191	AF000947	AY545160	
<i>Sepia orbignyana</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	FJ360579	X79578			
<i>Sepia pardex</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430428	AB193801			
<i>Sepia peterseni</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430429	AB192324			
<i>Sepia pharaonis</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430430	AF369117	AY616924	AY616939	
<i>Sepia recurvirostra</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430432	AM088003			
<i>Sepiella inermis</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	KF040369	EU735190			
<i>Sepiella japonica</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	AB430438	AY616978			AY617025
<i>Sepiella maindroni</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiidae	KR912215	KR912215			
<i>Euprymna scolopes</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiolidae		AY293663	AY616923	AY616938	
<i>Euprymna tasmanica</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiolidae		AY293664	AY617049	AY617026	
<i>Heteroteuthis hawaiiensis</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiolidae		AY616884		AY616937	
<i>Rossia macrosoma</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiolidae		X79577	AY617050	AY617027	
<i>Rossia pacifica</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiolidae	AB470277	AY616883	AY616921	AY616936	
<i>Rossia palpebrosa</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiolidae	FJ360612	EU735192			
<i>Semirossia patagonica</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiolidae	AP012226	AP012226			
<i>Sepiola atlantica</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiolidae	FJ360604	AY293672			
<i>Sepiola rondeletii</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Sepiolidae	FJ360608	AY293671			
<i>Spirula Spirula</i>	Decapodiformes	Sepioidea	Spirulidae	Esta Investigación	X79574	AY545183	AY545159	
<i>Haliphron atlanticus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Alloposidae		AY616971	AY617040	AY617016	
<i>Bolitaena pygmaea</i>	Octopodiformes	Octopoda	Amphitretidae			AY545180	AY545156	
<i>Japetella diaphana</i>	Octopodiformes	Octopoda	Amphitretidae		AJ252766	AY545179	AY545155	
<i>Vitreledonella richardi</i>	Octopodiformes	Octopoda	Amphitretidae		AY545112	AY545178	AY545154	
<i>Argonauta nodosus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Argonautidae	AJ628170	AY545104	AY545166	AY545142	
<i>Bathypolypus arcticus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Bathypolypodidae		DQ280044	KP693815		
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	Octopodiformes	Octopoda	Bathypolypodidae	FJ603515	EF016338	GQ226024	HM104269	
<i>Aphrodactopus schultzei</i>	Octopodiformes	Octopoda	Eledonidae		AJ311116		HM104268	
<i>Eledone cirrhosa</i>	Octopodiformes	Octopoda	Eledonidae	Esta Investigación	Esta Investigación		AY617020	
<i>Eledone moschata</i>	Octopodiformes	Octopoda	Eledonidae	FJ360566	AJ252764			
<i>Enteroctopus dofleini</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae	FJ360576	AY545109	AY545174	AY545150	
<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae	Esta Investigación	Esta Investigación			
<i>Muusoctopus eureka</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae	FJ603516	HM572154	HM572221		
<i>Muusoctopus januarii</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae	FJ603526	EF016345		HM104270	
<i>Muusoctopus levis</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae		EF016341	HM572228		
<i>Muusoctopus longibrachus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae	Esta Investigación	Esta Investigación			
<i>Muusoctopus oregonae</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae	FJ603517	EF016342	HM572225		
<i>Muusoctopus oregonensis</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae	FJ603518	FJ603543	GQ226016		
<i>Muusoctopus profundorum</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae	FJ603523	FJ603542	GQ226022		
<i>Muusoctopus rigbyae</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae	FJ603527	FJ428010			
<i>Muusoctopus yaquinae</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae	FJ603519	FJ603539	GQ226017		
<i>Sasakiopus salebrosus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae		GQ226031	GQ226025		
<i>Vulcanoctopus hydrothermalis</i>	Octopodiformes	Octopoda	Enteroctopodidae		FJ603544	HM104300	HM104275	
<i>Adelieledone piatkowski</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EU071431	EU086511	EU071406	
<i>Adelieledone polymorpha</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae	EU148457	EF102194	EF102113	AY545151	
<i>Graneledone antarctica</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EU071436	EU086518	EU071423	
<i>Graneledone boreopacifica</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EU071435	EU086516	EU071421	
<i>Graneledone challengerii</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae	Esta Investigación	Esta Investigación			

<i>Graneledone taniwha</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae	Esta Investigación	Esta Investigación		
<i>Graneledone verrucosa</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		AY545111		EU071422
<i>Megaleledone setebos</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		AJ311118	EF102114	EU071420
<i>Pareledone aequipapillae</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EF102200	EF102119	EU071409
<i>Pareledone albimaculata</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EF102203	EF102122	EU071410
<i>Pareledone aurata</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EF102198	EF102118	EU071407
<i>Pareledone charcoti</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EF102196	EF102115	EU071408
<i>Pareledone cornuta</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EF102206	EF102125	EU071411
<i>Pareledone panchroma</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EF102214	EF102133	EU071413
<i>Pareledone serperastrata</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EF102208	EF102127	EU071412
<i>Pareledone subtilis</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EF102210	EF102129	EU071414
<i>Pareledone turqueti</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae	Esta Investigación	EF102212	AY545176	AY545152
<i>Praealitus paralbida</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		HM104247		HM104273
<i>Thaumeledone gunteri</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae	EU148464	AF299266	EU086513	EU071417
<i>Thaumeledone peninsulae</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae	EU148461	EU071433	EU086514	EU071418
<i>Thaumeledone rotunda</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae	EU148459	EU071432	EU086512	EU071416
<i>Thaumeledone zeiss</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae	Esta Investigación	Esta Investigación		
<i>Velodona tagata</i>	Octopodiformes	Octopoda	Megaleledonidae		EU071434	EU086515	EU071419
<i>Abdopus aculeatus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628177	HM104244	HM104287	HM104265
<i>Amelioctopus litoralis</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628171	HM104245	HM104288	HM104266
<i>Amphioctopus aegina</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	FJ360547	AB191111		HM104267
<i>Amphioctopus fangsiao</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	Esta Investigación	Esta Investigación		
<i>Amphioctopus kagoshimensis</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628190	HQ846032		
<i>Amphioctopus marginatus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628195	AJ252751		
<i>Amphioctopus mototi</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628196	AJ252752		
<i>Callistoctopus asilosomatis</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628180	AJ311109		
<i>Callistoctopus macropus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	FJ360553	AJ616310		
<i>Callistoctopus minor</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	HQ638215	HQ846026		
<i>Callistoctopus ornatus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae		AB191114	AY616926	AY616941
<i>Cistopus chinensis</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	KF017606	HQ846039		
<i>Cistopus indicus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628172	AJ252744	HM104291	HM104271
<i>Cistopus taiwanicus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	KF017605	HQ846075		
<i>Grimpella thaumastocheir</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628173	HM104246		HM104272
<i>Hapalochlaena fasciata</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628174	GQ900711		
<i>Hapalochlaena lunulata</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	JX268599	AJ252745		
<i>Hapalochlaena maculosa</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628176	AY545107	AY545171	AY545147
<i>Octopus australis</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628181	KR153532		
<i>Octopus berrima</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628182	AY545105	AY545168	AY545144
<i>Octopus bimaculatus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	KT581981	KT581981	KT335846	
<i>Octopus bimaculoides</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	Esta Investigación	Esta Investigación		AY545148
<i>Octopus californicus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	HMS72209	AJ390322	HM572214	
<i>Octopus campbelli</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	Esta Investigación	Esta Investigación		
<i>Octopus conispadiceus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	KJ789854	AB191116		
<i>Octopus cyanea</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628184	AJ252782		
<i>Octopus kaurna</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae		AY545106	AY545169	AY545145
<i>Octopus maya</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	Esta Investigación	Esta Investigación		
<i>Octopus mimus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	Esta Investigación	Esta Investigación		
<i>Octopus oculifer</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628198		KT335849	
<i>Octopus pallidus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628199	AJ252754		
<i>Octopus rubescens</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae		AJ252755	AY545170	AY545146
<i>Octopus tetricus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	AJ628200	KJ605236		
<i>Octopus vulgaris</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	Esta Investigación	Esta Investigación		HM104274
<i>Pinnoctopus cordiformes</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	Esta Investigación	Esta Investigación	HM104296	
<i>Robsonella This studytania</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae	Esta Investigación	Esta Investigación		
<i>Scaergus unircirrus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Octopodidae		HM104248	HM104298	
<i>Opisthoteuthis massyae</i>	Octopodiformes	Octopoda	Opisthoteuthidae		AY545103	AY545165	AY545141
<i>Stauroteuthis gilchristi</i>	Octopodiformes	Octopoda	Stauroteuthidae		AY545102		AY545140
<i>Tremoctopus violaceus</i>	Octopodiformes	Octopoda	Tremoctopodidae		AJ252767		AY545143
<i>Vampyroteuthis infernalis</i>	Octopodiformes	Vampyromorpha	Vampyroteuthidae	AB266515	AY545101	AY545163	AY545139

Tabla 3: Detalle mejor modelo seleccionado por JmodelTest2.

Gen	Modelo	Parámetros	BIC	AICc	lnL
CYTB	GTR+G	223	33782.144	33063.052	-16177.074
16S	HKY+G	329	39207.368	38317.963	-18528.398
RHO	HKY+G	185	20223.875	19598.362	-9524.804
PAXG	HKY+G	159	6322.991	6110.342	-2709.112
CYTB+16S+RHO+PAX6	GTR	336	119811.940	118027.510	-58615.778

CAPITULO III: BIOGEOGRAFIA DE LOS CALAMARES MYÓPSIDOS

Publicado en la revista Latin American Journal of Aquatic Research. Autores Patricio Ulloa, Cristian Hernández, Reinaldo Rivera & Cristián Ibáñez

Hipótesis: Mediante el uso de evidencia fósil y herramientas moleculares, se espera encontrar un escenario alternativo a la tesis cladogenética planteada por Brackoniecki (1986), para explicar la actual distribución de la familia Loliginidae, y la cual se sustenta en la tesis del centro de origen propuesta por Cain (1944).

Objetivo: Evaluar la hipótesis de Brackoniecki (1986) sobre la biogeografía histórica de la familia Loliginidae y, aportar con ideas alternativas a su tesis cladogenética para explicar el actual patrón de distribución del grupo, como una primera aproximación a posibles asociaciones filogenéticas con patrones de distribución en la subclase.

Predicciones:

1. La actual distribución de la familia Loliginidae estaría ligada fundamentalmente a procesos de dispersión, más que a su dependencia pasiva del movimiento de las placas tectónicas continentales (vicarianza).
2. Las especies más cercanamente emparentadas se espera evidencien un patrón de distribución geográfica similar, es decir, mostraran señal filogenética.
3. Considerando que la mayor cantidad de especies de loliginidos se encuentra en el Pacífico Oeste, se espera que el origen de la familia se encuentre en dicha área oceánica.

Preguntas a responder:

1. ¿Qué procesos explican el actual patrón de distribución de los loligínidos?
2. ¿El patrón de distribución de los loligínidos muestra señal filogenética?
3. ¿Dónde se habría originado la familia Loliginidae?



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 suoriental 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 its distribution. Our inference suggests 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, templadas 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 circuntropical. 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 *Lololus* 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-

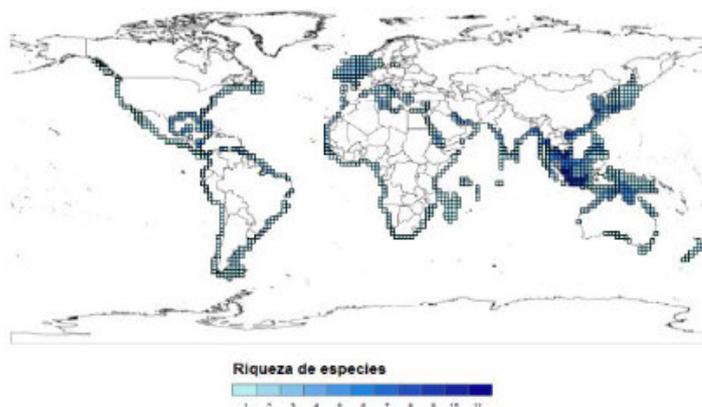


Figura 1. Mapa con la actual distribución y riqueza de especies de la familia Loliginidae (Jereb *et al.*, 2010).

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 suroriental 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 contaran 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 Dambé 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 Dambé, 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 suroccidental	<i>L. vulgaris</i> , <i>L. reynaudii</i>
	Indo-Pacífico suroccidental	<i>L. forbesii</i>
<i>Afrololigo</i>	Atlántico nor y suroccidental	<i>A. mercatoris</i>
<i>Alloteuthis</i>	Atlántico nor y suroccidental	<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 suroccidental	<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>Lololus</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 suroccidental	<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. divaucelii</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 (COL-16S-Rhodopsin)
Cranchiidae	<i>Cranchia scabra</i> *	AF000035.1-EU735202.1-AY617061.1
Ommastrephidae	<i>Sthenoteuthis oulamiensis</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 divaucelii</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 (Khum *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, Loliiginidae 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 loliiginidos 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 suroriental y el Pacífico nororiental. El ancestro de *Sepioteuthis* conserva el Pacífico suroriental y el de la subfamilia Loligininae (todos los loliginidos, salvo *Sepioteuthis*) el nororiental.

Hace unos 40 Ma, el ancestro común más reciente (ACMR) de *Sepioteuthis* comenzó a extender su distribución al Atlántico suroriental 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

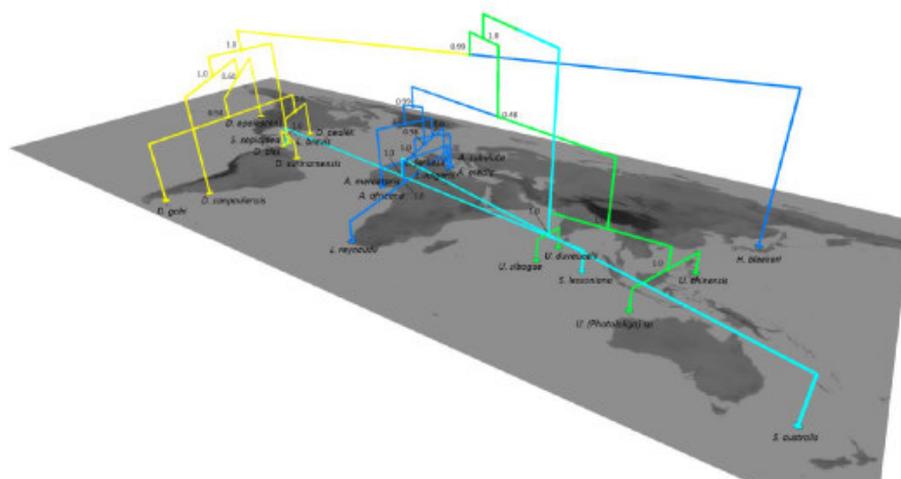


Figura 2. Árbol filogenético de consenso bayesiano de la familia Loliginidae (basado en las secuencias mitocondriales de las regiones 16S y COI, y nuclear del gen *Rho*) trazado sobre el espacio geográfico. Los valores señalan las probabilidades *a posteriori* de los nodos y los colores las agrupaciones 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 nororiental. 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 noroccidental (*D. opalescens*) y el Atlántico nororiental y suroriental (*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 suroccidental, área que aun 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 nororiental 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 (acaecido 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 noroccidental *versus* Atlántico nororiental /Atlántico suroriental). *Loligo forbesi* retie-

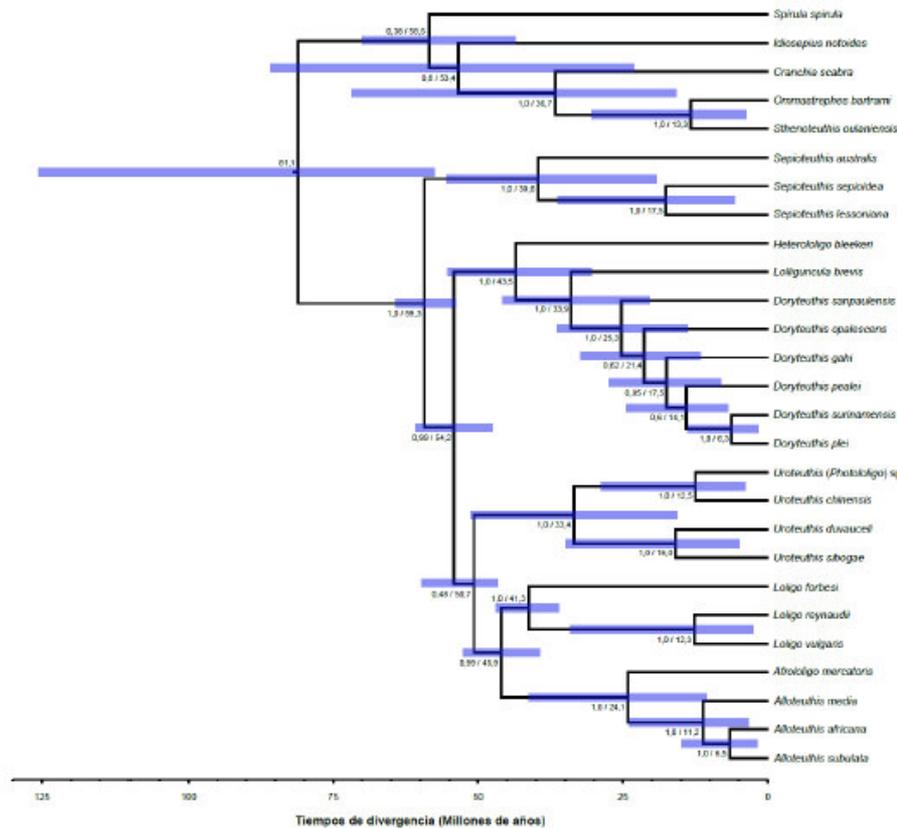


Figura 3. Árbol filogenético de consenso bayesiano de la familia Loliginidae, basado en las secuencias mitocondriales (16S y COI) y nuclear (Rho). La cifra a la izquierda del nodo señala la probabilidad *a posteriori* y la cifra de la derecha la edad media. El intervalo de credibilidad de la edad del 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 suroccidental, y *L. vulgaris* en el Atlántico oriental (rango ancestral). El ACMR de *Afrololigo* y *Alloteuthis*, 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 suroccidental.

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 nororiental, 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 occidental (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 América, usando en

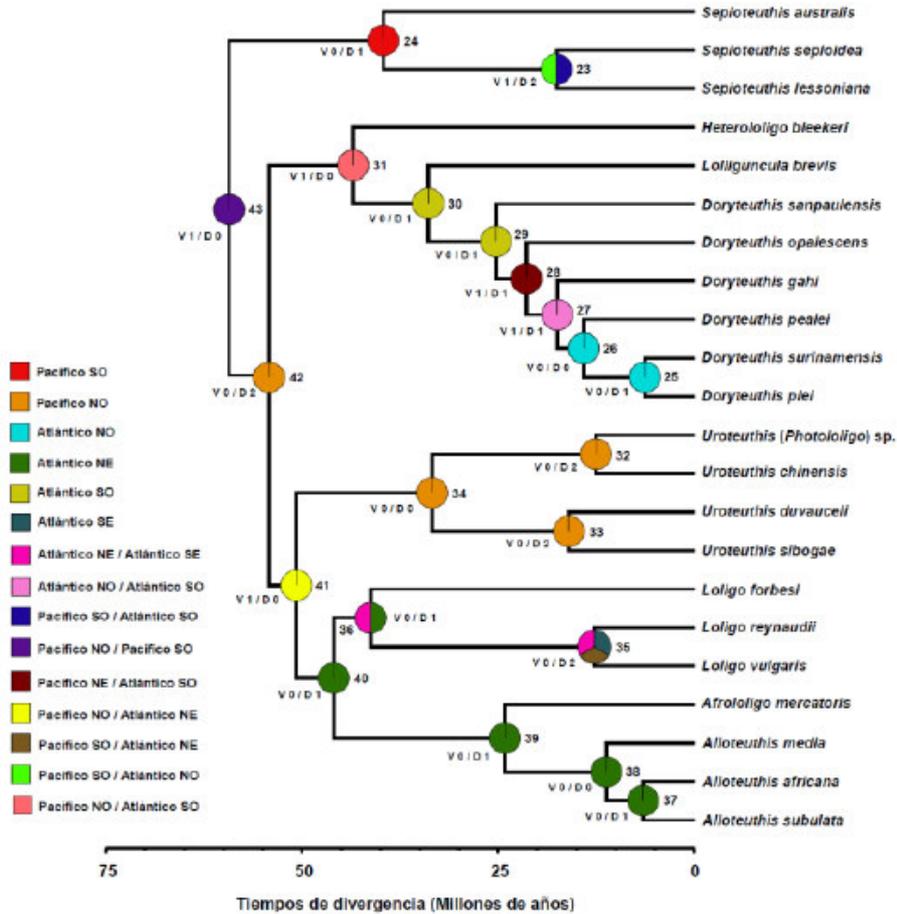


Figura 4. Reconstrucción de áreas ancestrales con S-Diva. Los colores representan áreas geográficas preestablecidas. V y D representan el número de vicarianza y dispersión surgidos a partir del área ancestral, respectivamente.

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. opalescens* 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).

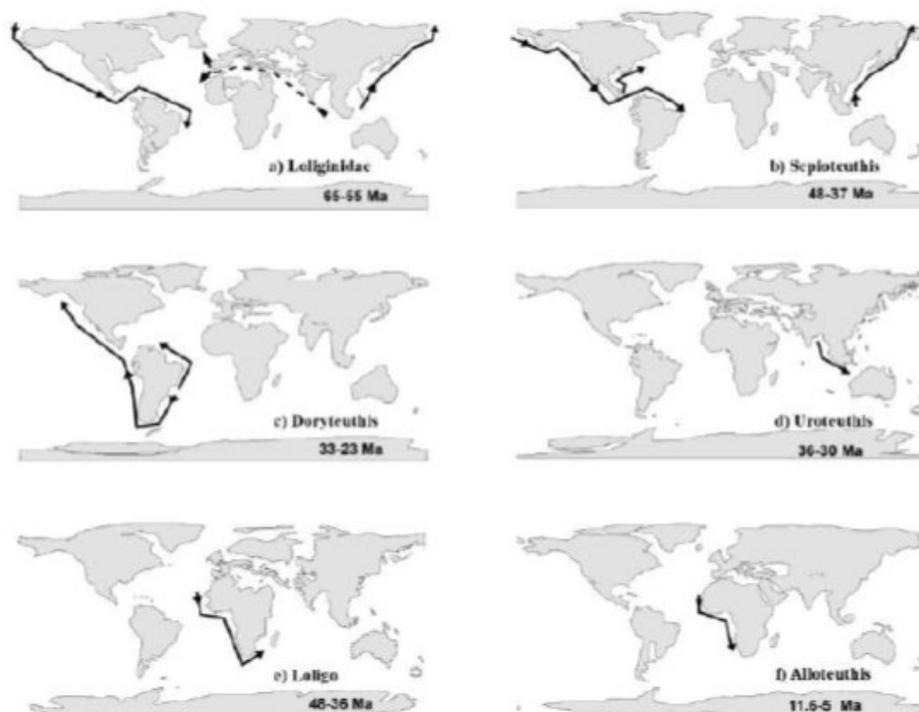


Figura 5. Representación simplificada de los principales eventos de vicarianza y dispersión en la biogeografía histórica de la familia Loliginidae. a) Fragmentación en Loliginidae y dispersión en *Sepioteuthis* y Loligininae; b) dispersión en *Sepioteuthis*; c) dispersión en *Doryteuthis*; d) dispersión 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 suroccidental 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 nororiental,

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 suoriental 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 suoriental, 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 suroriental 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 Tendry y su relación con los yacimientos de mamíferos de Tremp (unidad surpirenaica central, Lérica). *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.O. 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/mesq?uite.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, Paris, 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



CAPITULO IV: CONCHA ANCESTRAL EN LA SUBCLASE COLEOIDEA

Artículo en preparación. Autores Patricio Ulloa, Cristian Hernández & Christian Ibáñez

Hipótesis: El estado ancestral de la concha de los coleoideos sería una estructura interna calcificada con importante desarrollo del fragmocono y el rostrum y con presencia de un incipiente Proostraco, el que posteriormente evolucionó hacia un gladius.

Objetivo: Reconstruir mediante el uso del método comparativo filogenético, los estados y características ancestrales de la concha interna en los cefalópodos coleoideos y estimar sus tasas y dirección de cambio.

Predicciones:

1. La reconstrucción ancestral del carácter concha mostraría que la naturaleza de ésta pieza es fundamentalmente de tipo calcárea.
2. La reconstrucción ancestral del carácter concha mostraría una estructura constituida por tres piezas fundamentales: fragmocono, rostrum y proostraco.
3. Las tasas de cambio apuntarían a la transición desde una concha calcárea a una quitinosa y de una estructura con fragmocono y rostrum bien desarrollados y un incipiente proostraco, a una concha donde predomina el proostraco, con baja o nula presencia de fragmocono y rostrum.

Preguntas a responder:

1. ¿Cuál habría sido la naturaleza de la concha interna en los linajes ancestrales de la subclase Coleoidea?
2. ¿Cómo habría estado conformada la concha interna en los coleoideos ancestrales?
3. ¿Cómo ha sido la transición en el estado del carácter estructura de la concha interna en la historia del grupo?
4. ¿Cómo ha sido la transición en el estado del carácter naturaleza de la concha interna en la historia del grupo?

Resumen

Históricamente la evolución de los cefalópodos coleoideos tendría como sus principales determinantes la internalización de la concha, y los cambios sufridos en su estructura y naturaleza. Para evaluar esto, es necesario inferir las características de la concha en los linajes ancestrales y su evolución. La estructura se considera relevante pues los cambios sufridos en ella, y que han derivado por ejemplo en la pérdida de boyantes, habría gatillado la adquisición de refinados y eficientes medios de locomoción. La naturaleza de la concha por su parte, mediante la pérdida de la calcificación, expuso el gladius, estructura fuertemente ligada a los mecanismos de sostén de la musculatura y piezas asociadas a la locomoción. Basados en muestras de secuencias de naturaleza mitocondrial y nuclear en 165 especies cefalópodos coleoideos y utilizando el método comparado filogenético para la reconstrucción de estados ancestrales y sus tasas de cambio para los caracteres naturaleza y estructura de la concha, nuestros resultados señalan que el ACMR de los coleoideos probablemente tuvo una concha constituida por un fragmocono de naturaleza calcárea. Los hallazgos confirman la idea apoyada en la evidencia fósil, de que los coleoideos heredaron de sus ancestros el fragmocono y que el gladius proveniente del proostraco no constituiría una novedad evolutiva en los actuales coleoideos. En cuanto a la naturaleza de la concha interna, la presencia de una concha calcificada sería un carácter plesiomórfico perdido en la mayoría de los actuales linajes, salvo Sepiida y Spirulida. La pérdida general del fragmocono y rostrum, así como el material calcáreo en la concha interna de los cefalópodos coleoideos, podría ser un reflejo de la Ley de Dollo.

Palabras claves: ACMR, Coleoidea, concha interna, estructura, naturaleza

Introducción

Las modificaciones en la estructura y naturaleza de la concha interna de los cefalópodos coleoideos han sido determinantes en la evolución y diversificación del grupo, pues permitieron la conquista de nuevos y variados ambientes (Young *et al.* 1998, Kröger *et al.* 2011). Kröger *et al.* (2011) señalan que la reducción de la concha refleja una tendencia hacia modos de vida más activos y conductas complejas, y la radiación del grupo, aunque previamente se sostiene que la reducción de esta pieza no habría tenido mayor impacto en la evolución del grupo (Kluessendorf & Doyle 2000). La concha interna de los actuales cefalópodos coleoideos presenta, del punto de vista de su estructura y constitución, gran variación. En sepias y espirúlidos es calcárea con un fragmocono camerado funcional (Young *et al.* 1998, Bizikov 2004), mientras en calamares, sepiólidos, pulpos cirrados y vampiromorfos es quitinosa, cumpliendo una función de soporte para la musculatura del manto, aletas y órganos internos (Bizikov 2008). En pulpos cirrados y algunas familias de pulpos incirrados sería el remanente de la concha interna conchiolítica con cono y rostrum encontrados sólo en grupos fósiles (Bizikov 2004, Kröger *et al.* 2011).

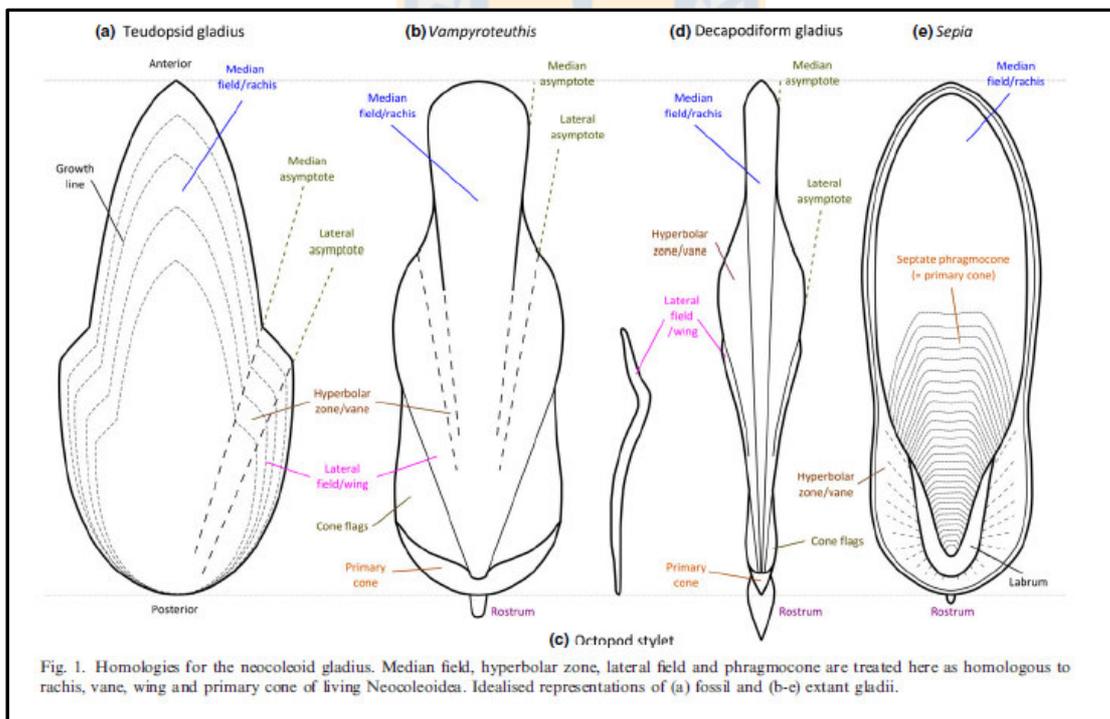


Figura 1: Tipos de concha en Coleoidea (Tomado de Sutton *et al.*, 2015)

Debido a que estas estructuras en mayor o menor grado están presentes en los actuales coleoideos, a partir de ellas y contando con un modelo de evolución del carácter y una hipótesis filogenética, es posible reconstruir las piezas principales de la concha ancestral, así como el material constituyente.

I Estructura de la concha interna:

La concha ancestral de los coleoideos se estima estaba compuesta por tres piezas (Fig. 1): i) fragmocono; ii) proostraco y iii) rostrum (Monks *et al.* 1996, Lukeneder 2005, Nishiguchi & Mapes 2008, Sutton *et al.* 2015).

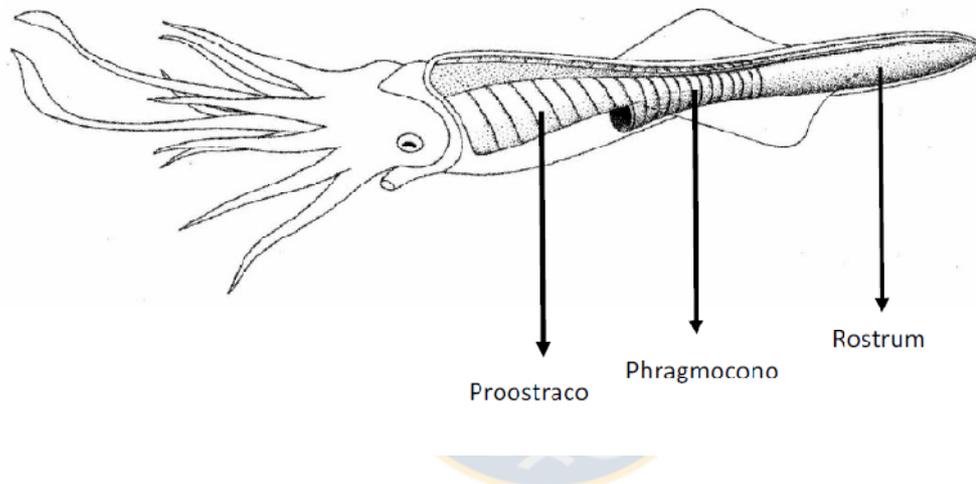


Figura 2: Reconstrucción de la concha interna en un coleoideo ancestral, mostrando las tres piezas básicas (Modificado de Lukeneder 2005).

Fragmocono: del punto de vista estructural, la presunción de un fragmocono en el ancestro de los coleoideos proviene de la evidencia paleontológica observada en los linajes hermanos extintos como Donovaniconida, Aulacocerida, Phragmoteuthida, Belemnitida y Hematitida, en los cuales y a diferencia de la mayoría de los neocoleoideos, tal estructura estaba fuertemente desarrollada (Zeev 1999, Doguzhaeva *et al.* 2003a, Nishiguchi & Mapes 2008). La función principal del fragmocono camerado es controlar y regular la boyantes (Zeev 1999, Mutvei & Donovan 2006, Nishiguchi & Mapes 2008, Fuch *et al.* 2015,

Clements *et al.* 2017). En una concha constituida por las tres piezas, el fragmocono pasa a ocupar la zona intermedia.

Proostraco: el proostracum (cuyo remanente decalcificado se denomina gladius) en cambio, habría sido una estructura inicialmente poco desarrollada, surgida a partir de la extensión anterior de la pared dorsal de la cámara habitable del fragmocono en los coleoideos fósiles (Reitner & Engeser 1982, Kröger *et al.* 2011, Sutton *et al.* 2015). Sin embargo, también se sostiene que esta estructura sería una novedad evolutiva propia de los coleoideos, ausente en sus precursores ectococleados (Doguzhaeva 2002). Así, no sólo no habría acuerdo respecto de cuando habría surgido en el ancestro de los coleoideos, sino tampoco se excluye la posibilidad de que tal estructura haya incluso estado ausente en los ectococleados (Monks *et al.* 1996, Doguzhaeva *et al.* 2003a). Otro inconveniente que se agrega a la incertidumbre de su existencia en los linajes ancestrales es que es la estructura más delicada de aquella que compone la concha y con esto, extremadamente difícil de preservar (Lukeneder 2005). Se cree que el proostraco surgió a partir de la reducción de la pared ventral de la concha interna en los coleoideos ancestrales, sugiriendo su presencia como la resultante del proceso inexorable de reducción de la concha en el grupo. Tal reducción, sería la novedad evolutiva que los llevó a convertirse en los nadadores más rápidos entre todos los invertebrados marinos (Fuchs *et al.* 2015). Esta estructura es más evidente hoy en calamares y vampiromorfos, no así en pulpos (Bizikov 2004). Sin embargo, la idea de que el fragmocono y no el proostraco, era la pieza fundamental en los coleoideos ancestrales, no es compartida totalmente. Reiner & Engeser (1982) señalan que tras la internalización de la concha habría dos líneas posibles de evolución, una concordante con un fragmocono retenido y un proostraco reducido, y otra hacia un fragmocono reducido y un proostraco retenido. La función de esta pieza sería una especie de estructura o soporte esquelético para el animal (Doguzhaeva 2012). El proostracum en el gladius de los actuales coleoideos soporta los músculos del manto (ejemplo, los músculos retractores) y los órganos internos (Toll 1988, Arkhipkin *et al.* 2012). En una concha compuesta por las tres estructuras, el proostraco se ubica en la zona anterior.

Rostrum: finalmente, en la zona posterior de la concha interna de muchos coleoideos fósiles y algunos neocoleoideos como sepias y ciertas familias de calamares oegópsidos

(Sutton *et al.* 2015), hay una estructura llamada rostrum o rostro. El rostrum se ha encontrado en paleocoleoideos acompañando al fragmocono (Arkhipkin *et al.* 2012), siendo la estructura que mejor fosiliza en la concha interna (Lukeneder 2005). La función original del rostro fue balance corporal junto con el fragmocono (Monks *et al.* 1996). En la evolución del grupo, pasaría a ser vestigial, llegando a desaparecer completamente en algunos linajes como Octopodoidea (Bizikov 2004). En los paleocoleoideos que llevan esta pieza, se ubica en la zona posterior de la concha y su función sería de servir de contrapeso al resto de las estructuras de la concha, permitiendo al animal nadar horizontalmente, y de servir como presunto sitio de unión a las aletas (Doyle & Bennett 1995, Monks *et al.* 1996, Haas 2003, Keupp 2012, Wilmsen 2014, Klug *et al.* 2015) y manto (Fuch *et al.* 2015). También se ha sugerido función de mantención de boyantez y equilibrio en al menos los primeros paleocoleoideos como el orden Hematitida, incluso en desmedro del fragmocono (Mapes *et al.* 2010).

II Naturaleza de la concha interna:

El material constituyente de la concha interna en los coleoideos ancestrales, sería de tipo calcárea (Kröger *et al.* 2011, Sutton *et al.* 2015). Las evidencias surgen principalmente del análisis de las partes principales que componen la pieza halladas en el registro fósil, es decir, el fragmocono, rostrum y proostraco. Se ha encontrado material calcáreo en rostrum de Belemnites mesozoicos (Zeev 1999, Lukeneder 2005), lo mismo que en conotecas y septos calcíticos en fragmoconos de Belemnites cretácicos (Lukeneder 2005) y también en proostracos (Fuch & Iba 2015). En unos pocos casos, se han hallado conchas con las tres estructuras moderadamente completas en donde también se ha detectado la presencia de este material calcáreo (Lukeneder 2005). En otros órdenes de belemnoides más primitivos como Aulacocerida, Hematitida y Donovaniconida, las conchas internas encontradas también evidencian material calcáreo (Fuch & Iba 2015). Sin embargo, lo anterior no es algo absoluto, ya que sólo unos pocos linajes de coleoideos poseen una concha calcárea (sepias y espirúlidos), sugiriendo un proceso general de decalcificación de la concha interna. La evidencia fósil, apuntaría a que este carácter en tales linajes sería de tipo conservativo o plesiomórfico (Márquez & Re 2009). Los restantes neocoleoideos, en mayor

o menor grado, poseen una concha de naturaleza quitinosa y no calcárea. Además, se ha esgrimido que, dentro de los Decapodiformes, la presencia de una concha calcárea en sepias y espirúlidos, indicaría una evolución independiente del gladius no mineralizado tanto de Decapodiformes como Octopodiformes (Fuch & Iba 2015). Con estos antecedentes, es posible inferir la existencia de una segunda línea relativa a la naturaleza de la concha ancestral, y donde el material de la concha también sería de tipo quitinoso.

Un elemento a favor de la aseveración antes señalada, es que la decalcificación y exposición del gladius ya habría surgido en el ancestro de los Octopodiformes, como en linajes fósiles del orden Prototeuthidina (Fuch & Iba 2015). Así, resulta interesante evaluar la naturaleza de la concha ancestral y su evolución hasta los linajes actuales desde una concha eminentemente calcárea o quitinosa, o quizás una mezcla de ambas.

III Consideraciones Finales

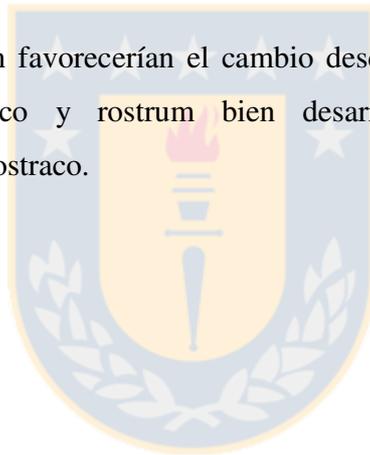
A partir de la evidencia tanto paleontológica como de las reconstrucciones ancestrales vinculadas a hipótesis filogenéticas de la subclase Coleoidea, se pretende reconstruir la historia de la evolución de su concha interna, a partir del análisis de la estructura y naturaleza de ésta, así como los cambios sufridos para obtener como resultado, el actual patrón observado en los neocoleoideos. Una comparación preliminar (sobre la base de la información paleontológica del grupo) entre la probable concha ancestral y la que presentan los actuales coleoideos, en donde se observa la pérdida de fragmocono y rostrum y la ganancia de material quitinoso en desmedro del calcáreo, podría ser un indicativo de la pérdida irreversible de estos caracteres complejos, tal como lo establece la Ley de Dollo en su versión más restringida (Gould 1970, Goldberg & Igic 2008).

Hipótesis: Dada la evidencia fósil, la concha ancestral sería calcárea, con tres piezas básicas, fragmocono, rostrum y proostraco, por lo que durante la historia evolutiva del grupo la pérdida del estado calcáreo y de piezas constituyentes serían el reflejo de la Ley de Dollo (Gould 1970; Goldberg & Igic 2008).

Objetivo: Reconstruir el estado ancestral de la concha interna de la subclase Coleoidea en cuanto a las piezas constitutivas (fragmocono, rostrum y/o proostraco), material constituyente (calcáreo v/s quitinoso), y sus tasas y dirección de cambio.

Predicciones:

- a) Al reconstruir la concha ancestral, ésta con mayor probabilidad sería de material calcáreo.
- b) Al reconstruir la concha ancestral, ésta con mayor probabilidad estaría constituida por un fragmocono, rostrum y proostraco.
- c) Las tasas de transición favorecerían el cambio desde una concha calcárea a una quitinosa.
- d) Las tasas de transición favorecerían el cambio desde una concha formada por un fragmocono, proostraco y rostrum bien desarrollados a una concha con predominancia del proostraco.



Materiales y métodos

La investigación consideró 165 especies de cefalópodos (*Nautilus*, sepias, calamares y pulpos). Se realizó una revisión intensiva de la literatura para obtener datos de naturaleza y composición de la concha para las 165 especies consideradas (material suplementario Tabla S1, Capítulo II). Recientemente, López-Córdova *et al.* (en prensa) publicaron una nueva hipótesis filogenética de cefalópodos basada en datos moleculares (Citocromo b, ARN ribosomal 16S, Rodopsina y PAX-6) con 165 especies (acceso TreeBASE: <http://purl.org/phylo/treebase/phyloids/study/TB2:S20305>). A partir de una muestra de 1,000 árboles aleatorios en BayesTrees V1.3 (Meade 2011), se efectuaron los posteriores análisis de estados ancestrales.

Data Morfológica para la Estructura y Naturaleza de la Concha Interna

La información vinculada a la estructura y naturaleza de la concha interna se obtuvo a partir de antecedentes correspondientes a cefalópodos coleoideos recientes considerados en la hipótesis filogenética (Tabla 1), incluyendo especies carentes de tal pieza (ejemplo: *Argonauta nodosus*). A partir de estas fuentes, se confeccionaron las matrices morfológicas que fueron utilizadas como input en los análisis de evolución del carácter. Para la evaluación de la estructura de la concha interna, se consideraron cuatro estados del carácter: 1) fragmocono; 2) proostraco; 3) fragmocono con rostrum y, 4) proostraco con rostrum. Para la naturaleza de la concha interna se establecieron dos estados del carácter: 1) calcárea y, 2) quitinosa.

Señal Filogenética

Para evaluar la señal filogenética en la estructura y naturaleza de la concha, es decir, establecer si las especies más cercanas filogenéticamente tienden a compartir los mismos caracteres más que por puro azar, se usó el programa BaTS (Parker *et al.* 2008). Se eligió 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 dada su

relación de ancestría, por su mayor resolución y poder estadístico y menor error tipo I sobre otros estadísticos (Parker *et al.* 2008).

Estados Ancestrales y Tasas de Transición

Para reconstruir y evaluar la evolución de la concha interna en los cefalópodos coleoideos, se utilizó el programa BayesTraits V 3.0 (Pagel & Meade 2007). La evaluación incluyó la estimación de las tasas de cambio entre los estados del carácter y la reconstrucción de los estados ancestrales en los nodos de los árboles, mediante el cálculo del Ancestro Común Más Reciente (ACMR), para los caracteres estructura y naturaleza de la concha. La reconstrucción se hizo bajo un marco Bayesiano (BMCMC), para la búsqueda de la distribución *a posteriori* de las estimaciones de los parámetros y reconstrucción de los estados del carácter en los nodos ancestrales. Se utilizó el módulo Multistate para caracteres discretos, los que pueden adoptar dos o más estados en su evolución a través de los árboles filogenéticos. Multistate permite ajustar el modelo de Markov de Tiempo Continuo para la evolución de caracteres discretos, permitiendo reconstruir un carácter que adopta un número finito de estados. Este modelo permite al carácter cambiar desde un estado a otro, en tiempos infinitesimalmente pequeños. Los análisis de evolución del carácter asociado a la estructura y naturaleza de la concha fueron tratados en forma independiente. La estimación de cada carácter (estructura y naturaleza de la concha) incluyó reconstrucción de estados ancestrales en los nodos de la filogenia (partiendo de la raíz del árbol), y las tasas de ganancia y pérdida de cada estado a lo largo de las ramas del árbol. Para la estimación de los estados ancestrales en los nodos de la filogenia, así como de las tasas de transición entre los estados, se efectuaron corridas independientes de 10 millones de generaciones (descartando las primeras 10.000 iteraciones correspondientes al “burn-in” de la corrida).

Para el carácter estructura de la concha, se contrastaron tres modelos de evolución del carácter mediante el estadístico Bayesiano Bayes Factor con priors uniformes, uno en donde se consideraron todas las tasas de cambio como posibles (n=12 tasas de cambio), otro donde las tasas teóricamente más improbables en función de la información fósil disponible fueron fijadas en “0” (n=6 tasas de cambio) y un tercer modelo donde algunas tasas fueron a priori establecidas como iguales (n=2 tasas de cambio), dado que en el

modelo por defecto las distintas corridas mostraron similar valor en sus tasas de cambio. En el caso del carácter naturaleza de la concha, se contrastó tres modelos de evolución del carácter con Bayes Factor, uno incorporando un prior del tipo beta (es decir con una distribución o densidad de probabilidad tipo beta), un segundo modelo incorporando un prior tipo gamma (es decir con una distribución o densidad de probabilidad tipo gamma) y un tercer modelo con un prior uniforme (es decir con una densidad de probabilidad que permite poner un límite superior e inferior en el parámetro), para los dos estados del carácter establecidos *a priori*.

Para los caracteres estructura y naturaleza de la concha, a partir del modelo con mejor ajuste a los datos inferido por Bayes Factor, se estimaron las tasas de transición en las ramas del árbol y la distribución de probabilidades de los estados del carácter, a partir de la muestra de 1000 árboles.



Resultados

Señal Filogenética

El Índice de Asociación (IA) implementado en BaTS, mostró que la estructura de la concha interna en los coleoideos posee una asociación significativa al grado de relación filogenética entre éstos (IA observado promedio = 1.55; rango 1.33-1.63; n= 100 réplicas; n = 311 árboles; $P < 0.05$). Lo mismo aconteció con la naturaleza de la concha interna (IA observado promedio = 0.14; rango 0.11-0.17; n= 100 réplicas; n= 311 árboles; $P < 0.05$). En general se evidenció que las especies más cercanas filogenéticamente, son similares tanto en estructura como en la naturaleza de la concha interna, al menos más que lo esperado por simple azar dado su parentesco filogenético.

Estados Ancestrales y Tasas de Transición

Estructura de la concha interna

Estados Ancestrales: La probabilidad de los estados ancestrales en los nodos de la filogenia de Coleoidea, para el carácter estructura de la concha se observa en la Figura 3 y Tabla 2. El ACMR de los coleoideos con mayor probabilidad tuvo una concha interna constituida por el Fragmacono (nodo 1; $p = 0.74$). El ACMR del superorden Decapodiformes en cambio, muestra mayor probabilidad de haber poseído proostraco (nodo 2; $p = 0.58$). El ACMR de los Octopodiformes (nodo 3), no evidencia claramente un tipo particular de estructura, sin embargo, hay una leve preeminencia del proostraco. Dentro de los Decapodiformes, el ACMR del primer clado principal conformado por Idiosepiida y Sepiolida, muestra con mayor probabilidad la presencia de Proostraco (nodo 5; $p = 0.64$). El ACMR de Idiosepiida también se infiere la posesión de una concha con proostraco (nodo 4; $p = 0.67$), lo mismo que el ACMR de Sepiolida (nodo 6; $p = 0.72$). El ACMR del segundo clado principal de los Decapodiformes ((Bathyteuthida + Oegopsida) + ((Spirulida + Sepiida) + Myopsida)), no evidencia algún estado del carácter claramente por sobre otro, aunque resalta el hecho de que la ausencia de proostraco es improbable (nodo 10). El ACMR del clado Bathyteuthida + Oegopsida, evidencia razonable probabilidad de contar con proostraco (nodo 9; $p = 0.69$), lo mismo que los ACMR de Bathyteuthida (nodo

7; $p=1$) y Oegopsida (nodo 8; $p=0.75$). En el ACMR del clado ((Spirulida + Sepiida) + Myopsida), se evidencia una tendencia a la posesión de las 3 estructuras (fragmacono, proostraco y rostrum) (nodo 13). En el ACMR del clado Spirulida/Sepiida se infiere mayor probabilidad de contar con una concha conformada por Fragmacono y Rostrum (nodo 11; $p=0.45$), además de una baja probabilidad de contar con proostraco. Una tendencia similar, pero con mayor soporte se observa en el ACMR de Sepiida (nodo 12; $p=0.67$). Finalmente, el ACMR de Myopsida evidencia una tendencia diferente del resto del clado, en la cual la preeminencia de la pieza es el proostraco (nodo 14; $p=0.76$).

Dentro de los Octopodiformes, el ACMR de Octopoda (Cirrata + Incirrata) muestra una concha probablemente conformada por un proostraco (nodo 15; $p=0.56$), lo mismo que Cirrata (nodo 16; $p=0.57$) e Incirrata (nodo 17, $p=0.66$). Igual tendencia se observa dentro de Incirrata, para los ACMR de las superfamilias Argonautoidea (nodo 18; $p=0.46$) y Octopodoidea (nodo 19; $p=0.69$).

Tasas de Transición: Los cambios resultantes en las diferentes asociaciones de los estados del carácter ($n=12$), a lo largo de la filogenia se resume en la Tabla 3 (letra a). La tasa de transición desde una concha constituida por un proostraco y rostrum hacia una conformada por fragmacono (q41), muestra el mayor valor de transición de todos los cambios posibles. Este cambio se infiere es más probable haya ocurrido en la región del árbol donde se encuentra el ACMR de Spirulida y Sepiida, únicos linajes caracterizados por la presencia de un fragmacono conspicuo y funcional. Si bien se observa que el estado del carácter fragmacono disminuye al observar el ACMR de Sepiida (en Spirulida no se genera ACMR pues es un linaje monoespecífico), la probabilidad de la presencia de esta estructura junto al rostrum incrementa y la probabilidad del estado del carácter proostraco decrece. La segunda tasa más alta la constituye la transición desde un estado del carácter constituido por proostraco y rostrum a una concha conformada por fragmacono y rostrum (q43). Este cambio también se observa en la transición entre el ACMR de Spirulida y Sepiida, respecto del ACMR de Sepiida. Es entre estos ancestros que se puede visualizar el aumento de la probabilidad de la posesión de fragmacono y rostrum y la disminución de proostraco y rostrum. La tasa q42 muestra un valor de transición alto, infiriendo un cambio en aquellas conchas que poseen proostraco y rostrum a solamente la mantención del proostraco. La tasa

q13 también está en el grupo de aquellas tasas con altos valores de transición y nos señala que uno de los cambios en la evolución de la concha, estuvo dirigido a la adquisición de rostrum en forma posterior a una estructura más ancestral como el fragmocono. La tasa q12 si bien también es de un alto valor, nos muestra un escenario en el cual la adquisición del proostraco, pudo ser a costa de la pérdida del fragmocono. Las bajas tasas de transición q21, q23, q24 y q31 son concordantes con la tendencia general de que la transición en la evolución de la concha interna de los coleoideos va dirigida a un cambio en la estructura desde fragmocono y rostrum a la preeminencia del proostraco y no al revés (Haas, 2003). La tasa de transición de una concha constituida por fragmocono hacia una conformada por proostraco y rostrum (q14) es baja (0.15), lo que podría explicarse porque salvo en la raíz del árbol, en el resto de la filogenia la probabilidad de la presencia en la concha del estado del carácter denominado proostraco + rostrum, es relativamente estable al comparar las diferencias de probabilidad de dicho estado entre el nodo parental y los nodos descendientes (diferencia promedio= 0.09; d.s.= 0.08; n=16). Algo similar se da en la tasa de cambio de una concha constituida por fragmocono y rostrum a una conformada exclusivamente por un proostraco (q32), donde igualmente la probabilidad de presencia del estado fragmocono + rostrum si bien es baja, es altamente estable (diferencia promedio= 0.07; d.s.= 0.08; n=16). El caso de la tasa de cambio desde una concha estructurada con un fragmocono y rostrum a una con proostraco y rostrum (q34) es comparable a los casos de las tasas q14 y q32, donde los cambios en las probabilidades de los estados ancestrales por ejemplo del estado inicial, es bajo (diferencia promedio= 0.07; d.s.= 0.08; n=16).

Naturaleza de la concha interna

El ACMR de los coleoideos con alta probabilidad habrían tenido una concha interna de naturaleza calcarea (nodo 1; $p= 1.0$) (Figura 4; Tabla 2). El superorden Octopodiformes, muestra con alta probabilidad en el ACMR, la presencia de una concha quitinosa (nodo 3; $p= 0.99$). Lo mismo ocurriría en el ACMR de Octopoda (nodo 15; $p= 0.99$), Cirrata (nodo 16; $P= 0.99$) e Incirrata (nodo 17; $p= 1.0$).

El ACMR de Decapodiformes evidencia con alta probabilidad (nodo 2; $p= 0.97$) una concha quitinosa. En base a la topología inferida de la Figura 4, los ACMR de los grupos

correspondientes a Idiosepiida, Sepiolida, clado Idiosepiida/Sepiolida, Bathyteuthida, Oegopsida, clado Bathyteuthida/Oegopsida y Myopsida, siguen el mismo patrón, con alta probabilidad de poseer concha quitinosa ($p > 0.98$). Por el contrario, el ACMR del clado Spirulida/Sepiida + Myopsida, evidencia una relativa alta probabilidad de haber tenido una concha fundamentalmente calcárea ($p = 0.77$). En los clados internos correspondientes al clado Spirulida/Sepiida ($p = 0.99$) y Sepiida ($p = 1.0$), esta inferencia es aún más consistente.

Respecto a las tasas de transición, el cambio predominante fue desde un tipo de concha calcárea a quitinosa ($q_{12} = 0.42$) (Tabla 3, Letra b). El cambio en un sentido contrario (quitinosa a calcárea), fue comparativamente menor ($q_{21} = 0.1$).



Discusión

La concha es relevante en la evolución de los coleoideos (Kröger *et al.* 2011) y su internalización gatilló el desarrollo del manto, con modos activos y eficientes de locomoción (Reitner & Engeser 1982, Fuch *et al.* 2015). El registro fósil muestra otros cambios, de tipo estructural (fragmacono, proostraco y rostro), y en su composición (calcáreo v/s quitinoso). Nosotros inferimos una concha ancestral con fragmocono calcáreo con tendencia a la pérdida del fragmocono y rostrum, y predominio de proostraco (= gladius) quitinoso. Lo anterior se apoyaría en la evidencia fósil en cuanto a una concha ancestral calcárea, pero sólo con fragmocono, por lo que durante la historia evolutiva del grupo la pérdida del estado calcáreo podría ser reflejo de la Ley de Dollo (Gould 1970; Goldberg & Iqic 2008), y la ganancia de piezas constituyentes serían innovaciones clave (sensu Miller, 1949). Es decir, la ganancia de nuevas piezas en la concha podría constituir un rasgo fenotípico novedoso que permitió la radiación posterior y el éxito del grupo, aportando nuevas habilidades para colonizar nuevos rangos geográficos e invadir nichos que antes no estaban disponibles, generando una mayor tasa de especiación. Esto, ayudaría a entender por qué este taxon es mucho más diverso y tiene muchas más especies que sus taxones hermanos. En este sentido la estructura y naturaleza de la concha evidenciarían procesos adaptativos (Haas 2002, Monks 2003, Lukeneder & Harzhauser 2004, Doguzhaeva *et al.* 2017) e históricos (Jeletzky 1966, Fuchs & Lukeneder 2014).

Estructura de la concha interna

De las tres piezas hipotéticas constituyentes de la concha ancestral, nuestra reconstrucción infirió con mayor probabilidad la presencia exclusiva de fragmocono en el ACMR de Coleoidea (Figura 2). Este hallazgo es concordante con el registro fósil, pues es la única pieza presente en el ancestro conocido de los Coleoidea, el orden Bacitrida (Holland 2003, Mutvei *et al.* 2012). La presencia de fragmocono se evidencia ya en el inicio de la historia del grupo con *Plectronoceras cambria* del Cámbrico Tardío (Dzic 1981) y también está presente en los paleocoleoideos ancestrales como Hematitida, Donovaniconida, Diplobelida, Belemnitida, Phragmoteuthida y Aulacocerida (Vecchione *et al.* 2000, Bandel & Stinnesbeck 2006, Keupp & Fuchs 2013, Klug *et al.* 2015, Tanner *et al.* 2017). Esta

evidencia permite sugerir que el fragmocono es una estructura heredada de los ancestros de Coleoidea, siendo por tanto un carácter plesiomórfico para el grupo. Ya en belemnites ancestrales el fragmocono es considerada una pieza conservativa (Doyle & Shakides 2004). Smith *et al.* (2011) revelan que las estructuras seriales en los moluscos son plesiomórficas, tal como ocurre con la conformación del fragmocono en el ancestro de Coleoidea. Si bien esta estructura supone la fase terminal de una tendencia evolutiva hacia la mantención de un sistema de flotabilidad eficiente, esta no otorgaba ni permitía nuevos y más sofisticados modos de desplazamiento. Un fragmocono camerado y con boyantez positiva o neutral, resultaba suficiente en épocas donde primaba la baja competencia por el alimento y pocos depredadores, como durante el Ordovícico o Silúrico, pero con la aparición de los vertebrados mandibulados en el Devónico el escenario cambió, y habría dado paso a los modos de propulsión novedosos, refinados y eficientes en los coleoideos, donde el fragmocono comenzó a perder relevancia (Wells & O'dor 1991, Bizikov 2004, Seibel *et al.* 2004, Nishiguchi & Mapes 2008, Mapes *et al.* 2010).

El rostrum por su parte mostró baja probabilidad de constituirse en pieza ancestral del ACMR de Coleoidea. El rostrum a diferencia del fragmocono y el proostraco se conserva mucho mejor en el registro fósil (Lukeneder 2005, Dauphin *et al.* 2007), de tal forma que la evidencia que sustenta su presencia o ausencia en los linajes ancestrales resulta muy confiable. El linaje ancestral a Coleoidea (Bactritida) no posee rostrum (Holland 2003), así como la subclase hermana Paracoleoidea (Doguzhaeva *et al.* 2017), lo cual apoya nuestra inferencia. En uno de los dos órdenes ancestral de Coleoidea, los Hematitida, no hay rostrum verdadero, y en el otro, Donovaniconida, esta ausente en varios géneros (Doguzhaeva *et al.* 2007, Mapes *et al.* 2010). Muchos otros grupos de paleocoleoideos y neocoleoideos fósiles tampoco poseen rostrum (Garassino & Donovan 2000, Doguzhaeva *et al.* 2003a, Donovan 2006, Fuchs 2012, Mutvei *et al.* 2012, Keupp & Fuchs 2013, Tanner *et al.* 2017). Esta evidencia soporta la posibilidad de que el rostrum se constituya en una novedad evolutiva dentro de los coleoideos. Otro elemento que apoya la tesis de un rostrum derivado, es que para secretar un rostrum verdadero no sólo debe haber una concha internalizada, sino también, todo un proceso adaptativo para que el fragmocono pueda secretar no una, sino dos capas adicionales a partir de la conotheca del fragmocono (Arkhipkin *et al.* 2012, Fuchs 2012). Los actuales coleoideos que retienen una concha con

material calcáreo (carácter ancestral, Sepiida y Spiruliida) no poseen rostrum verdadero y además habrían evolucionado de ancestros sin rostrum (Fuchs 2012). En el aspecto funcional, el traspaso de la función boyante y de equilibrio del fragmocono al rostrum, sería otro indicativo de un surgimiento posterior de la última pieza (Mapes *et al.* 2010).

La importancia que reviste el rostrum en la historia de los coleoideos, se refiere fundamentalmente a su función como pieza sostenedora de las supuestas aletas en los belemnoides (Keupp 2012, Klug *et al.* 2015) y como contrapeso del fragmocono y el proostraco durante el nado (Mapes *et al.* 2010), permitiendo mantener al animal en posición horizontal.

Finalmente, el proostraco al igual que el rostrum, constituye un carácter derivado en Coleoidea. Aunque la evidencia fósil ha sido interpretada de dos formas muy contrapuestas: 1.- La primera hipótesis señala que el proostraco sería un relicto de la pared ventral y extensión dorsal de la cámara habitación del fragmocono (Jeletzky 1966, Haas 2003, Sutton *et al.* 2015); 2.- mientras la segunda indica que sería una novedad evolutiva de Coleoidea (Doguzhaeva *et al.* 2002, Doguzhaeva 2012), como sustentan nuestros resultados. Si bien el proostraco esta presente en los paleocoleoideos ancestrales como Diplobelida, Belemnitida, Donovaniconida, Aulacocerida, Hematitida y Phragmoteuthida (Young *et al.* 1998, Doguzhaeva *et al.* 2003a,b, Keupp & Fuchs 2013, Klug *et al.* 2015), no tendría las características de composición ni estructura para suponerlos homólogos al fragmocono y por tanto ancestral al grupo (Doguzhaeva 2012).

Nuestros resultados sustentan que el principal cambio en los cefalópodos coleoideos sería la adquisición de proostraco en desmedro del fragmocono y el rostrum, hecho compartido por varios autores (Doguzhaeva *et al.* 2002, Holland 2003, Kröger *et al.* 2011, Doguzhaeva 2012). Lo cual tiene sentido del punto de vista funcional, pues el surgimiento del proostraco se ligaría a la pérdida de función del fragmocono, el cual sería ancestral. Además, si el proostraco hubiera surgido como una modificación del fragmocono (Jeletzky 1966), esta última pieza habría perdido la pared dorsal de la cámara habitación, parte importante de las paredes laterales y el piso cameral con la consecuente reducción en tamaño. A pesar de la tendencia general a la reducción de la concha en Coleoidea, aún en los grupos donde ésta es más vestigial (pulpos incirrados), los remanentes llamados estiletes están asociados a

vestigios de determinadas áreas del gladius que en su momento formó parte de los coleoideos con proostraco (Naef 1921-1923). La disminución en tamaño, importancia y funcionalidad del fragmocono, habría obligado a los coleoideos a modos alternativos para lograr boyantez y con ello la conquista de nuevos nichos ecológicos (Teicher 1988, Seibel *et al.* 2004, Bizikov 2008, Nishiguchi & Mapes 2008, Arkhipkin *et al.* 2012). El fragmocono sólo permanece funcional en Sepiida y Spirulida, mientras en el ACMR de Myopsida se reduce a expensas del desarrollo del proostraco. Spirulida no posee proostraco y esto podría explicar la mantención de un fragmocono funcional. Si bien espirúlidos ancestrales como *Groenlandibelus* y *Naefia* tenían proostraco, éste ya era muy reducido (Haas 2003). El conus (vestigio del fragmocono ancestral) en los actuales calamares carece de septos presentes en sus ancestros y no es funcional (Arkhipkin *et al.* 2012). Cabe señalar que ya en los extintos teudópsidos y loligosépidos el conus era vestigial (Fuchs *et al.* 2007). En cambio, el proostraco (principalmente a la forma de gladius) está presente en todos los coleoideos con concha (Roper *et al.* 1984). Los calamares que aun conservan fragmocono también es vestigial (Dzik 1981, Tanner *et al.* 2017) y en linajes conducentes a Octopoda pasa lo mismo (Fuchs *et al.* 2003). Lo anterior permite establecer que el fragmocono en los neocoleoideos es una estructura perdida o en franca regresión.

En el caso del rostrum nuestros resultados apuntan a su presencia posterior al surgimiento del fragmocono, pues se habría originado a partir de conchas solamente con fragmocono, y de hecho el rostrum no existe en otros linajes. Young *et al.* (1998) señalan que los primeros coleoideos no tenían una concha totalmente internalizada y para generar un rostrum, es necesaria esta condición. Tras su surgimiento habría comenzado una pérdida gradual, tal como se evidencia en su ausencia o reducción en varios linajes ancestrales y modernos (Monks *et al.* 1996, Garassino & Donovan 2000, Donovan 2006, Bandel & Stinnesbeck 2006, Doguzhaeva *et al.* 2017). Como ejemplo de su reducción, el pequeño rostrum de los actuales calamares como Ommastrephidae, Onychoteuthidae y Gonatidae sería homólogo al desarrollado rostrum de los belemnoideos ancestrales (Toll 1998, Arkhipkin *et al.* 2012). El rostrum ejercía funciones de balance y sitio de inserción de las aletas en los paleocoleoideos, pero cuando perdió su función estabilizadora, tendió a reducirse y desaparecer (Monks *et al.* 1996, Wilmsen 2014, Klug *et al.* 2015).

De esta forma, la concha interna muestra un valor que va mucho más allá de aquella que se le asigna aprovechando su inusual característica de ser una de las pocas estructuras duras y permanentes de Coleoidea (Naef 1922, Guerra 1992, Doyle & Bennett 1995, Kluessendorf & Doyle 2000, Fuchs *et al.* 2003, Mutvei & Donovan 2006, Nishiguchi & Mapes 2008, Fuchs 2009, Benito *et al.* 2014, Clements *et al.* 2017). La concha interna ha permitido: i) inferir sistemas de locomoción; ii) desarrollar aletas; iii) reconstruir hábitat; iv) inferir el tamaño de coleoideos ancestrales; v) incrementar la cavidad del manto y, vi) establecer dimorfismo sexual (Cohen 1976, Reitner & Engeser 1982, Well & O'Dor 1991, Young *et al.* 1998, Doguzhaeva 2000, Haas 2002, Bizikov 2004, Kröger *et al.* 2009, Finn & Norman 2010, Fuchs & Iba 2015, Fuchs *et al.* 2015). Finalmente, la pérdida del fragmocono y rostrum lo interpretamos como un proceso irreversible en la historia de Coleoidea, y por tanto como un ejemplo del cumplimiento de la Ley de Dollo. Aquellos linajes que aún conservan estas estructuras, algunas de ellas incluso funcionales como el fragmocono en Sepiida y Spirulida, serían ejemplos de retención, pero no de reversión.

Naturaleza de la concha interna

Nuestra reconstrucción filogenética infiere una concha ancestral de naturaleza calcárea (Figura 3). Una concha ancestral biomineralizada es concordante con el patrón de tipo ancestral asociado al proceso de biomineralización, el que ha sido estudiado especialmente en el grupo de los Conchifera (incluye Cephalopoda) del Phylum Mollusca (McDougall & Degnan 2017). Este material ha sido reconocido como el principal en los linajes ancestrales de Coleoidea, así como en sus grupos hermanos extintos, tal como la subclase Paracoleoidea (Doyle & Shakides 2004, Lukeneder 2005, Donovan 2006, Dauphin *et al.* 2007, Arkhipkin *et al.* 2012, Doguzhaeva *et al.* 2017), reconociendo incluso el hecho de que la fosilización y preservación del material calcáreo es más fácil que el material orgánico (Addadi *et al.* 2006, Mutvei & Donovan 2006). Si bien hay variadas interpretaciones que sostienen la existencia de material orgánico en la concha calcárea de los linajes ancestrales o incluso actuales (Weiner & Traub 1980, Bandel & Stinnesbeck 2006, Furuhashi *et al.* 2009, Bonnaud-Ponticelli & Fuchs 2014, Doguzhaeva *et al.* 2003a, 2017), su representación cuantitativa sería marginal, y no de fácil reconocimiento

(Donovan 2006, Furuhashi *et al.* 2009). El tipo de material tendría además una connotación filogenética pues en la evolución del grupo, la presencia de conchas eminentemente calcáreas, como en Spirulida y Sepiida, se vinculan en grupos monofileticos para los linajes que poseen dicho material, lo mismo en el caso de los grupos que poseen conchas quitinosas. Un elemento morfológico de apoyo a la estrecha relación entre Spirulida y Sepiida (y muchos linajes fósiles cercanos), es la ausencia de capa nacrea en ellos (Young *et al.* 1998). Otros caracteres morfológicos comunes que apoyan esta señal filogenética es la estructura de los mazos tentaculares, fragmocono funcional y ubicación separada de los cartílagos de unión de las aletas (Fuchs *et al.* 2015, Clements *et al.* 2017). En un análisis de las tres piezas constituyentes de la concha interna, encontramos que en el caso del fragmocono si bien también predomina el material calcáreo (incluso en los linajes actuales que retienen un fragmocono funcional como Sepiida y Spirulida), igualmente se han comunicado vestigios de matrices quitinosas-orgánicas (Mutvei *et al.* 2012, Doguzhaeva *et al.* 2017).

Por otra parte, el proostraco lo inferimos calcáreo en el ACMR de Sepiida, Spirulida y Myopsida, hallazgo que pondría en evidencia que el proostraco es una pieza fundamentalmente calcárea, tal como se sostiene en estudios de microestructura de proostracos fósiles (Doguzhaeva 2012). En el resto de los nodos (donde sólo permanece el remanente del proostraco el gladius), inferimos una naturaleza quitinosa, lo cual es concordante con lo sustentado en el registro fósil y con lo observado en los actuales linajes (Toll 1988, Donovan *et al.* 2003, Alvarez-Pérez *et al.* 2006, Fuchs *et al.* 2015). Si bien hay apoyo a nuestra hipótesis de un proostraco calcáreo, la presencia de material orgánico, aunque menor, no es descartable (Doguzhaeva *et al.* 2003a, Doguzhaeva 2012, Arkhipkin *et al.* 2012). En el caso del gladius considerado un remanente del proostraco calcáreo (Fuchs *et al.* 2007), el material principal es el quitinoso (Naef 1921-1923, Donovan & Toll 1988, Toll 1988, Donovan *et al.* 2003, Fuchs 2009). Si bien muchos autores señalan que el gladius no es una nueva estructura surgida del proostraco sino más bien estaba embebida dentro de dicha pieza y que emergió posteriormente producto de la decalcificación del proostraco (Arkhipkin *et al.* 2012, Fuchs & Iba 2015), tal supuesto de ser así no contradice nuestros resultados pues la concha ancestral inferida no posee proostraco, de tal forma que nuestra hipótesis de una concha original calcárea no sería falseada. Sin embargo, el gladius

quitinoso de muchos teuthoideos posee restos calcareos (Nishiguchi & Mapes 2008), lo cual puede interpretarse como que dicha pieza también ha sufrido un proceso histórico de decalcificación. Además, aquellos linajes fósiles que evidencian la presencia de gladius (ejemplo: Palaeteuthimorpha y Prototeuthida), no son parte de los grupos ancestrales hasta ahora encontrados en Coleoidea (Bizikov 2004). Arkhipkin *et al.* (2012), sostienen además que los gladius quitinosos habrían aparecido en el Jurásico/Cretácico, mucho después del surgimiento de Coleoidea.

Respecto del rostrum, en todos los linajes ancestrales es de Carbonato de Calcio, variando entre aragonítico y calcítico (Fuchs *et al.* 2003, Doyle & Shakides 2004), pero al igual que en las otras piezas la presencia de quitina no es descartable (Kabanov 1967, Bandel & Spaeth 1988, Monks *et al.* 1996). Así, el neocoleoideo *Onykia* presenta quitina en su rostrum vestigial (Arkhipkin *et al.* 2012, Fuchs 2012), pieza homóloga al rostrum calcáreo de los paleocoleoideos.

En cuanto al cambio en la naturaleza de la concha interna en Coleoidea, inferimos un patrón general desde calcáreo a quitinoso. Estos resultados son concordantes con la tendencia general relativa al cambio en la naturaleza en la concha de los coleoideos, durante la evolución del grupo (Toll 1988, Nishiguchi & Mapes 2008, Fuchs *et al.* 2015, Klug *et al.* 2015). El proceso habría sido gradual, mediante la absorción de CaCo₃ por parte del manto (Furuhashi *et al.* 2009, Kröger *et al.* 2011). Esto explicaría el porqué muchos linajes ancestrales con concha calcárea evidencian presencia de material orgánico (Doguzhaeva 1996, Mutvei *et al.* 2012). Al respecto Poulicek *et al.* (1986), señalan que en los moluscos con una concha cubierta por un manto (como es el caso de Coleoidea), la quitina incrementa y la calcificación baja. Este es el patrón general que muestran nuestros resultados y en que apoyamos la tesis del cambio de la naturaleza de la concha en tal dirección. En linajes que aún conservan conchas externas o internas con fragmocono (inferido en nuestro trabajo como la pieza ancestral), como *Nautilus*, belemnoides y *Spirula*, el contenido de material orgánico es mínimo o inexistente (Arkhipkin *et al.* 2012, Mutvei 1964, 2014). En cambio, en la evolución conducente a los Octopodiformes, la calcificación del gladius se abandonó (Haas 2002). Un ejemplo de la progresión en la pérdida de material calcáreo y la ganancia de material quitinoso es la relación de

Muensterella scutellaris (vampyromorfo del Pérmico Tardío) que a diferencia de su linaje descendiente *Vampyroteuthis infernalis*, su concha quitinosa tenía material calcáreo (Fuchs *et al.* 2003).

Finalmente, nuestra reconstrucción filogenética y la historia del grupo plasmada parcialmente en el registro fósil, señala que la desmineralización o decalcificación de la concha interna fue un evento notable, el cual habría permitido: i) una mayor adaptabilidad a los cambios temporales del ambiente y su biodiversidad; ii) nuevos modos de desplazamiento; iii) mejoramiento de la propulsión a chorro; iv) mejor soporte a las aletas; v) surgimiento de estructuras quitinosas; vi) definir el modo de vida; vii) el cambio de boyantes neutral a negativa y, viii) la evolución del gladius (Monks *et al.* 1996, Fuchs *et al.* 2008, 2015, Fuchs & Iba 2015, Tanner *et al.* 2017). El proceso de decalcificación lo interpretamos como una manifestación irreversible en la historia de Coleoidea, y por tanto como un ejemplo del cumplimiento de la Ley de Dollo. Aquellos linajes que conservan conchas eminentemente calcáreas (Sepiida y Spirulida) serían ejemplos de retención, pero no de reversión.



Bibliografia

ADDADI L, D JOESTER, F NUDELMAN & F WEINER. 2006. Mollusk shell formation: a source of new concepts for understanding biomineralization processes. *Chem. Eur. J.* 12: 980-987.

ALVAREZ-PEREZ JA, D CORDELLA DE AGUIAR & JA TEIXEIRA-DOS SANTOS. 2006. Gladius and statolith as tolos for age and growth studies of the squid *Loligo plei* (Teuthida: Loliginidae) off southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49 (5): 747-755.

ARKHIPKIN A, V BIZIKOV & D FUCH. 2012. Vestigial phragmocone in the gladius points to a deepwater origin of squid (Mollusca: Cephalopoda). *Deep Sea Research I* 61: 109-122.

BANDEL K & C SPAETH. 1988. Structural differences in the ontogeny of some belemnite rostra. In *Cephalopods Present and Past*. Edited by J. Wiedmann and J.E. Kullmann. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. pp 247-261.

BANDEL K & W STINNESBECK. 2006. *Naefia* Wetzel 1930 from the Quiriquina formation (Late Maastrichtian, Chile): relationship to modern *Spirula* and ancient Coleoidea (Cephalopoda). *Acta Universitatis Carolinae – Geologica* 49: 21-32.

BELLO G. 2013. Description of a new sepiolinae species, *Sepiola bursadhaesa* n. sp. (Cephalopoda: Sepiolidae), from the Catalan Sea, with remarks and identification key for the *Sepiola atlantica* group. *Scientia Marina* 77 (3): 489-499.

BENITO MI, M REOLID & S CAMPOS-SOTO. 2014. Comparisons between Belemnitida and Sepiida: Is the cuttlebone prong an analogue of the belemnite rostrum?. In: Klug, C and Fuchs D (eds). *Cephalopods – Present and Past 9 & Coleoids through time 5*. Palaontologisches Institut und Museum, Universitat Zürich, p. 103.

BIZIKOV V. 2004. The shell in Vampyropoda (Cephalopoda): morphology, functional role and evolution. *Ruthenica* 3: 1-88.

BIZIKOV V. 2008. *Evolution of the shell in Cephalopoda*. VNIRO Publications, Moscow.

BONNAUD-PONTICELLI L & D FUCHS. 2014. Shell construction during embryonic life of *Sepia officinalis*: what does it tell for evolution?. In: Klug, C and Fuchs D (eds). Cephalopods – Present and Past 9 & Coleoids through time 5. Palaontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, p. 26.

CLEMENTS T, C COLLEARY, KD BAETS & J VINTHER. 2017. Buoyancy mechanisms limit preservation of coleoid cephalopod soft tissues in Mesozoic lagerstätten. *Palaeontology* 60 (1): 1-14.

COHEN A. 1976. The systematics and distribution of *Loligo* (Cephalopoda, Myopsida) in the western North Atlantic, with descriptions of two new species. *Malacologia* 15 (1): 299-367.

COLLINS MA & R VILLANUEVA. 2006. Taxonomy, ecology and behavior of the cirrate octopods. *Oceanography and Marine Biology* 44: 277-322.

DAUPHIN Y, CT WILLIAMS & IS BARSKOV. 2007. Aragonitic rostra of the Turonian belemnite *Goniocamax*: arguments from diagenesis. *Acta Palaentologica Polonica* 52 (1): 85-97.

DOGUZHAEVA LA. 2000. The evolutionary morphology of siphonal tube in Spirulida (Cephalopoda, Coleoidea). *Rev. Paléobiol. Vol. Spéc.* 8: 95-107.

DOGUZHAEVA LA. 2012. The original composition of the pro-ostracum of an early Sinemurian belemnite from Belgium deduced from mode of fossilization and ultrastructure. *Palaeontology* 55: 249-260.

DOGUZHAEVA LA, RH MAPES & H MUTVEI. 2002. Shell morphology and ultrastructure of the early Carboniferous coleoid *Hematites* Flower and Gordon, 1959 (*Hematitida* ord. nov.) from Midcontinent (USA). 299-320. In: Summesberger H, K Histon & A Daurer (eds.). *Cephalopods – Present and Past. Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt Wien*, 57, 569 pp.

DOGUZHAEVA LA, H MUTVEI & W WEITSCHAT. 2003a. The pro-ostracum and primordial rostrum at early ontogeny of lower jurassic belemnites from north-western germany. *Berliner Paläobiol. Abh.* 3:79-89.

- DOGUZHAEVA LA, RH MAPES & H MUTVEI. 2003b. The Shell and ink sac morphology and ultrastructure of the late pennsylvanian cephalopod *Donovaniconus* and its phylogenetic significance. *Berliner Paläobiol. Abh.* 3: 61-78.
- DOGUZHAEVA LA, RH MAPES & H MUTVEI. 2007. A late carboniferous coleoid cephalopod from the mazon creek Lagerstätte (USA), with a radula, arm hooks, mantle tissues, and ink. N.H. Landman et al. (eds.). *Cephalopods Present and Past: New Insights and Fresh Perspectives*, 121-143.
- DOGUZHAEVA LA, S BENGTSON, MA REGUERO & T MÖRS. 2017. An eocene orthocone from antarctica shows convergent evolution of internally shelled cephalopods. *PLoS ONE* 12 (3): e0172169.doi: 10.1371/journal.pone.0172169.
- DONOVAN DT. 2006. Phragmoteuthida (Cephalopoda: Coleoidea) from the lower Jurassic of Dorset, England. *Palaentology* 49 (3): 673-684.
- DONOVAN DT & RB TOLL. 1988. The gladius in coleoid (Cephalopoda) evolution. In: Clarke, MR, Trueman, ER (Eds.), *The Mollusca. Palaeontology and Neontology of Cephalopods*, 12. Academic Press, San Diego. Pp 89-101.
- DONOVAN DT, LA DOGUZHAEVA & H MUTVEI. 2003. Two pairs of fins in the late Jurassic coleoid *Trachyteuthis* from southern Germany. *Berliner Palaöbiol. Abh.* 3: 91-99.
- DOYLE P & MR BENNETT. 1995. Belemnites in biostratigraphy. *Palaeontology* 38 (4): 815-829.
- DOYLE P & E SHAKIDES. 2004. The Jurassic belemnite suborder Belemnotheutina. *Palaeontology* 47: 983-998.
- DZIC J. 1981. Origin of the Cephalopoda. *Acta Palaeontologica Polonica* 26 (2): 161-191.
- FINN JK. 2014a. Family Argonautidae. In: P. Jereb, CF Roper, MD Norman & JK Finn (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4*, pp. 228-237. FAO, Rome.

FINN JK. 2014b. Family Tremoctopodidae. *In*: P. Jereb, CF Roper, MD Norman & JK Finn (eds.). Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, pp. 240-243. FAO, Rome.

FINN JK & MD NORMAN. 2010. The Argonaut shell: gas-mediated buoyancy control in a pelagic Octopus. *Proc. R. Soc. B.* doi: 10.1098/rspb.2010.0155.

FUCHS D. 2009. Octobranchia – a diphyletic taxon? *Berliner Palaobiologische Abhandlungen* 10: 181-192.

FUCHS D. 2012. The “rostrum”-problem in coleoid terminology – an attempt to clarify inconsistencies. *Geobios* 45: 29-39.

FUCHS D & A LUKENEDER. 2014. Cenozoic coleoids (Cephalopoda) from Austria – a review of Schultz`s catalogus fossilium Austriae. *Denisia* 32. Zugleich Kataloge des Oberösterreichischen Landesmuseums Neue Serie 157: 23-32.

FUCHS D & Y IBA. 2015. The gladiuses in coleoid cephalopods: homology, parallelism, or convergence?. *Swiss J Palaentol* 134: 187-197.

FUCHS D, H KEUPP & T ENGESER. 2003. New record of soft parts of *Muensterella scutellaris* muenster, 1842 (Coleoidea) from the late jurassic plattenkalks of eichstätt and their significance for octobranchian relationships. *Berliner Paläobiol. Abh.* 3: 101-111.

FUCHS D, T ENGESER & H KEUPP. 2007. Gladius shape variation in coleoid cephalopod *Trachyteuthis* from the Upper Jurassic Nusplingen and Solnhofen Plattenkalks. *Acta Palaeontol. Pol.* 52 (3): 575-589.

FUCHS D, C IFRIM & W STINNESBECK. 2008. A new *Palaeoctopus* (Cephalopoda: Coleoidea) from the late cretaceous of vallecillo, north-eastern Mexico, and implications for the evolution of Octopoda. *Palaeontology* 51 (5): 1129-1139.

FUCHS D, Y IBA, H TISCHLINGER, H KEUPP & C KLUG. 2015. The locomotion system of Mesozoic Coleoidea (Cephalopoda) and its phylogenetic significance. *Lethaia*, DOI 10.1111/let.12155.

- FURUHASHI T, C SCHWARZINGER, I MIKSIK, M SMRZ & A BERAN. 2009. Molluscan Shell evolution with review of shell calcification hypothesis. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B* 154: 351-371.
- GARASSINO A & DT DONOVAN. 2000. A new family of coleoids from the lower Jurassic of Osteno, northern Italy. *Palaeontology* 43 (6): 1019-1038.
- GOLDBERG EE & B IGIC. 2008. On phylogenetic tests of irreversible evolution. *Evolution* 62: 2727-2741.
- GOULD S. 1970. 'Dollo on Dollo's Law: Irreversibility and the status of evolutionary laws'. *Journal of the History of Biology* 3: 189-212.
- GUERRA A. 1992. Mollusca, Cephalopoda. In: *Fauna Ibérica, Volumen 1*. Ramos MA *et al.* (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC, Madrid, pp. 327.
- HASS W. 2002. The evolutionary history of the eight-armed Coleoidea. In: *Cephalopods – Present and Past*. H Summesberger, K Histon & A Daurer (Eds.). *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt* 57: 341-351.
- HAAS W. 2003. Trends in the evolution of the Decabrachia. *Berliner Palaobiol Abh* 3: 113-129.
- HAIMOVICI M, RA SANTOS & LG FISCHER. 2009. Class Cephalopoda. In: Ríos E (Ed.). *Compendium of brazilian sea shells*. Río Grande. pp. 610-649.
- HOCHBERG FG, NORMAN MD & JK FINN. 2014a. Family Opisthoteuthidae. In: P. Jereb, CF Roper, MD Norman & JK Finn (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. N° 4, Vol. 3*. Rome, pp. 248-261.
- HOCHBERG FG, NORMAN MD & JK FINN. 2014b. Family Stauroteuthidae. In: P. Jereb, CF Roper, MD Norman & JK Finn (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. N° 4, Vol. 3*. Rome, pp. 266-267.

HOLLAND CH. 2003. Some observations on bactritid cephalopods. *Bulletin of Geosciences* 78 (4): 369-372.

JELETZKY JA. 1966. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. *Paleontological Contributions, University of Kansas, Mollusca* 7: 1-166.

JEREB P, CF ROPER & M VECCHIONE. 2005. Introduction. In P. Jereb & CF Roper (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae)*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, N° 4, pp. 1-19. FAO, Rome.

KABANOV GK. 1967. Belemnite skeleton. *Morphology and Biological Analysis*, 114. Trudy PIN of the USSR Academy of Science, Moscow.

KEUPP H. 2012. *Atlas zur Paläopathologie der Cephalopoden*. Berliner Paläobiologische Abhandlungen 12: 1-390.

KEUPP H & D FUCHS. 2013. Different regeneration mechanisms in the rostra of aulacocerids (Coleoidea) and their phylogenetic implications. *Göttingen Contributions to Geosciences* 77: 13-20.

KLUESSENDORF J & P DOYLE. 2000. *Pohlsepia mazonensis*, an early "octopus" from the Carboniferous of Pennsylvanian of Illinois. *Paleontology* 43: 919-926.

KLUG C, G SCHWEIGERT, D FUCHS, I KRUTA & H TISCHLINGER. 2015. Adaptations to squid-style high-speed swimming in Jurassic belemnitids. *Biology Letters* 12: 20150877. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0877>.

KRÖGER B, T SERVAIS & Y ZHANG. 2009. The origin and initial rise of pelagic cephalopods in the Ordovician. *PLoS ONE* 4(9): e7262. doi: 10.1371/journal.pone.0007262.

KRÖGER B, J VINTHER & D FUCHS. 2011. Cephalopod origin and evolution: a congruent picture emerging from fossils, development and molecules. *Bioessays* 33: 602-613.

LINDGREN AR, G GIRIBET & MK NISHIGUCHI. 2004. A combined approach to the phylogeny of Cephalopoda (Mollusca). *Cladistics* 20:454-486.

LUKENEDER A. 2005. First nearly complete skeleton of the Cretaceous duvaliid belemnite *Conobelus*. *Acta Geologica Polonica* 55 (2): 147-162.

LUKENEDER A & M HARZHAUSER. 2004. The cretaceous coleoid *Dorateuthis syriaca* Woodward: morphology, feeding and phylogenetic implications. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 106 A: 213-225.

MAPES RH, LA DOGUZHAEVA, H MUTVEI, NH LANDMAN & T KAZUSHIGE. 2010. The oldest known (lower carboniferous-namurian) protoconch of a rostrum-bearing coleoid (cephalopoda) from Arkansas, USA: phylogenetic and paleobiologic implications. *Ferrantia* 59: 114-125.

McDOUGALL C & BM DEGNAN. 2017. The evolution of mollusc shells. *WIREs Dev Biol* 2018, 7: null. Doi:10.1002/wdev.313

MILLER A. 1949. Some ecologic and morphologic considerations in the evolution of higher taxonomic categories. *Ornithologie als Biologische Wissenschaft*. 84-88.

MONKS N. 2003. A broad brush history of the Cephalopoda. The Cephalopoda Page. <http://www.thecephalopodpage.org/>). Wood J. Welmaster.

MONKS N, HARDWICK D & A GALE. 1996. The function of the belemnite guard. *Paläont. Z.* 70: 425-431.

MUHLISIN ZA, B ZULKARNAINI, S PURNAWAN, A MUHADJIER, N FADLI & SH CHENG. 2014. Morphometric variations of three species of harvested cephalopods found in northern sea of Aceh Province, Indonesia. *Biodiversitas* 15 (2): 142-146.

MUTVEI H. 1964. On the shells of *Nautilus* and *Spirula* with notes on the shell secretion in non-cephalopod mollusc. *Ark. Zool.* 16: 221-278.

MUTVEI H. 2014. Siphuncular structure in Jurassic belemnite *Megateuthis* and extant *Spirula*. *Cephalopods – Present and Past 9 & Coleoids through Time 5*. Pp 131.

- MUTVEI H & DT DONOVAN. 2006. Siphuncular structure in some fossil coleoids and recent *Spirula*. *Palaeontology* 49 (3): 685-691.
- MUTVEI H, RH MAPES & LA DOGUZHAEVA. 2012. Shell structures in carboniferous bactritid-like coleoids (Cephalopoda) from south central USA. *A Scandinavian Journal of Earth Sciences* 134: 201-216.
- NAEF A. 1921-1923. Die Cephalopoda. Fauna und des Golfes von Neapel. Monogr. 35 (1): 863 pp.
- NAEF A. 1922. Die fossilen Tintenfische: eine paläozoologische Monographie. Fischer.
- NISHIGUCHI M & R MAPES. 2008. Cephalopoda. *In*: Ponder, Winston F & D Lindberg Eds. *Phylogenies and Evolution of the Mollusca*. Dordrecht, The Netherlands: Springer. 163-199.
- NISHIGUCHI MK, J NABHITABHATA, NA MOLTSCHANIWSKYJ & SV BOLETZKY. 2014. A review of the pygmy squid *Idiosepius*: perspectives emerging from an “inconspicuous” cephalopod. *Vie et Milieu – Life and Environment* 64: 23-34.
- NORMAN MD & FINN JK. 2014a. Family Bolitaenidae. *In*: P. Jereb, CF Roper, MD Norman & JK Finn (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 3. Rome. pp. 221-224.*
- NORMAN MD & FINN JK. 2014b. Family Amphitretidae. *In*: P. Jereb, CF Roper, MD Norman & JK Finn (eds.) 3. *Octopods and Vampire Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 3. Rome. pp. 217-219.*
- NORMAN MD, FINN JK & FG HOCHBERG. 2014. Family Octopodidae. *In* P. Jereb, CF Roper, MD Norman & JK Finn (eds.). *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 3. Octopods and Vampire Squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. No. 4, Vol. 3. Rome, pp. 36-215.*
- PAGEL M & A MEADE. 2007. BayesTraits version 1.0 computer package. Software and Manual. Available: <http://www.evolution.reading.ac.uk/BayesTraits.html>.

PARKER J, A RAMBAUT & O PYBUS. 2008. Correlating viral phenotypes with phylogeny: accounting for phylogenetic uncertainty. *Infect. Genet. Evol.* 8: 239-246.

POULICEK M, MF VOSS-FOUCART & CH JEUNIAUX. 1986. Citinoproteic complexes and mineralization in mollusk skeletal structures. In: R.A.A. Muzzarelli, G. Gooday & Ch. Jeuniaux (eds.). *Citin in Nature and Technology*, 7-12. Plenum Press, New York.

REID A. 2005. Family Spirulidae. *In: P Jereb & CF Roper (eds.)*. *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae)*. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*. No. 4, Vol. 1. Rome. pp. 211–212.

REID A, P JEREB & CF ROPER. 2005. Family Sepiidae. *In: P Jereb & CF Roper (eds.)*. *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae)*. *FAO Species Catalogue for Fishery Purposes*. No. 4, Vol. 1. Rome. pp. 57–152.

REITNER J & T ENGESER. 1982. Phylogenetic trends in phragmocone-bearing coleoids (Belemnomorpha). *N J Geol. Paläont Abh.* 164 (1/2): 156-162.

ROPER CF & P JEREB. 2010a. Family Cranchiidae. *In: P Jereb & CF 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, Vol. 2, Rome. pp. 148-178.

ROPER CF & P JEREB. 2010b. Family Enoploteuthidae. *In: P Jereb & CF 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, Vol. 2, Rome. pp. 183-200.

ROPER CF & P JEREB. 2010c. Family Histioteuthidae. *In: P Jereb & CF 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, Vol. 2, Rome. pp. 223-236.

ROPER CF & P JEREB. 2010d. Family Octopoteuthidae. *In*: P Jereb & CF 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. Nº 4, Vol. 2, Rome. pp. 262-268.

ROPER CF & P JEREB. 2010e. Family Pyroteuthidae. *In*: P Jereb & CF 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. Nº 4, Vol. 2, Rome. pp. 379-383.

ROPER CF, MJ SWEENEY & CE NAUEN. 1984. Cephalopods of the world. 277 pp. FAO Fisheries Synopsis, Rome.

ROPER CF, C NIGMATULLIN & P JEREB. 2010. Family Ommastrephidae. *In*: P. Jereb & CF 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. No. 4, Vol. 2. Rome. pp. 269–347.

SEIBEL BA, SK GOFFREDI, EV THUESEN, JJ CHILDRESS & BH ROBISON. 2004. Ammonium content and buoyancy in midwater cephalopods. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* 313: 375-387.

SIMONE LR. 1997. Redescription of *Loliguncula brevis* (Blainville) (Myopsida, Loliginidae) from southeastern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia* 82: 141-150.

SMITH SA, NG WILSON, FE GOETZ, C FEEHERY, SC ANDRADE , GW ROUSE, G GIRIBET & CW DUNN. 2011. Resolving the evolutionary relationships of molluscs with phylogenomic tools. *Letter*. doi:10.1038/nature10526.

SUTTON M, C PERALES-RAYA & I GILBERT. 2015. A phylogeny of fossil and living neocoleoid cephalopods. *Cladistics* 32 (3): 297-307.

TANNER AR, D FUCHS, IE WINKELMANN, M THOMAS, P GILBERT, M SABRINA PANKEY, AM RIBEIRO, KM KOCOT, KM HALANYCH, TH OAKLEY, RR DA FONSECA, D PISANI & J VINTHER. 2017. Molecular clocks indicate turnover and

diversification of modern coleoid cephalopods during the Mesozoic. Marine Revolution. Proc. R. Soc. B 284: 20162818.

TEICHERT C. 1988. Main features of cephalopod evolution. In: the Mollusca. Edited by MR Clarke and ER Trueman. San Diego: Academic Press, pp. 11-79.

TOLL RB. 1988. Functional morphology and adaptative patterns of the teuthoids gladius. The Mollusca 11: 167-182.

TOLL RB. 1998. The gladius in teuthoid systematics. Smithsonian Contributions to Zoology 586: 55-68.

VECCHIONE M, RE YOUNG & DB CARLINI. 2000. Reconstruction of ancestral character states in neocoleoid cephalopods based on parsimony. American Malacological Bulletin 15 (2): 179-193.

WEINER S & W TRAUB. 1980. X-ray diffraction study of the insoluble organic matrix of mollusk shell. FEBS 111: 311-316.

WELLS MJ & RK O'DOR. 1991. Jet propulsion and the evolution of the cephalopods. Bulletin of Marine Science 49 (1-2): 419-432.

WILMSEN M. 2014. Belemniten. Geologica Saxonica 60 (1): 241-248.

XIA X. 2013. Dambe5: A comprehensive software package for data analysis in molecular biology and evolution. Mol. Biol. Evol. 30, 1720-1728.

YOUNG RE & M VECCHIONE. 2012. Bathyteuthoidea Vecchione, Young and Sweeney, 2004. Version 04 July 2012 (under construction).<http://tolweb.org/Bathyteuthoidea/19421/2012.07.04>In: The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>

YOUNG R, M VECCHIONE & T DONOVAN 1998. The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology. S. Afr. J. Mar. Sci. 20: 393-420.

ZEEV L. 1999. The trophic control on the function of the aulacoceratid and belemnoid guard and phragmocone. Berichte der Geologischen Bundesanstalt 46: 74.

Tablas y figuras

Tabla 1: Fuentes de información para los caracteres estructura y naturaleza de la concha interna, considerados en la evaluación de estados ancestrales en la subclase Coleoidea.

Familia	Especie	Estructura concha	Naturaleza concha
Nautilidae	<i>Allonautilus scrobiculatus</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Nautilidae	<i>Nautilus macromphalus</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Metasepia tulbergi</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Reid <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia aculeata</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia apama</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia bertheloti</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia elegans</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia esculenta</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia kobiensis</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia latimanus</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia lorigera</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia lycidas</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia madokai</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia officinalis</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia orbignyana</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia pardex</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia pharaonis</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia peterseni</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepia recurvirostra</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepiella inermis</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepiella japonica</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiidae	<i>Sepiella maindroni</i>	Reid <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Idiosepiidae	<i>Idiosepius notooides</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Idiosepiidae	<i>Idiosepius paradoxus</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Idiosepiidae	<i>Idiosepius pygmaeus</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Nishiguchi <i>et al.</i> 2014
Sepiolidae	<i>Euprymna scolopes</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Sepiolidae	<i>Euprymna tasmanica</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Sepiolidae	<i>Heteroteuthis hawatiensis</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiolidae	<i>Rossia macrosoma</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Sepiolidae	<i>Rossia pacifica</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Sepiolidae	<i>Rossia palpebrosa</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Jereb <i>et al.</i> 2005
Sepiolidae	<i>Semirossia patagonica</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Sepiolidae	<i>Sepiola atlantica</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Sepiolidae	<i>Sepiola rondeletti</i>	Bello 2013	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Loliginidae	<i>Afrololigo mercatoris</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Alloteuthis africana</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Alloteuthis media</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Alloteuthis subulata</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Doryteuthis gahi</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Doryteuthis opalescens</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Doryteuthis pealeii</i>	Toll 1998	Jereb <i>et al.</i> 2005

Loliginidae	<i>Doryteuthis pleii</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Doryteuthis sanpaulensis</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Doryteuthis surinamensis</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Heterololigo bleekeri</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Loligo forbesii</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Loligo reynaudii</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Loligo vulgaris</i>	Haas 2003	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Loliolus beka</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Loliolus japonica</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Loliolus nyii</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Lolliguncula brevis</i>	Simone 1997	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Lolliguncula panamensis</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Sepioteuthis sepioidea</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Sepioteuthis australis</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Sepioteuthis lessoniana</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Uroteuthis chinensis</i>	Muchlisin <i>et al.</i> 2014	Toll 1988
Loliginidae	<i>Uroteuthis dirvaucelii</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Uroteuthis edulis</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Loliginidae	<i>Uroteuthis sibogae</i>	Jereb <i>et al.</i> 2005	Jereb <i>et al.</i> 2005
Bathyteuthidae	<i>Bathyteuthis abyssicola</i>	Toll 1988	Jereb <i>et al.</i> 2005
Bathyteuthidae	<i>Bathyteuthis berryi</i>	Young & Vecchione 2012	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Cranchiidae	<i>Cranchia scabra</i>	Roper & Jereb 2010a	Jereb <i>et al.</i> 2005
Cranchiidae	<i>Teuthowenia megalops</i>	Roper & Jereb 2010b	Roper & Jereb 2010b
Enoploteuthidae	<i>Abrialopsis pacificus</i>	Roper & Jereb 2010d	Roper & Jereb 2010d
Enoploteuthidae	<i>Enoploteuthis higginsii</i>	Roper & Jereb 2010d	Roper & Jereb 2010d
Histioteuthidae	<i>Histioteuthis oceani</i>	Roper & Jereb 2010c	Roper & Jereb 2010c
Octopoteuthidae	<i>Octopoteuthis nielseni</i>	Roper & Jereb 2010d	Jereb <i>et al.</i> 2005
Ommastrephidae	<i>Illex argentinus</i>	Roper <i>et al.</i> 2010	Roper <i>et al.</i> 2010
Ommastrephidae	<i>Illex coindetii</i>	Roper <i>et al.</i> 2010	Jereb <i>et al.</i> 2005
Ommastrephidae	<i>Illex illecebrosus</i>	Roper <i>et al.</i> 2010	Roper <i>et al.</i> 2010
Ommastrephidae	<i>Nototodarus sloanii</i>	Roper <i>et al.</i> 2010	Roper <i>et al.</i> 2010
Ommastrephidae	<i>Ommastrephes bartramii</i>	Roper <i>et al.</i> 2010	Jereb <i>et al.</i> 2005
Ommastrephidae	<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	Roper <i>et al.</i> 2010	Jereb <i>et al.</i> 2005
Ommastrephidae	<i>Todarodes pacificus</i>	Roper <i>et al.</i> 2010	Roper <i>et al.</i> 2010
Ommastrephidae	<i>Todaropsis eblanae</i>	Roper <i>et al.</i> 2010	Roper <i>et al.</i> 2010
Pyroteuthidae	<i>Pterygioteuthis microlampas</i>	Roper & Jereb 2010e	Jereb <i>et al.</i> 2005
Tremoctopodidae	<i>Tremoctopus violaceus</i>	Finn 2014b	Finn 2014b
Alloposidae	<i>Haliphron atlanticus</i>	Bizikov 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Opisthoteuthidae	<i>Opisthoteuthis massyae</i>	Collins & Villanueva 2006	Hochberg <i>et al.</i> 2014a
Stauroteuthidae	<i>Stauroteuthis gilchristii</i>	Hochberg <i>et al.</i> 2014b	Hochberg <i>et al.</i> 2014b
Argonautidae	<i>Argonauta nodosus</i>	Finn 2014a	Finn 2014a
Amphitretidae	<i>Bolitaena pygmaea</i>	Norman & Finn 2014a	Norman & Finn 2014a
Amphitretidae	<i>Japetella diaphana</i>	Norman & Finn 2014a	Norman & Finn 2014a
Amphitretidae	<i>Vitreledonella richardi</i>	Norman & Finn 2014b	Norman & Finn 2014b

Bathypolypodidae	<i>Bathypolypus arcticus</i>	Bizikov 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Bathypolypodidae	<i>Bathypolypus sponsalis</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Enteroctopus dofleini</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Muusoctopus eureka</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Muusoctopus januarii</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Muusoctopus levis</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Muusoctopus longibracus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Muusoctopus oregonae</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Muusoctopus oregonensis</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Muusoctopus profundorum</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Muusoctopus rigbyae</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Muusoctopus yaquinae</i>	Bizikov 2004	Bizikov 2004
Enteroctopodidae	<i>Sasakiopus salebrosus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Enteroctopodidae	<i>Vulcanoctopus hydrothermalis</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Eledonidae	<i>Aphrodoctopus schultzei</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Eledonidae	<i>Eledone cirrhosa</i>	Bizikov 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Eledonidae	<i>Eledone moschata</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Adelieledone piatkowski</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Adelieledone polymorpha</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Graneledone antarctica</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Graneledone boreopacifica</i>	Bizikov 2004	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Graneledone challengerii</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Graneledone taniwha</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Graneledone verrucosa</i>	Bizikov 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Megaleledonidae	<i>Megaleledone setebos</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Pareleledone aequipapillae</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Pareleledone albimaculata</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Pareleledone aurata</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Pareleledone cornuta</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Pareleledone charcoti</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Pareleledone panchroma</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Pareleledone serperastrata</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Pareleledone subtilis</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Pareleledone turqueti</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Praealtus paralbida</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Thaumeledone gunteri</i>	Bizikov 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Megaleledonidae	<i>Thaumeledone peninsulae</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Thaumeledone rotunda</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Thaumeledone zeiss</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Megaleledonidae	<i>Velodona togata</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Abdopus aculeatus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Ameloctopus litoralis</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Amphioctopus aegina</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014

Octopodidae	<i>Amphioctopus fangsiao</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Amphioctopus kagoshimensis</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Amphioctopus marginatus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Amphioctopus mototi</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Callistoctopus aspilosomatis</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Callistoctopus macropus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Callistoctopus minor</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Callistoctopus ornatus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Cistopus chinensis</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Cistopus indicus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Cistopus taiwanicus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Grimpella thaumastocheir</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Hapalochlaena fasciata</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Hapalochlaena lumulata</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Hapalochlaena maculosa</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus australis</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus berrima</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus bimaculatus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus bimaculoides</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus californicus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus campbelli</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus conispadiceus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus cyanea</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus kaurna</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus maya</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus mimus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus oculifer</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus pallidus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus rubescens</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus tetricus</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Octopus vulgaris</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Pinnoctopus cordiformis</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Robsonella fontaniana</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Octopodidae	<i>Scaergus unicolor</i>	Norman <i>et al.</i> 2014	Norman <i>et al.</i> 2014
Spirulidae	<i>Spirula spirula</i>	Lindgren <i>et al.</i> 2004	Lindgren <i>et al.</i> 2004
Vampyroteuthidae	<i>Vampyroteuthis infernalis</i>	Toll 1998	Haimovici <i>et al.</i> 2009

Tabla 2: Probabilidad de los estados ancestrales en los nodos de la filogenia inferida para la subclase Coleoidea, para la estructura y naturaleza de la concha interna.

Carácter: Estructura								
Nodo	Probabilidad Estado	HPD 95%	Nodo	Probabilidad Estado	HDP 95%	Nodo	Probabilidad Estado	HDP 95%
1	0.74	0.39-0.99	8	0.11	0-0.37	15	0.18	0.006-0.35
1	0	0-0.01	8	0.75	0.38-1	15	0.56	0.31-0.88
1	0.05	0-0.28	8	0	0-0.01	15	0.06	0-0.14
1	0.21	0-0.48	8	0.14	0-0.34	15	0.2	0.03-0.34
2	0.18	0-0.43	9	0.13	0-0.37	16	0.17	0.006-0.35
2	0.58	0.21-0.99	9	0.69	0.37-0.99	16	0.57	0.32-0.88
2	0.02	0-0.09	9	0	0-0.03	16	0.05	0-0.12
2	0.22	0-0.43	9	0.18	0-0.35	16	0.21	0.03-0.34
3	0.24	0.08-0.35	10	0.27	0-0.49	17	0.15	0-0.36
3	0.31	0.08-0.57	10	0.31	0.02-0.75	17	0.66	0.34-0.95
3	0.16	0.01-0.29	10	0.06	0-0.17	17	0.02	0-0.06
3	0.29	0.19-0.39	10	0.36	0.04-0.65	17	0.17	0.003-0.33
4	0.14	0-0.36	11	0.28	0.02-0.48	18	0.21	0.05-0.34
4	0.67	0.36-0.97	11	0.02	0-0.09	18	0.46	0.29-0.69
4	0.02	0-0.05	11	0.45	0.03-0.79	18	0.09	0.02-0.17
4	0.17	0.001-0.33	11	0.25	0.02-0.45	18	0.24	0.1-0.34
5	0.16	0-0.38	12	0.18	0-0.43	19	0.13	0-0.36
5	0.64	0.34-0.97	12	0	0-0	19	0.69	0.38-0.99
5	0.02	0-0.07	12	0.67	0.36-1	19	0.01	0-0.04
5	0.18	0.002-0.34	12	0.15	0-0.32	19	0.17	0-0.33
6	0.12	0-0.36	13	0.31	0.07-0.5			
6	0.72	0.4-0.99	13	0.09	0.003-0.27			
6	0	0-0.02	13	0.18	0-0.32			
6	0.16	0-0.33	13	0.42	0.2-0.69			
7	0	0-0.009	14	0.1	0-0.35			
7	1	0.97-1	14	0.76	0.41-0.99			
7	0	0-0	14	0	0-0.005			
7	0	0-0.03	14	0.14	0-0.32			

Carácter: Naturaleza					
Nodo	Probabilidad Estado	HPD 95%	Nodo	Probabilidad Estado	HPD 95%
1	1	0.99-1	15	0.01	0-0.04
1	0	0-0	15	0.99	0.95-1
2	0.03	0-0.09	16	0.01	0-0.04
2	0.97	0.9-1	16	0.99	0.95-1
3	0.01	0-0.04	17	0	0-0.01
3	0.99	0.95-1	17	1	0.98-1
4	0	0-0.01	18	0.04	0-0.12
4	1	0.98-1	18	0.96	0.87-1
5	0.01	0-0.02	19	0	0-0.007
5	0.99	0.97-1	19	1	0.99-1
6	0	0-0.003			
6	1	0.99-1			
7	0	0-0			
7	1	1-1			
8	0	0-0.001			
8	1	0.99-1			
9	0	0-0.007			
9	1	0.99-1			
10	0.18	0-0.77			
10	0.82	0.23-1			
11	0.99	0.99-1			
11	0.01	0-0.02			
12	1	0.99-1			
12	0	0-0			
13	0.77	0.13-1			
13	0.23	0-0.87			
14	0	0-0.001			
14	1	0.99-1			

Estados del carácter:
 : Fragmacono
 : Proostraco
 : Fragmacono/Rostro
 : Proostraco/Rostro

Estados del carácter:
 : Calcárea
 : Quitinosa

Nodo 1: Coleoidea
 Nodo 2: Decapodiformes
 Nodo 3: Octopodiformes
 Nodo 4: Idiosepiida
 Nodo 5: Idiosepiida+Sepiolida
 Nodo 6: Sepiolida
 Nodo 7: Bathyteuthida
 Nodo 8: Oegopsida
 Nodo 9: Bathyteuthida+Oegopsida
 Nodo 10: Bathyteuthida+Oegopsida+Spirulida+Sepiida+Myopsida
 Nodo 11: Spirulida+Sepiida

Nodo 12: Sepiida
 Nodo 13: Spirulida+Sepiida+Myopsida
 Nodo 14: Myopsida
 Nodo 15: Octopoda
 Nodo 16: Cirrata
 Nodo 17: Incirrata
 Nodo 18: Argonautoidea
 Nodo 19: Octopodoidea

Tabla 3: Tasas de transición para los caracteres estructura y naturaleza de la concha en la subclase Coleoidea.

a) Carácter: Estructura Concha		b) Carácter: Naturaleza Concha	
Tasa de transición Valor (0-100)		Tasa de transición Valor (0-100)	
q41	48.3	q12	0.42
q43	47.5	q21	0.1
q42	44.3		
q13	29.59		
q12	18.23		
q31	3.4		
q34	2.23		
q32	0.71		
q24	0.41		
q21	0.31		
q23	0.15		
q14	0.15		

Estado del carácter:

1: Calcárea

2: Quitinosa

Estado del carácter:

1: Fragmacono

2: Proostraco

3: Fragmacono+Rostrum

4: Proostraco+Rostrum



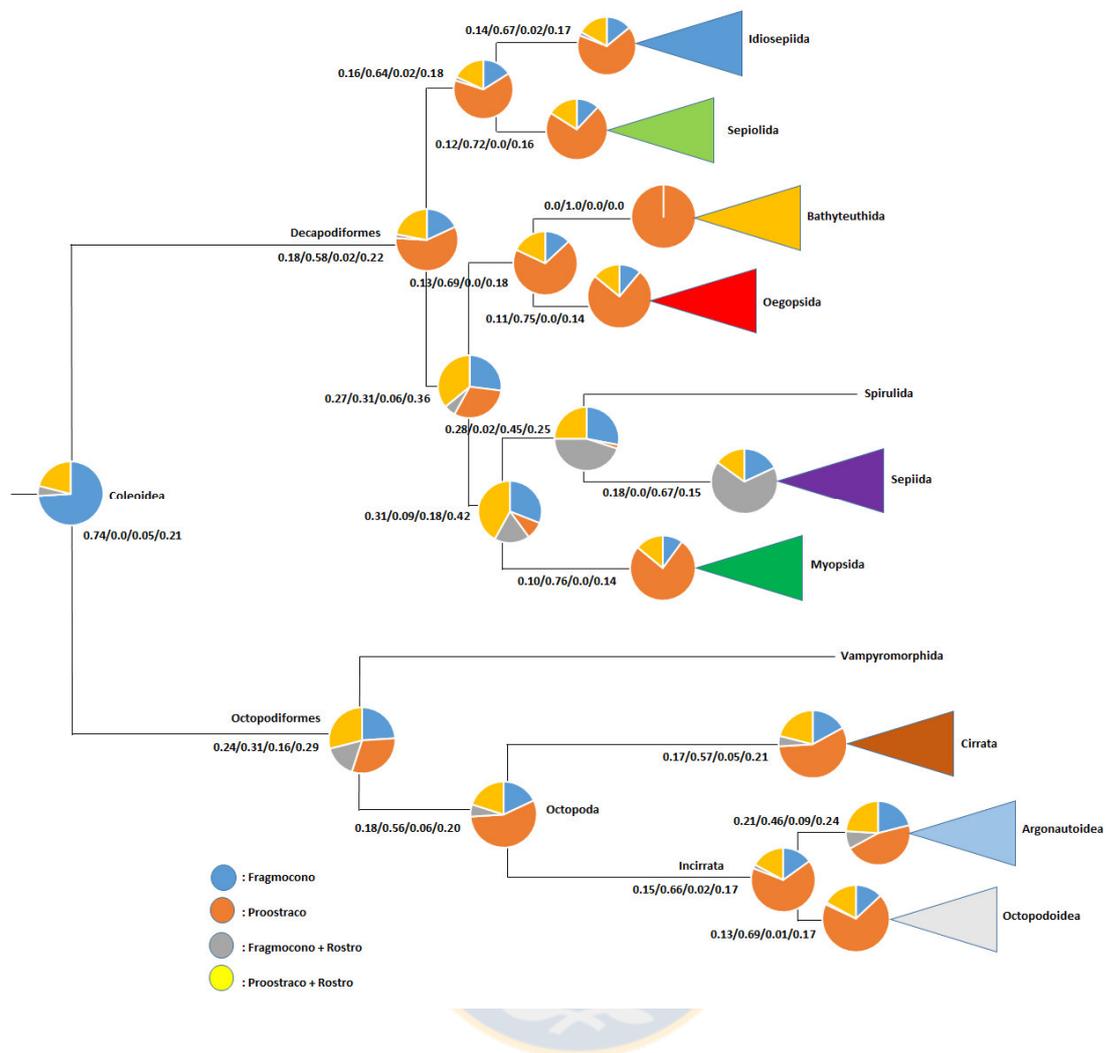


Figura 3: Reconstrucción de estados ancestrales para la estructura de la concha interna en los cefalópodos coleoideos. Valores a la izquierda del nodo, señalan probabilidad *a posteriori* de los estados del carácter, con el primer valor correspondiente al estado fragmacono, el segundo proostraco, el tercero fragmacono + rostro y el cuarto proostraco + rostro.

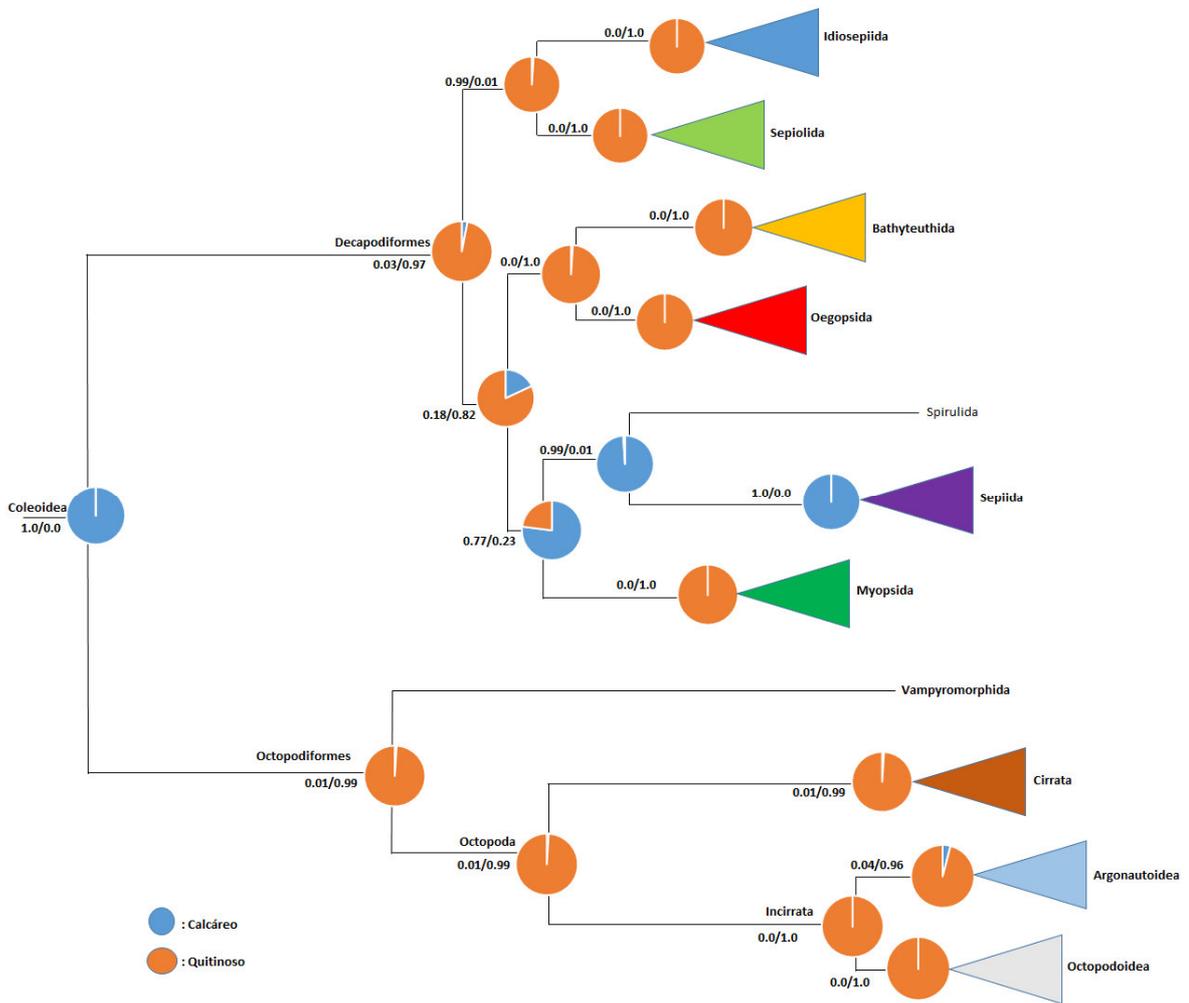


Figura 4: Reconstrucción de estados ancestrales para la naturaleza de la concha interna en los cefalópodos coleoideos. Valores a la izquierda del nodo, señalan probabilidad *a posteriori* de los estados del carácter, con el primer valor correspondiente al estado concha calcárea y el segundo al estado concha quitinosa.

CAPITULO V: CONCLUSIONES GENERALES

La presente tesis trabajó en la generación de una hipótesis filogenética a objeto de establecer las relaciones de ancestro-descendencia de la subclase Coleoidea. La hipótesis mostró ser robusta al trabajarla con diferentes genes y secuencias, infiriendo agrupaciones naturales a nivel de superórdenes, órdenes y familias, pero con algunas excepciones como los sepiodeos y espirúlidos, concordante con trabajos previos (Lindgren *et al.* 2004, Lindgren & Daly 2007). Sobre esta base y el uso de evidencia fósil, se logró establecer el surgimiento de los coleoideos en el Periodo Carbonífero y su principal evento de especiación, asociado al evento C/T (Capítulo II). También se efectuó una primera aproximación al nivel de correlación geográfica de los coleoideos, mediante un grupo representativo (familia Loliginidae) en la búsqueda de señal filogenética para el componente geográfico. Si bien en general los principales grupos de coleoideos no muestran tal grado de asociación (resultados suplementarios no mostrados en esta tesis), al parecer por el gran número de linajes con amplia distribución mundial, los grupos que muestran distribuciones restringidas, en particular los asociados a los bordes continentales, sí evidencian tal huella filogenética. Así, la emergencia de la señal filogenética es clara en grupos con amplia distribución latitudinal, pero estrecha distribución longitudinal, como la familia Loliginidae (Capítulo III). Finalmente, el Capítulo IV efectúa un análisis a los cambios generados en una pieza interna dura, de constitución y naturaleza variable, presente en la mayoría de los cefalópodos coleoideos, conocida como concha. Los cambios en la constitución se refieren a modificaciones en las piezas denominadas fragmocono, proostraco y rostrum, y en la naturaleza, a los cambios en el tipo de concha calcárea o quitinosa. A partir de las características estimadas de la concha interna en el ancestro de los coleoideos, se infiere una concha calcárea, con transición hacia una concha quitinosa (salvo en el ACMR de Sepiida y Spirulida), siendo esto apoyado en la evidencia disponible (Nishiguchi & Mapes 2008, Fuchs *et al.* 2015). Sin embargo, no se descarta la presencia de material quitinoso en el inicio de la historia del grupo. En el ACMR se estima con alta probabilidad, la presencia de fragmocono, concordante con la evidencia fósil (Jeletzky 1966, Keupp & Fuchs 2013). La ausencia de rostrum en el ACMR de los coleoideos es más conflictiva, y aunque la evidencia no sea abrumadora, también existen indicios que apuntan

en tal dirección (Bandel & Stinnesbeck 2006, Keupp & Fuchs 2013), especialmente en lo relativo a la formación de rostrum verdadero (Fuchs 2012).

Los cambios generales en la concha interna, apuntan a la permanencia del proostraco tras su surgimiento y a la desaparición del fragmocono y rostrum al parecer por pérdida funcional y a la existencia de una concha quitinosa, concordante con la evidencia fósil y las características de la concha en la actualidad (Haas 2002, Arkhipkin *et al.* 2012, Bizikov 2008, Furuhashi *et al.* 2009, Naef 1921/1923). La dirección en el cambio tiene gran importancia en la evolución del grupo, pues sus consecuencias (como la pérdida gradual de voyantez y la ganancia de una concha quitinosa más moldeable y menos afecta a las limitaciones ejercidas por el ambiente como por ejemplo la profundidad), permitieron a los coleoideos ampliar su distribución (conquista de nuevos ambientes y profundidades), mejorar sus modos de desplazamiento (incluyendo la propulsión a chorro) y aumentar su diversidad. Así nuestra hipótesis general de trabajo a la luz de los resultados obtenidos, sólo se cumplieron parcialmente. Lo anterior, por cuanto preveíamos una concha calcárea, pero no que sólo algunas de las tres piezas fundamentales de los coleoideos estuvieran presentes en el ancestro.

En función de las preguntas efectuadas en esta tesis y de los resultados obtenidos, el detalle de nuestras principales conclusiones se resume a continuación:

Capítulo II: Origen y diversificación de la subclase Coleoidea

1. La subclase Coleoidea se infiere monofilética.
2. Las principales divisiones históricas en Coleoidea (superórdenes Octopodiformes y Decapodiformes) se confirman monofiléticas y hermanas.
3. En Octopodiformes los grupos inferidos como clados son los órdenes Vampyromorpha y Octopoda y sus subórdenes Cirrata e Incirrata. En Decapodiformes, Idiosepiida, Sepiolida, Oegopsida, Sepiida y Myopsida (= Loliginidae).
4. Grupo que permanecen controversiales en su ubicación filogenética son Spirulida e Idiosepiida.
5. La subclase Coleoidea habría surgido en el Carbonífero Temprano.

6. El principal evento asociado al aumento de la tasa de especiación en Coleoidea, habría ocurrido durante el Cretácico Tardío en el periodo Cenomaniano/Turoniano vinculado al evento de extinción C/T.

Capítulo III: Biogeografía de los calamares myopsidos (= Loliginidae)

1. El actual patrón de distribución de la familia Loliginidae se explica principalmente por eventos de dispersión.
2. Se confirma la señal filogenética en Loliginidae, especies más cercanamente emparentadas muestran un patrón de distribución geográfica similar.
3. El origen de Loliginidae estaría en el Pacífico Oeste.

Capítulo IV: Estados ancestrales en la concha interna de Coleoidea

1. La naturaleza en la concha interna del ACMR de Coleoidea fue muy probablemente calcárea.
2. La concha interna en el ACMR de Coleoidea mostró alta probabilidad de estar conformada por un fragmocono.
3. La transición en la naturaleza de la concha interna de Coleoidea mostró alta probabilidad de pasar desde calcárea a quitinosa.
4. La transición en la estructura de la concha interna de Coleoidea muy probablemente fue desde una única pieza llamada fragmocono, a una concha con presencia principal de proostraco (a la forma de gladius) y reducida o ausente presencia de fragmocono y rostrum. Inferimos cumplimiento de la Ley de Dollo en el cambio irreversible en la tendencia a la pérdida del fragmocono y rostrum y de la preeminencia del material calcáreo en la concha interna.

BIBLIOGRAFIA

ARKHIPKIN A, V BIZIKOV & D FUCH. 2012. Vestigial phragmocone in the gladius points to a deepwater origin of squid (Mollusca: Cephalopoda). *Deep Sea Research I* 61: 109-122.

BANDEL K & W STINNESBECK. 2006. *Naefia* Wetzel 1930 from the Quiriquina formation (Late Maastrichtian, Chile): relationship to modern *Spirula* and ancient Coleoidea (Cephalopoda). Acta Universitatis Carolinae – Geologica 49: 21-32.

BIZIKOV V. 2008. Evolution of the shell in Cephalopoda. VNIRO Publications, Moscow.

FUCHS D. 2012. The “rostrum”-problem in coleoid terminology – an attempt to clarify inconsistencies. Geobios 45: 29-39.

FUCHS D, Y IBA, H TISCHLINGER, H KEUPP & C KLUG. 2015. The locomotion system of Mesozoic Coleoidea (Cephalopoda) and its phylogenetic significance. Lethaia, DOI 10.1111/let.12155.

FURUHASHI T, C SCHWARZINGER, I MIKSIK, M SMRZ & A BERAN. 2009. Molluscan Shell evolution with review of shell calcification hypothesis. Comparative Biochemistry and Physiology, Part B 154: 351-371.

HASS W. 2002. The evolutionary history of the eight-armed Coleoidea. In: Cephalopods – Present and Past. H Summesberger, K Histon & A Daurer (Eds.). Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt 57: 341-351.

JELETZKY JA. 1966. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. Paleontological Contributions, University of Kansas, Mollusca 7: 1-166.

KEUPP H & D FUCHS. 2013. Different regeneration mechanisms in the rostra of aulacocerids (Coleoidea) and their phylogenetic implications. Göttingen Contributions to Geosciences 77: 13-20.

LINDGREN AR & M DALY. 2007. The impact of hypervariable data and alignment criterion on the phylogeny of Decapodiformes (Mollusca: Cephalopoda). Cladistics 23: 464-476.

LINDGREN AR, G GIRIBET & MK NISHIGUCHI. 2004. A combined approach to the phylogeny of Cephalopoda (Mollusca). Cladistics 20:454-486.

NAEF A. 1921-1923. Die Cephalopoda. Fauna und des Golfes von Neapel. Monogr. 35 (1): 863 pp.

NISHIGUCHI M & R MAPES. 2008. Cephalopoda. *In*: Ponder, Winston F & D Lindberg Eds. *Phylogenies and Evolution of the Mollusca*. Dordrecht, The Netherlands: Springer. 163-199.

