

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA
FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA “ALBERTO CAZORLA TALLERÍ”



**Explorando el origen de *Argopecten purpuratus*
(Lamarck, 1819) y *Argopecten ventricosus* (G. B. Sowerby
II, 1842) en el Pacífico Este**

Maria Isabel Ruiz Ruiz

**Tesis para optar el Título profesional de
LICENCIADA EN BIOLOGÍA**

Asesor

Pedro Eduardo Romero Condori

Lima - Perú

2022

*A quienes le dedicaron un tiempo
a leer y comentar el presente trabajo de investigación*

*"The more we know, the better we realize
that our knowledge is a little island
in the midst of an ocean of ignorance".*

Theodosius Dobzhansky

**Este proyecto fue financiado por el contrato
034-2019-BM-INC.INV.**

Tabla de contenidos

1. INTRODUCCIÓN.....	1
Taxonomía e historia de los pectínidos.....	2
Distribución y hábitat de especies del género <i>Argopecten</i>	4
Historia del género <i>Argopecten</i> a partir del registro fósil	11
Filogenia y <i>tree-thinking</i>	14
Mitogenomas	20
3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	21
4. OBJETIVOS.....	23
Objetivo principal.....	23
Objetivos secundarios.....	23
5. METODOLOGÍA	23
Obtención de las secuencias genéticas.....	23
Preparación de las secuencias genéticas para el análisis filogenético	24
Análisis filogenético de secuencias mitocondriales completas	27
Análisis filogenético integrando datos fósiles con secuencias mitocondriales completas.....	29
6. RESULTADOS	34
7. DISCUSIÓN	36
La inclusión de datos fósiles de bivalvos en un análisis bayesiano repliega la edad estimada de los nodos	38
El origen del género <i>Argopecten</i> es desconocido.....	38
La presencia del género <i>Argopecten</i> en el Caribe pudo ocurrir desde al menos la transición del Eoceno al Oligoceno	40
La divergencia de <i>A. purpuratus</i> y <i>A. ventricosus</i> podría remontarse al Oligoceno tardío.....	43

La dispersión del ancestro de <i>A. purpuratus</i> en el Pacífico Sur pudo ocurrir en un amplio rango de tiempo.....	45
El ancestro común más reciente de <i>A. purpuratus</i> habría divergido en el Plioceno..	48
La historia de <i>A. ventricosus</i> podría complementar la comprensión de la distribución actual de <i>A. purpuratus</i>	53
Investigaciones futuras	54
8. CONCLUSIÓN.....	55
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	56
ANEXOS.....	76
Anexo 1 – Tablas	76
Anexo 2 – Figuras	87
Anexo 3 – Referencias Bibliográficas Suplementarias	98

Lista de Figuras

Figura 1. Morfología de un pectínido.

Figura 2. Morfología de un *Argopecten* típico.

Figura 3. Especies del género *Argopecten* que habitan en el Océano Atlántico.

Figura 4. Distribución de las especies del género *Argopecten* en el Océano Atlántico y Pacífico.

Figura 5. Especies del género *Argopecten* que habitan en el Océano Pacífico.

Figura 6. Especies del género *Argopecten* incluidas en la revisión de Waller (1969).

Figura 7. Cladogramas propuestos a partir de reconstrucciones filogenéticas previas.

Figura 8. Relaciones filogenéticas de la familia Pectinidae (Orden: Bivalvia) y el grupo externo (familias Ostreida y Arcidae) basado en genes mitocondriales a partir de clados sustentados por análisis bayesiano.

Figura 9. Edades estimadas para los nodos según los datos empleados para la reconstrucción filogenética.

Figura 10. Porción de la filogenia a partir de secuencias mitocondriales completas.

Figura 11. Porción de la filogenia obtenida mediante el modelo FBD y calibrada con fósiles.

Figura 12. Reconstrucción paleoceanográfica del Pacífico este, Caribe y Golfo de México hace 45 Ma.

Figura 13. Zona hipotética donde se pudo encontrar el ancestro común de *A. purpuratus* y *A. ventricosus*.

Figura 14. Predominio de un ambiente marino cálido en el Caribe durante el Oligoceno temprano y medio.

Figura 15. Ubicación cronoestatigráfica de la divergencia del *A. irradians*, *A. purpuratus* y *A. ventricosus*.

Figura 16. Coexistencia de ambientes marinos cálidos y fríos en el Caribe durante el fin del Oligoceno.

Figura 17. Ruta hipotética de la dispersión de los ancestros del linaje de *A. purpuratus* hacia el Pacífico Sureste y ancestros del linaje de *A. ventricosus* hacia el Pacífico Noreste.

Figura 18. Ruta hipotética de la dispersión de (los) ancestro(s) *A. purpuratus* al Pacífico sureste durante el fin del Mioceno al inicio del Pleistoceno.

Figura 19. Posible ruta de dispersión de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* respectivamente en el Pacífico Sudeste posterior al cierre del Istmo de Panamá.

Figura suplementaria 1. Hipótesis evolutiva del stock *A. gibbus*.

Figura suplementaria 2. Gráficos de distribución *a priori* de los parámetros ingresados en BEAST v2.6.5

Figura suplementaria 3. Gráficos de distribución *a posteriori* visualizados en Tracer tras la afinación del análisis bayesiano en BEAST v2.6.5

Figura suplementaria 4. Reconstrucción filogenética basada en secuencias mitocondriales completas de la familia Pectinidae y como grupo externo a la familia Arcidae y Ostreidae.

Figura suplementaria 5. Reconstrucción filogenética de especies existentes basado en datos fósiles y secuencias mitocondriales completas a partir de análisis bayesiano mediante el modelo FBD.

Figura suplementaria 6. Cambios y procesos geológicos durante el Cenozoico con gran impacto en especies de aguas superficiales.

Figura suplementaria 7. Cambios biológicos en la ocurrencia de las especies marinas durante el Cenozoico.

Lista de Tablas

Tabla 1. Descripción de las secuencias incluidas en el análisis mitogenómico.

Tabla 2. Contenido genético de los mitogenomas y características generales de los pectínidos incluidos en el análisis.

Tabla 3. Datos fósiles empleados en la reconstrucción filogenética mediante análisis bayesiano.

Tabla Suplementaria 1. Formaciones estratigráficas actualizadas de las especies empleadas en la revisión por Waller (1969).

Tabla Suplementaria 2. Grupos taxonómicos incluidos en BEAST v2.6.5.

Tabla Suplementaria 3. Mediana y rangos con un 95% de densidad de mayor probabilidad (HPD) por nodo con un valor posterior mayor a 0.9 en las reconstrucciones filogenéticas.

Tabla Suplementaria 4. Listado de fósiles incluidos de la figura 13 a la 17.

Resumen

Argopecten purpuratus y *Argopecten ventricosus* (Mollusca: Pectinidae) son las únicas especies de bivalvos del género *Argopecten* que habitan en la costa del Pacífico Este. *Argopecten ventricosus* se distribuye desde California (USA, 34.4°N) hasta Piura (Perú, 5.9°S); y *A. purpuratus*, desde Piura (5.1°S) hasta Valparaíso (Chile, 33.1°S). La evidencia fósil sugiere que ambas especies divergieron durante la transición Mio-Plioceno (6 a 4 Ma). Sin embargo, las relaciones filogenéticas entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* difieren según se analicen datos fósiles o moleculares. Por ello, reconstruimos un árbol filogenético con 20 secuencias codificantes de mitogenomas completos de la familia Pectinidae, calibrándolo con información fósil bajo el modelo *Fossilized Birth-Death Process* y utilizando un reloj molecular relajado en el programa BEAST v2.6.5. Algunas especies de las familias Arcidae y Ostreidae fueron incluidas como grupo externo. Nuestros resultados soportan la cercanía entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus*, en comparación a la especie del Atlántico *A. irradians*. Estimamos el tiempo de divergencia entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* hace aprox. 26.65 Ma. Por tanto, la fecha de divergencia de ambas especies podría ser más antigua que la estimada mediante evidencia fósil. La coexistencia de ambientes cálidos y fríos, producto de la influencia heterogénea del afloramiento, pudo favorecer la divergencia de los ancestros de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* durante el fin del Oligoceno en el Caribe. Por otro lado, estimamos que el linaje de *A. purpuratus* apareció al menos hace aprox. 3.58 Ma. La disminución progresiva de la temperatura superficial del mar en el Pacífico Sudeste pudo favorecer su adaptación a ambientes fríos durante el Plio-Pleistoceno. Posteriormente, el incremento de la variabilidad de El Niño Oscilación Sur pudo favorecer una contribuir a mantener su plasticidad ecológica, fundamental para su supervivencia en el actual Ecosistema de Humboldt.

Palabras clave: análisis bayesiano; *Argopecten purpuratus*; *Argopecten ventricosus*; fósiles; mitogenómica

Abstract

Argopecten purpuratus and *Argopecten ventricosus* (Mollusca: Pectinidae) are the only bivalve species from *Argopecten* genus that inhabit the East Pacific coast. *Argopecten ventricosus* is distributed from California (USA, 34.4°N) to Piura (Northern Peru, 5.9°S) while *A. purpuratus*, from Piura (5.1°S) to Antofagasta (Chile, 33.1°S). Fossil evidence suggests that both species diverged during the Mio-Pliocene transition (6-4 Mya). However, phylogenetic relationships between both species differ according to either fossil or molecular data. Therefore, we reconstructed a dated phylogeny with 20 complete mitogenome coding sequences from the family Pectinidae calibrated with fossil information under the Fossilized Birth-Death Process and using a relaxed molecular clock at BEAST v2.6.5. Species from Arcidae and Ostreidae were included as outgroups. Our results support the closer phylogenetic relationship between *A. purpuratus* and *A. ventricosus* compared to the Atlantic species *A. irradians*. We estimated that the divergence time between *A. purpuratus* and *A. ventricosus* was approximately 26.65 Mya. Thus, the divergence date would be older than previously proposed for both species with fossil data. Warm and cold environments coexistence, as result of a heterogeneous upwelling influence on Caribbean region, could have favoured both species divergence during the end of Oligocene. On the other hand, we estimated that the *A. purpuratus* lineage has appeared at least 3.58 Mya. The progressive sea surface temperature decrease on Plio-Pleistocene from the Southeast Pacific could have favoured its adaptation to cold environments. Subsequently, the increase on El Niño Southern Oscillation variability could have contributed to keep its ecological plasticity, essential for its survival in the current Humboldt Ecosystem.

Key words: Bayesian analysis; *Argopecten purpuratus*; *Argopecten ventricosus*; fossil; mitogenomics.

1. INTRODUCCIÓN

El Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt (HCLME, por sus siglas en inglés) está localizado frente a la costa de Perú y Chile en el sudeste del Océano Pacífico (1). Incluye al Sistema de Corrientes de Humboldt (HCS, por sus siglas en inglés) entre los 4°S a 45°S y es considerado como uno de los principales ecosistemas de afloramiento por su alta productividad (2). El HCS se subdivide según la permanencia e intensidad del afloramiento en tres regiones: norte-centro del Perú, sur del Perú a norte de Chile y centro-sur de Chile (3).

El norte del HCS, frente a la costa peruana, está caracterizado por una baja disponibilidad de oxígeno y una temperatura superficial del mar (12°C - 16°C) inferior a la media esperada para los trópicos (superior a 25°C), en gran medida producto del fenómeno del afloramiento costero (4). Es considerada la región más productiva del HCLME y genera alrededor del 10% de la captura de peces a nivel mundial (4). Asimismo, alberga uno de los seis *hotspots* de biodiversidad en el mundo: la costa centro-sur peruana (1,5).

Dentro de los invertebrados marinos que habitan el HCS, *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) representa cerca del 70% de la producción de vieiras en Latinoamérica frente a la costa peruana y chilena (6). Comparte su distribución con *A. ventricosus* (= *circularis*) (G. W. Sowerby II, 1842) entre los 5.1°S hasta los 5.9°S (7). Sin embargo, esta última no es comercializada a gran escala en Perú; mientras que, hasta el 2013, su cultivo en México contribuía al 1.5% de la producción acuícola latinoamericana (6).

Sin embargo, las relaciones filogenéticas y evolutivas entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* aún no se encuentran resueltas, ya que difieren según la aproximación con datos fósiles (8) o moleculares (9,10). Por otro lado, se ha propuesto que *A. purpuratus* podría ser un relictos de una antigua fauna tropical que habitó en las costas de Perú y Chile, dado que esta especie es favorecida durante la época de El Niño (11).

Los estudios filogenéticos con datos moleculares complementan y ayudan a resolver los estudios taxonómicos de invertebrados marinos. Añadido a ello, el contraste de estudios moleculares con descripciones morfológicas y geográficas amplían nuestra comprensión sobre su distribución. Por ejemplo, en la resolución de las relaciones filogenéticas de las vieiras *Austrochlamys natans* y *Zygochlamys patagonica* dentro de

las subfamilias Chlamydini y Palliolini, respectivamente. Este estudio también confirma la simpatria de ambas especies en el sur de Chile (12).

Más aún, la inclusión de datos fósiles en las reconstrucciones filogenéticas permite calibrar y estimar fechas de divergencia de un clado con respecto a otros grupos taxonómicos con el fin de proponer y/o evaluar hipótesis sobre su coevolución o diversificación (13). Por tanto, la presente investigación busca examinar la historia del género *Argopecten* y resolver la posición filogenética de *A. ventricosus* y *A. purpuratus* dentro de este grupo taxonómico integrando datos fósiles con moleculares mediante análisis bayesiano. De esa manera, busca aportar a la comprensión del origen de la biodiversidad marina en el HCLME.

Taxonomía e historia de los pectínidos

Los moluscos resaltan por ser el grupo más diverso luego de los artrópodos (14) dada su gran variedad de formas, comportamiento, y presencia en ambientes marinos, dulceacuícolas y terrestres (15). Añadido a ello, su extenso registro fósil permite evaluar hipótesis en estudios evolutivos (16). Hoy en día, los bivalvos cumplen un rol fundamental para el mantenimiento de ecosistemas bentónicos al ser organismos filtradores, participar en el ciclo de nutrientes y modificar el hábitat donde se asientan (17). Además, representan alrededor del 14% de la producción total de especies marinas para el consumo humano en el mundo (18). Muchas de estas especies pertenecen a la familia Pectinidae conocidas comúnmente como almejas, conchas, vieiras, o, en inglés, *scallops* (19).

Los pectínidos habitan en diversos ambientes marinos cercanos a la costa, principalmente en aguas superficiales, y algunos, en zonas abisales (20,21). Su comportamiento varía según su estilo de vida adulta que puede ser sésil, semi-sésil o libre (20), mientras que durante su etapa larval están sujetos a las corrientes superficiales y giros marinos, aunque algunas especies son capaces de nadar activamente en la columna de agua y mantenerse en lugares óptimos para su desarrollo a la adultez (22,23). Este grupo apareció aproximadamente hace 250 millones de años (Ma), fecha estimada en base a datos fósiles y moleculares (10,24).

La morfología de los pectínidos se diferencia del resto de bivalvos por la presencia de un sistema de ligamento en bisagra diferenciado que conecta ambas valvas, así como, la presencia del *ctenolium* (**Figura 1**). Este último, es exclusivo para la familia Pectinidae y está presente durante su etapa larval, mas no necesariamente durante su etapa adulta. El *ctenolium* está conformado por una hilera de dentículos en forma de gancho a lo largo de la muesca para el biso (21). La forma de las aurículas y la muesca para el biso no son determinantes de un comportamiento exclusivo para un pectínido. No obstante, una marcada asimetría en el tamaño y forma de las aurículas, son características particulares para aquellos pectínidos que se encuentren frecuentemente adheridos a sustratos (21).

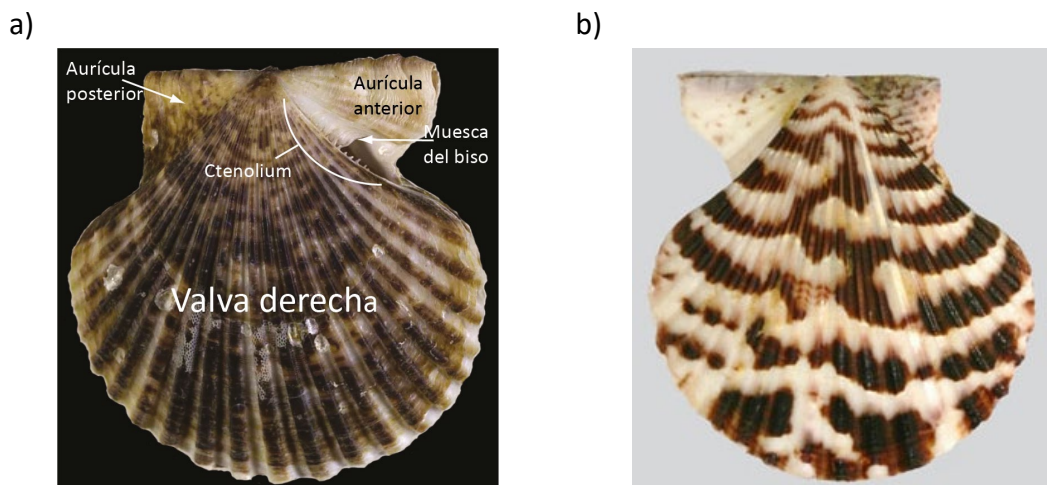


Figura 1. Caracteres morfológicos externos de *Volachlamys tranquebarica*, típicos de la familia Pectinidae. a) Valva derecha, tamaño usual de 35 mm. Adaptado y traducido de (21). b) Valva izquierda, (NMR 51205) de Tailandia, recuperada de WORMS.

Se han propuesto diversos esquemas de clasificación filogenética para la familia Pectinidae, ya que la topología varía según los caracteres o genes seleccionados para la reconstrucción filogenética (10,24). No obstante, la identificación y clasificación por medio de los caracteres morfológicos externos, tanto en especímenes fósiles como actuales, puede estar sujeto a errores, ya que, la morfología de las valvas puede converger según el comportamiento (ej. nadar, enterrarse, adherirse a la roca, etc.) de algunas especies, así como, la erosión producida sobre las valvas por el ambiente marino (20,24).

Distribución y hábitat de especies del género *Argopecten*

El género *Argopecten* pertenece a la familia Pectinidae (Clase Bivalvia). Está compuesto por seis especies existentes y al menos 11 especies extintas (8,25). Se caracteriza por integrar especies con un amplio polimorfismo en la coloración de las conchas (26,27). Morfológicamente se diferencian por los flancos de disco y los márgenes de las aurículas marcados y una muesca para el biso profunda con el *ctenolium* presente a lo largo de su ontogenia (**Figura 2**). Una descripción taxonómica más detallada se encuentra en Waller (8).

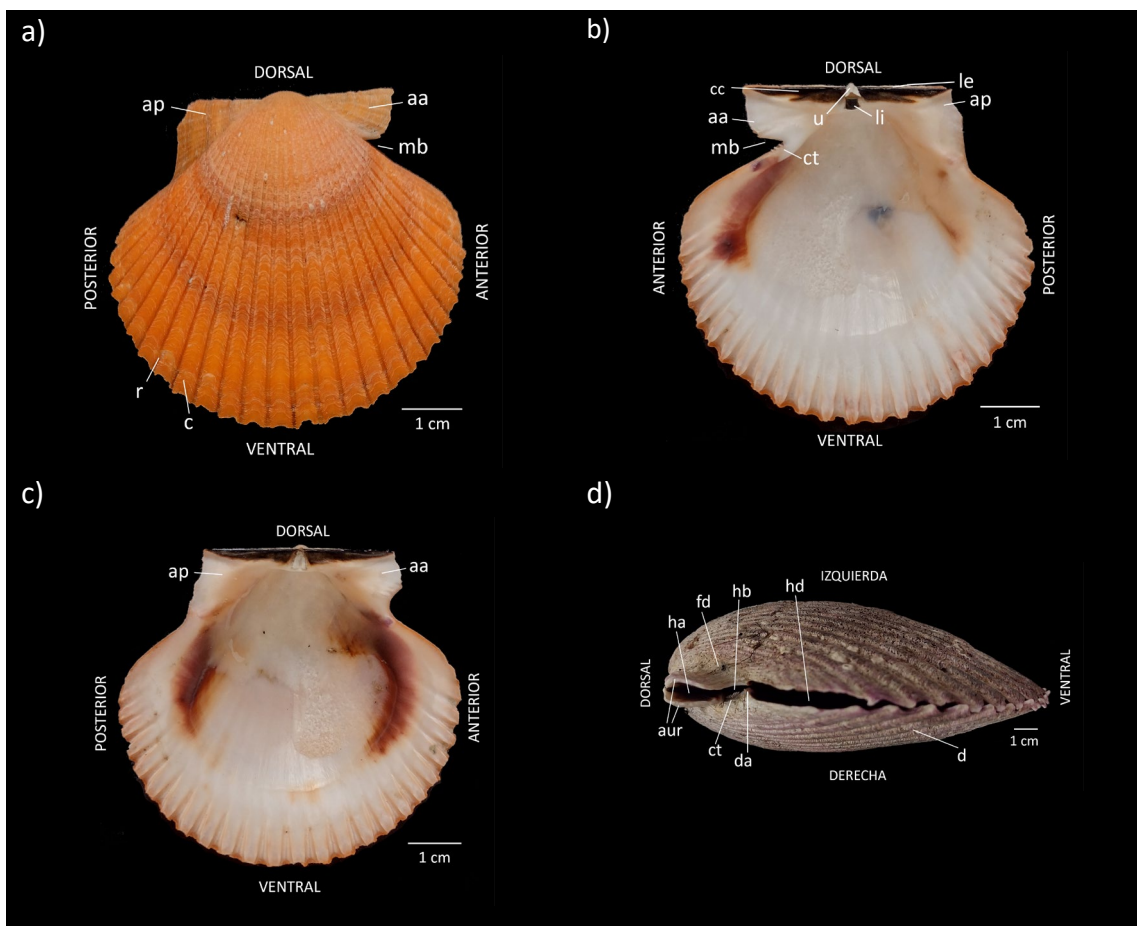


Figura 2. Características morfológicas de un *Argopecten* típico señaladas en *Argopecten purpuratus*. a) Valva derecha vista externa, b) valva derecha vista interna, c) valva izquierda vista interna y d) vista posterior. Aurículas (aur), aurícula anterior (aa), aurícula posterior (ap), cardinal crura (cc), costillas radiales (c), ctenolium (ct), dentículas de las aurículas (da), hendidura auricular (ha), hendidura del biso (hb), discos o valvas (d), flancos de disco (fd), hendidura del disco (hd), ligamento interno (li), ligamento externo (le), muesca del biso (mb), radios (r), umbo (u). Identificación a partir de Waller (8). Fotografías propias.

Especies del género Argopecten en el Océano Atlántico

Las especies que habitan en el Océano Atlántico son *Argopecten irradians* (Lamarck, 1819), vieira de la bahía del Atlántico, y subespecies; *Argopecten gibbus* (Linnaeus, 1758), vieira calicó del Atlántico; *Argopecten nucleus* (Born, 1778), vieira del Caribe, y *Argopecten lineolaris* (Lamarck, 1819), vieira rayada (**Figura 3**). Las especies atlánticas comparten ocurrencia en el Golfo de México y el Mar Caribe (28). Por un lado, *A. irradians* y subespecies habitan desde esta región hacia y el norte y se puede extender hasta Nova Scotia (Canadá), mientras que las otras tres especies atlánticas habitan hacia el sur hasta la costa norte de Brasil (28).

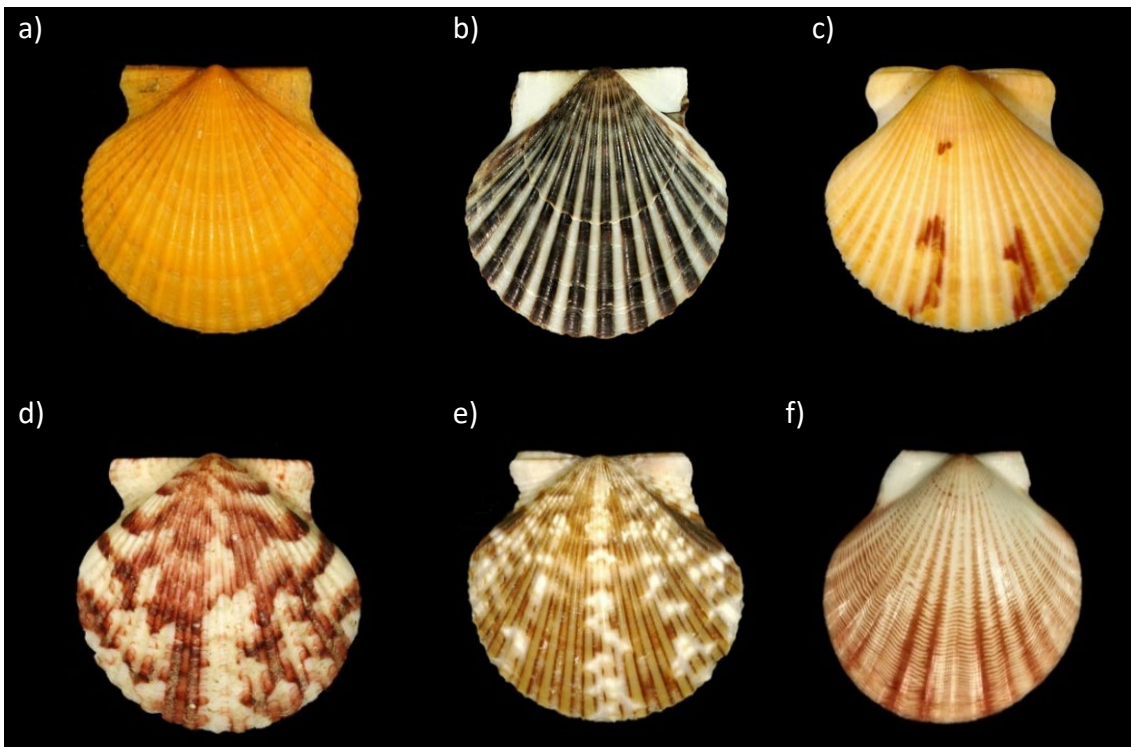


Figura 3. Especies del género *Argopecten* que habitan en el Océano Atlántico. a) *A. irradians* (= *irradians irradians*) (NMR 17780) de Cape Cod (Massachussets, Estados Unidos), tamaño usual es de 60 mm, b) *A. irradians amplicostatus* (NMR 92183) de Long Island (Nueva York, Estados Unidos), tamaño actual es de 40 mm, c) *A. irradians concentricus* (NMR 62640) de Gral Villamil (Guayas, Ecuador), tamaño actual es de 43 mm, d) *A. gibbus* (NMR 17506) de Cabo Cañaveral (Florida, Estados Unidos), tamaño usual es de 60 mm, e) *A. nucleus* (NMR 18376) Bahía Biscayne (Florida, Estados Unidos), tamaño actual de 30 mm, f) *A. lineolaris* (NMR 92951) de la Bahía de Portobello (Colón, Panamá), tamaño actual 41 mm. Imágenes recuperadas a partir de la base de datos WORMS, atribuidas a la colección del Museo de Historia Natural de Rotterdam (Países Bajos). Imágenes referenciales, no se encuentran a escala.

Argopecten irradians amplicostatus (Dall, 1898) se distribuye desde Texas (Golfo de México, Estados Unidos) hasta la costa colombiana del Atlántico; *Argopecten irradians concentricus* (Say, 1822), sinónimo aceptado de *A. irradians taylorae*, desde Nueva Jersey (costa este, Estados Unidos) a Yucatán (México) y *Argopecten irradians irradians* (Lamarck, 1819) desde Nova Scotia (Canáda) a Cuba (**Figura 4**). Todas ellas, habitan en aguas superficiales superior a los 80 metros de profundidad, sobre sustratos suaves como lodo, arena y arcilla (28).

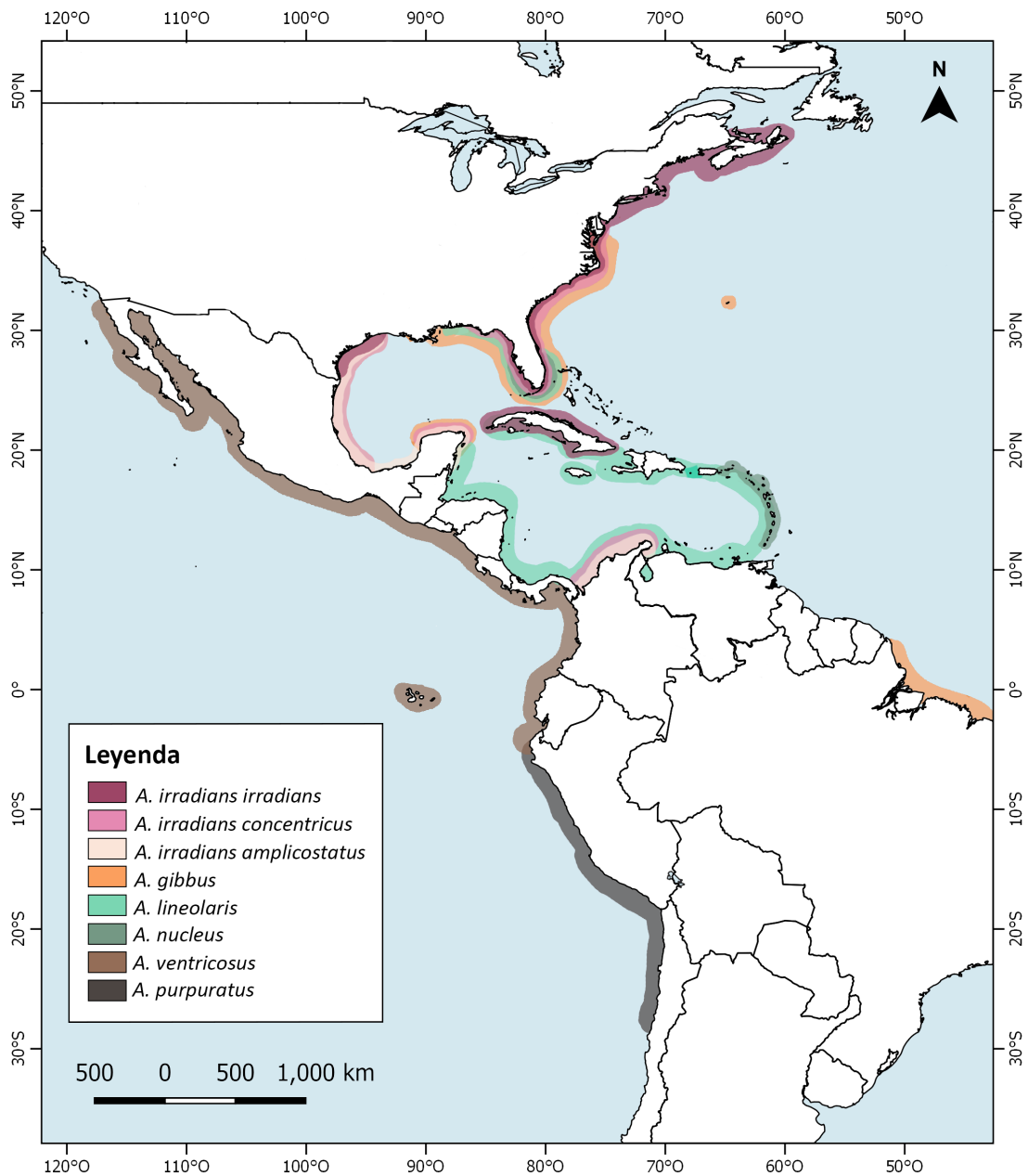


Figura 4. Distribución de las especies del género *Argopecten* en el Océano Atlántico y Pacífico. Elaborado a partir de Turgeon (7) y Mendo (28).

Argopecten gibbus se distribuye desde el estado de Maryland (costa este, Estados Unidos) hasta Brasil. Mientras que, *A. nucleus* y *A. lineolaris* se distribuyen desde el sur de Florida hasta las indias Occidentales (islas del Caribe, Antillas y Bahamas) (**Figura 4**). Las tres especies habitan en aguas superficiales, hasta los 20 y 90 metros, respectivamente. No obstante, *A. gibbus* puede encontrarse hasta los 366 metros de profundidad, mientras que *A. nucleus*, hasta los 26 metros de profundidad. Ambas especies se encuentran sobre sustratos suaves, así como sobre algas marinas (28).

La clasificación de las subespecies de *A. irradians* se sustenta en la morfología de la concha (8,29). Se encontró una relación entre algunas características morfológicas según su origen geográfico con la expresión a nivel genético (30). Posteriormente, se confirmó que había una mayor diferenciación genética entre las poblaciones de *A. irradians* del noroeste de Estados Unidos con respecto a las del Golfo de México (31). Añadido a ello, la tolerancia a la temperatura también difiere acorde al origen geográfico de la subespecie, ya que, *A. irradians irradians* se adecúa mejor a ambientes fríos en comparación a *A. irradians concentricus* (32).

Las otras tres especies (*A. gibbus*, *A. nucleus* y *A. lineolaris*) se diferencian por la forma y márgenes de las valvas, la profundidad del biso y la distinción de los flancos de disco. Particularmente, *A. gibbus* no presenta *ctenolium* durante la adultez. Por otro lado, *A. nucleus* presenta un grado y naturaleza de coloración distinta a la de *A. irradians* y un mayor número de patrones blancos con respecto a *A. irradians concentricus* (8). *Argopecten lineolaris* se diferencia por la superficie de las valvas (33). Una descripción taxonómica más detallada de las especies mencionadas se encuentra en Waller (8).

Importancia económica de las especies del género Argopecten en el Océano Atlántico

La colecta y producción mediante acuicultura de las subespecies de *A. irradians* en Estados Unidos y México varía según la estacionalidad (34,35). Por un lado, la producción ha disminuido por factores antropogénicos como la sobre extracción, eutrofización y contaminación de su hábitat, por ejemplo, en el Golfo de la Costa de Florida (34) y Nueva Jersey (36). A inicios de los 2000s, se inició estrategias de restauración de las zonas donde anteriormente eran encontradas *A. irradians* en Florida

(37) y Nueva York (38), logrando incrementar la población. Sin embargo, para la presente revisión bibliográfica, no se han encontrado estudios genético poblacionales, con una antigüedad menor a 5 años, para esta especie y sus subespecies.

Por otro lado, subespecies de *A. irradians* fueron introducidas en China para el cultivo acuícola durante los 80s-90s y, actualmente, representa una de las especies más importantes para su economía. Se ha hibridizado entre las subespecies de *A. irradians* y también con *A. purpuratus* para mejorar el rendimiento de la producción y características comerciales como el tamaño o el valor nutricional (39).

Argopecten gibbus fue una especie importante para la economía del sureste estadounidense hasta su declive entre los años 80s-90s por sobre extracción del recurso (40). Actualmente, se encuentra a esta especie alrededor de los 40 metros de profundidad pero no alcanzan el tamaño mínimo para su comercialización (40). Recientemente, se ha virado a experimentar con el cultivo de *A. nucleus* en centros de cultivo acuícola para aumentar su producción, ya que el mayor problema con esta especie es la poca disponibilidad de semilla en el medio natural (41). Finalmente, *A. lineolaris* es una especie registrada en el Golfo de México (28), no obstante, no se tienen datos sobre su extracción o conservación.

Especies del género Argopecten encontradas en el Océano Pacífico

Solo dos especies extantes se ubican frente a la costa del Océano Pacífico: *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819), concha de abanico, y *Argopecten ventricosus* (=circularis) (G. W. Sowerby II, 1842), vieira calicó del Pacífico (**Figura 5**) (7). La primera se distribuye desde Sechura (Perú, 5.1°S) hasta Valparaíso (Chile, 33.1°S), habita en la zona nerítica, entre los 5 a 40 metros de profundidad, ocurriendo en sustratos rocoso, arenoso o arenoso-fangoso correspondiente a bahías, islas o islotes en bancos naturales (7).

Mientras que, *A. ventricosus* (=circularis) se distribuye desde California (USA, 33.4°N) hasta Bayóvar (Perú, 5.9°S) [ver Coan y Valentich-Scott (2012) en Mendo (7)] entre los 1.5 m a 136.5 m de profundidad en fondos rocosos, arenosos, arenosos-fangosos, lodo o asociado con algas pardas, coralines o gorgonias [ver Grau (1959, p. 100) en Waller (8)].

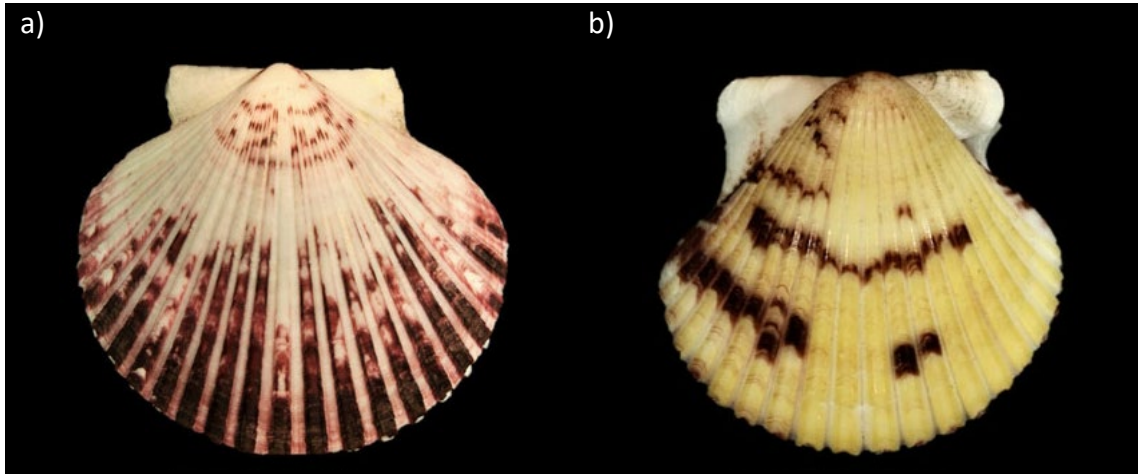


Figura 5. Especies del género *Argopecten* que habitan el Océano Pacífico. a) *Argopecten purpuratus* (NMR 93330) de Mejillones (Antofagasta, Chile), tamaño actual 85 mm y b) *Argopecten ventricosus (=circularis)* (NMR 93331) de Gauyas (Salinas, Ecuador), tamaño real 32 mm. Imágenes recuperadas a partir de la base de datos WORMS, atribuidas a la colección del Museo de Historia Natural de Rotterdam (Países Bajos). Imágenes referenciales, no se encuentran a escala.

Ocasionalmente *A. ventricosus* era encontrada hasta la Bahía de Monterrey (36.8°N) en California (USA) [ver McLean et al (1978) en Haaker (42)], sin embargo, se ha descrito su desaparición frente a California desde los 80s atribuido a la sobre extracción (42). Sin embargo, tampoco se ha reevaluado el estado de las poblaciones de *A. ventricosus* en Estados Unidos.

El uso de denominaciones sinónimas de *A. ventricosus* representa un problema para la integración de su distribución con el registro fósil de esta especie en la actualidad. Por ejemplo, *Argopecten circularis* (Sowerby I, 1835) también es un sinónimo en desuso de *A. irradians concentricus* (Say, 1822) [ver Waller (1995) en Montes-Iturrizaga (43)], reconocida como una subespecie de *A. irradians* que habita actualmente en el Atlántico Oeste (28). A su vez, *Pecten circularis* (Sowerby I, 1835) también es el sinónimo de *A. i. concentricus* en la costa del Pacífico y esa denominación era utilizada para su identificación en el registro fósil antes de los años noventa (44–46). Mientras que *Pecten ventricosus* (Sowerby II, 1842), también sinónimo de *A. ventricosus*, ha sido empleado en el registro fósil de Panamá (47) y Ecuador (48), así como en California (49,50).

Importancia de las especies del género Argopecten en el Océano Pacífico

Tanto *A. purpuratus* como *A. ventricosus* son especies comercializadas internacionalmente. Siendo la primera, el molusco con mayor producción y desembarco pesquero en el Perú (51). Hasta el 2013, *A. purpuratus* representaba el 68.2% de la producción latinoamericana, mientras que *A. ventricosus* el 1.5% (6), siendo la tendencia actual al incremento en la producción de moluscos por medio del cultivo acuícola (5,52). Sin embargo, se sabe poco acerca de la historia biogeográfica de ambas especies (53,54), siendo importante para comprender su distribución actual (55) y ecofisiología (56), así como, maximizar el aprovechamiento de los servicios naturales (ej. producción acuícola) de esta especie para el bienestar de la humanidad (57).

La mayoría de los estudios de *A. purpuratus* se han centrado en su monitoreo y análisis de su genética poblacional (54,58). Con ello, se ha propuesto que el flujo génico de Perú a Chile se mantiene por el ingreso de aguas cálidas a la costa peruana, durante el Fenómeno de El Niño (54,59). Más aún, esta especie se ve favorecida durante la ocurrencia de este fenómeno por un efecto conjunto del incremento del oxígeno disuelto, disponibilidad de alimento y disminución de depredadores (60,61).

La dinámica de desplazamiento de las larvas de *A. purpuratus* también se encuentra en investigación. Se ha determinado que en la costa norte tanto la Bahía de Sechura como la Isla Lobos de Tierra estarían conectadas y funcionarían como reservorios (62), mas se desconoce el rol de los otros sitios de asentamiento de esta especie. En contraste, durante la etapa juvenil y adulta posee un estilo de vida semi-sésil, con la capacidad de escapar ante la presencia de sus depredadores como *Octopus mimus*, *Thais chocolate*, *Cancer porteri*, entre otras (7,63).

La reproducción de *A. purpuratus* es continúa durante todo el año con picos de desove estacionales según su ubicación (7). Las larvas permanecen como zooplancton entre 20 a 26 días en periodos cálidos, pudiendo extenderse a 38 días en periodos fríos, antes de su asentamiento (64). La madurez la alcanza cuando mide 25 mm, pudiendo alcanzar 90 a 140 mm en el periodo de 1 a 2 años dependiendo de la temperatura superficial del mar (7). Además, durante su madurez reproductiva es más susceptible ante la hipoxia y el aumento drástico de la temperatura (65). Por otro lado, el crecimiento de los juveniles de esta especie no se ve afectado por un amplio rango de

temperatura (10°C – 18°C) (66). No obstante, se desconoce si cambios extremos en su ambiente afectaría el asentamiento de sus larvas.

Argopecten ventricosus cuenta con un mayor número de estudios genético poblacional (67) y fisiológicos (68) en Baja California (México), así como en Panamá (69) enfocados en el cultivo en acuicultura. Su distribución en la columna de agua está limitada por la temperatura, soportando hasta 16°C en zonas profundas de la Bahía de Magdalena (Baja California Sur) (70). En contraste, la temperatura superficial media de esta Bahía oscila entre 20°C a 29°C según la temporada (71). Presenta dos picos de desove al año (72), mas no se ha encontrado una relación entre su ciclo reproductivo y factores ambientales (ej. temperatura) (73). En contraste, su fisiología indica que es una especie oportunista según la disponibilidad de alimento (73).

El asentamiento de las larvas de *A. ventricosus* es favorecido por la presencia de algas rodolitas (74), pero también puede asentarse en otras superficies que sirvan como estructura de arrecife [ver Prescott et. al. (75)]. Alcanza el estadio juvenil entre los 25 a 27 días en cautiverio (76); mientras que, la adultez, en al menos 6 meses con un tamaño alrededor de 40 mm en cultivos de suspensión (71). No obstante, en su ambiente puede tardar entre 8 meses a 1 año para alcanzar la madurez (73).

En contraste, no se ha investigado la influencia de las condiciones marinas sobre la distribución, comportamiento ni ecología de *A. ventricosus* en la costa peruana. Ambas especies cohabitan entre los 5.1°S y 5.9°S del departamento de Piura (Perú), dentro del límite norte del HCS (7), siendo una oportunidad para estudios de simpatria (77), así como, estudios de genómica o fisiología comparativa sobre la respuesta de ambas especies ante las diferentes condiciones entre el Pacífico Tropical Este y el norte del HCS.

Historia del género *Argopecten* a partir del registro fósil

Waller (8) propuso las relaciones evolutivas para el stock de *A. gibbus* -referencia colectiva al género *Argopecten* y sus ancestros fósiles- a partir de la revisión conjunta de los caracteres morfológicos y la ecología de las especies que conformaban el stock hasta la fecha de su publicación. Los fósiles más antiguos se ubicaban en el Mioceno Tardío, mientras que, los fósiles de las especies existentes (*A. gibbus*, *A. nucleus*, *A. irradians*, *A. ventricosus* y *A. purpuratus*) fueron asignados desde el Pleistoceno al Holoceno y solo

para *A. ventricosus*, desde el Plioceno a la actualidad (ver barras naranjas en la **Figura 6**) (8,78).

La edad de los fósiles incluidos en la revisión de Waller (8) se asignó a partir de su respectiva unidad estratigráfica de origen. Sin embargo, al ser una datación relativa, la edad estimada de la roca puede reajustarse por el hallazgo de fósiles más antiguos o recientes en otras formaciones geológicas, así como la datación absoluta de rocas asociadas a la unidad estratigráfica (79). Por ejemplo, *A. anteampliocostatus* correspondía al Mioceno Tardío según la edad de la Formación *Pinecrest Beds*. Sin embargo, otro estudio señala que la edad más antigua para esta formación es 3.2 Ma (80), ubicado en el Plioceno Medio, y por tanto, la edad estimada del fósil sería más reciente.

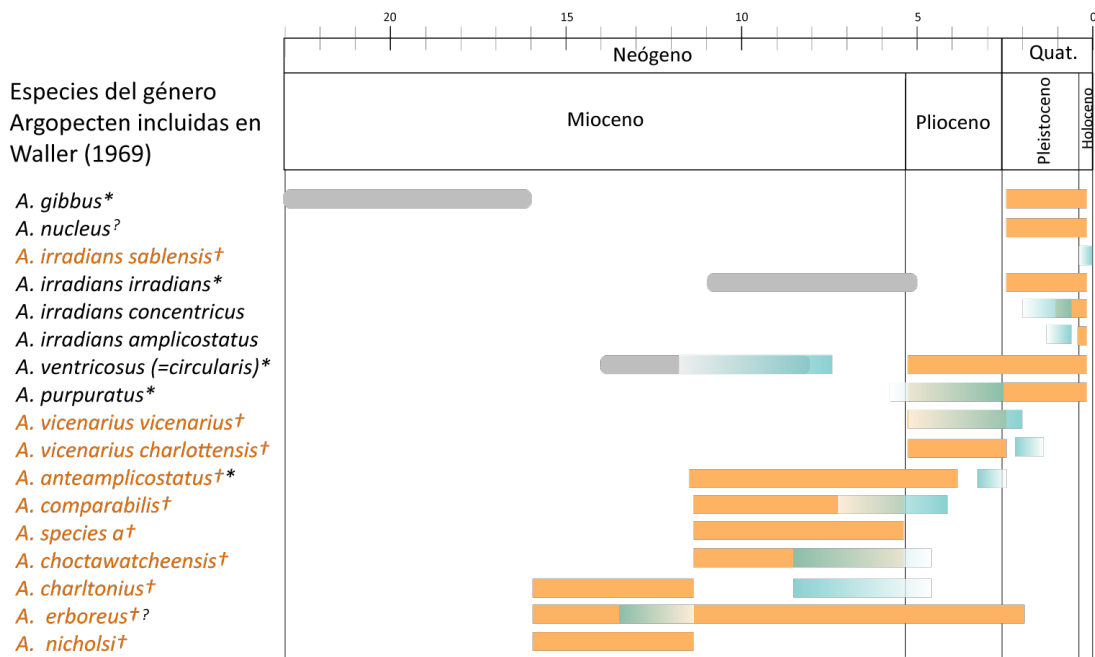


Figura 6. Especies del género *Argopecten* incluidas en la revisión de (8) ubicadas en el tiempo geológico actual. Las barras naranjas indican la edad estimada para cada fósil en Waller (8) según el registro estratigráfico. Las barras verdes indican la edad actualizada de cada uno de estos registros, el extremo más claro indica la incertidumbre en el límite de la edad más antigua o reciente en cada caso. Las referencias bibliográficas para actualizar la edad de cada grupo estratigráfico se encuentran en la **Tabla Suplementaria 1**. Las barras grises indican la edad estimada de los fósiles más antiguos para cada especie disponible en el Paleodatabase. †Fósiles (resaltados en naranja). *Especies registradas en la Paleodatabase e incluyen datos fósiles. ?Especies registradas en la Paleodatabase, pero no cuentan con datos fósiles.

Las edades de las unidades estratigráficas actualizadas discrepan de las empleadas por Waller (8). *A. ventricosus* sería al menos 10 Ma más antigua (**Tabla Suplementaria 1**), y por ello, pertenecería al Mioceno Medio. En otros casos, la edad estimada sería más reciente como en las especies extintas *A. anteamplicostatus* y *A. charltonious* donde la primera dataría del Plioceno, mientras que la segunda, corresponderían al fin del Mioceno. La revisión completa y comparación entre la revisión de Waller (8) y Ochoa (comunicación por correo electrónico entre Ochoa D y la autora, 2022, no referenciado) se encuentra en la **Tabla Suplementaria 1**. De manera resumida, se puede visualizar en la **Figura 6**.

Hipótesis evolutiva del stock A. gibbus

La aparición del stock *A. gibbus* se estima al menos hace ~18 Ma y podría haberse desarrollado a partir de grupos de pectínidos presentes entre el Oligoceno (30 Ma – 23.03 Ma) y el Mioceno Temprano (23.03 – 15.95 Ma) entre el Golfo de México y el Caribe (8). Asimismo, Waller (8) propone que el stock *A. gibbus* pudo ser un grupo monofilético hasta hace 8 u 6 Ma (Mioceno Tardío), cuando inició su diversificación a partir de *A. comparilis* (**Figura Suplementaria 1a**). Sin embargo, cuando se reajusta la cronología, el inicio de esta diversificación podría ser al menos desde hace 6 Ma a 4 Ma o aún más reciente (**Figura Suplementaria 1b**).

Según Waller (1969), *A. comparillis* se habría encontrado tanto en el Pacífico como en el Atlántico siendo el ancestro de *A. ventricosus*, así como, de *A. amplicostatus* y *A. viscenarius*. Mientras que *A. amplicostatus* sería el ancestro del actual *A. irradians*. Por otro lado, *A. viscenarius* se habría encontrado también de manera continua a través de pasajes entre el Atlántico y el Pacífico. La divergencia de *A. viscenarius* en los ancestros de *A. purpuratus* y las actuales especies del Atlántico (*A. gibbus* y *A. nucleus*) coincidiría con la aparición de una barrera geográfica entre el Océano Atlántico, Golfo de México y el Caribe con el Océano Pacífico después del Mioceno (~6 Ma) según Waller (8). Por tanto, *A. purpuratus* se encontraría más cercanamente relacionada a las especies del Atlántico que con *A. ventricosus*. Siendo esta última la única especie originada en el Pacífico según la hipótesis de Waller (**Figura Suplementaria 1a**) (8).

La barrera geográfica entre el Océano Atlántico, Golfo de México y el Caribe con el Océano Pacífico, propuesta en la hipótesis de Waller (8), con respecto a la separación de *A. purpuratus* y las otras especies del Atlántico (*A. gibbus* y *A. nucleus*), es imprecisa ya que abarca un región geográfica conectada por medio de pasajes al menos hasta hace 3 Ma (81). No obstante, reconstrucciones filogenéticas incorporando datos fósiles y moleculares de especies que habitan las costas centroamericanas del Pacífico y Atlántico sustentan la divergencia de especies marinas en pulsos de vicarianza o dispersión entre 23 Ma y 20 Ma, así como entre los 6 Ma y 8 Ma (82), acorde a la hipótesis de Waller (8).

En contraste, al reajustar las edades empleadas por Waller (8), la barrera propuesta podría haber surgido durante o posterior al Plioceno (**Figura Suplementaria 1b**) y coincidiría con el cierre definitivo del Istmo de Panamá (~3 Ma) (81). Mientras que, la edad ajustada para la separación de *A. ventricosus* y especies del Atlántico (*A. purpuratus*, *A. gibbus* y *A. nucleus*) se mantendría similar a la propuesta por Waller (8), alrededor de ~6 Ma.

Por otro lado, el registro fósil más antiguo del género *Argopecten* data entre 47 y 41 Ma en la zona de Baja California (México) (83), lo que podría indicar un origen más antiguo para este grupo que el propuesta por Waller (8). Además, el hallazgo de nuevos fósiles del género *Argopecten* datadas en el Oligoceno [ej. (84,85)], Mioceno y Plioceno [ej. (33)] podrían cambiar las relaciones filogenéticas dentro de la hipótesis evolutiva del stock *A. gibbus* propuesta por Waller (8). Particularmente, fósiles más antiguos de las especies existentes como *A. gibbus* (23.03 - 15.97 Ma) (86), *A. irradians* (11.61 – 5.33 Ma) (87) y *A. ventricosus* (14 – 8 Ma) (ver **Figura 6** – barras grises) (46), podría sugerir una divergencia más antigua de las especies mencionadas, con respecto a *A. purpuratus*, que la propuesta por Waller (8).

En suma, surge la oportunidad de reevaluar las relaciones evolutivas dentro de este género con la incorporación de nuevos registros y análisis bioinformáticos con mayor precisión para las reconstrucciones filogenéticas.

Filogenia y *tree-thinking*

La observación y comparación de caracteres es el punto de inicio para la inferencia de las relaciones evolutivas entre las especies. Estos son rasgos heredables, distinguibles

y compartidos por la mayoría de los representantes de un grupo taxonómico (88). Los caracteres pueden ser características morfológicas, anatómicas, secuencias genéticas o incluso patrones de comportamiento (89). No necesariamente son monomórficos (88), es decir, pueden presentar variaciones discretas (ej. presencia o ausencia de *ctenolium* en bivalvos) o continuas (ej. tamaño de los pectínidos) (21).

El principio de ancestría común es la base para reconstruir las relaciones evolutivas entre las especies, ya que permite establecer las relaciones entre los grupos. Se fundamenta en que las especies se pueden encontrar relacionadas entre sí en algún punto de su historia evolutiva. Por tanto, aquellos caracteres compartidos son producto de la herencia a partir de un ancestro común y estos grupos se encontrarían más cercanamente relacionados. Estos caracteres pueden mantenerse durante sus etapas embrionarias o a lo largo de toda su vida (90).

Un árbol filogenético o filogenia representa una hipótesis sobre las relaciones evolutivas de diferentes individuos o especies (89) agrupadas en base a la similitud de sus caracteres. La topología se asemeja a un árbol donde cada grupo taxonómico se aloja en los extremos de las ramificaciones. Esta dependerá de la cantidad de especies incluidas para la agrupación, los caracteres seleccionados y la metodología escogida para las agrupaciones (91).

Dentro de una filogenia, la unión de dos ramas en un nodo representa el punto de divergencia del ancestro común de las especies o grupos taxonómicos en los extremos de las ramificaciones. Los nodos terminales e intermedios se diferencian en el tipo de ramificaciones que unen. Los primeros unen los extremos de las ramificaciones con las ramificaciones internas, mientras que los segundos unen ramificaciones internas (91). El nodo que vincula al grupo interno y externo se encuentra en la base del árbol y representa al ancestro común más reciente de ambos grupos (91).

La interpretación básica de los árboles filogenéticos es similar e indistinta de la metodología empleada para elaborar una filogenia. La clave se encuentra en la comprensión de las partes que componen un árbol. Por ejemplo, si A, B, C, D y E son taxones de un árbol filogenético, donde A y B se encuentran unidos a un nodo externo y el clado A-B está unido mediante un nodo interno con C y D, y a su vez, el clado A-B-C-D está unido mediante un nodo interno a E, al cambiar de posición las ramas, estas

mantendrán la topología descrita, ya que cada taxón seguirá unido al mismo nodo (**Figura 8**) (91).

Un grupo externo (del inglés, *outgroup*) representa a un taxon que divergió temprano en la historia evolutiva de los grupos comparados. Por medio de su inclusión, se puede enraizar el árbol filogenético, ya que permite establecer los cambios ocurridos a lo largo del tiempo entre los grupos taxonómicos. La cercanía del grupo externo influye en la topología del árbol, por tanto, en la reconstrucción de su historia evolutiva (89). Por ejemplo, mientras más cercano sea el grupo externo, la filogenia tendrá un mejor soporte y será más informativa (92). En contraste, si está muy distante, puede agruparse con cualquier taxon (92) y, por tanto, el grupo interno no será monofilético y complicará la interpretación de las relaciones evolutivas (93).

En resumen, una filogenia representa líneas de descendencia con numerosas generaciones por cada rama a lo largo del tiempo. En cada una de las ramas, acumulan cambios al azar según el carácter en estudio, hasta un punto donde las poblaciones se encuentran aisladas iniciando la divergencia de estas y es representado como un nodo (94).

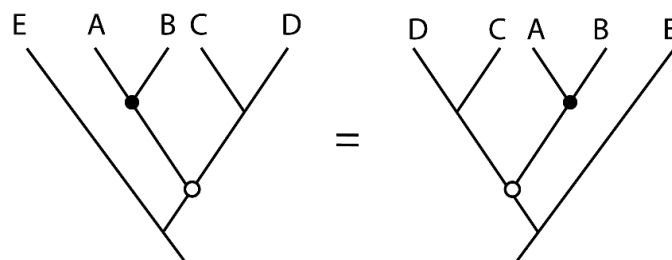


Figura 8. Representación de un árbol filogenético enraizado con el taxon E con topologías equivalentes (derecha e izquierda). A, B, C y D representan a los taxones a inferir las relaciones de cercanía. El nodo externo se encuentra representado por un círculo negro y el nodo interno por un círculo blanco.

Filogenias a partir de datos moleculares

Mediante la reconstrucción filogenética se pueden resolver o identificar conflictos en las relaciones evolutivas dentro de un clado al comparar con otros estudios que incorporen datos morfológicos o un mayor número de secuencias moleculares. Por ejemplo, el estudio de Irrisari et. al. (95) contribuye a resolver la posición de

Callachitonidae (Clase: Polyplacophora) como grupo hermano de Chitonida, necesaria para establecer las sinapomorfias de cada grupo (95).

Los cambios o mutaciones en las secuencias genéticas se limitan a cuatro nucleótidos (adenina, timina, citosina y guanina), a diferencia de los caracteres morfológicos donde el número de polimorfismos está sujeto a la evaluación de cada investigador (96,97). Además, cada secuencia genética alberga entre cientos a miles de caracteres informativos para la reconstrucción filogenética (97), siendo el número de diferencias al comparar dos o más secuencias de ADN la manera más sencilla para estimar la distancia genética entre individuos o especies (98).

Con el aumento de secuencias genéticas disponibles por especie en la base de datos GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) y la incorporación de modelos probabilísticos en los programas bioinformáticos para la reconstrucción filogenética, como la inferencia bayesiana (99), es posible realizar análisis para comparar hipótesis evolutivas, biogeográficas y/o filogenéticas propuestas mediante datos fósiles o caracteres morfológicos y contrastarlas con hipótesis obtenidas a partir de datos moleculares (95,100). Añadido a ello, nos permite determinar las limitaciones y aspectos a incluir para el desarrollo de experimentales o el minado de los datos (101,102).

Reconstrucciones filogenéticas con inferencia bayesiana

La inferencia bayesiana es una aproximación probabilística aplicada en la reconstrucción filogenética para soportar estadísticamente el cambio evolutivo entre las especies analizadas (93). La principal ventaja de este método es la estimación de parámetros desconocidos, según una distribución de probabilidades, a partir de modelos *a priori* establecidos por el investigador. Más aún, los modelos pueden ajustarse según la convergencia de los resultados *a posteriori* para mejorar la estimación de la filogenia (103). Los principales modelos a incorporar *a priori* son el modelo de sustitución nucleotídica, el modelo de reloj molecular y el modelo para el proceso de la ramificación del árbol (104).

Un modelo de sustitución nucleotídica considera la tasa de cambio de las bases que componen la secuencia según su frecuencia y naturaleza química (105). Por ejemplo, el modelo General Time-Reversal (GTR) incorpora tasas de transición ($A \leftrightarrow G$, $C \leftrightarrow T$) y

transversión ($A \leftrightarrow C$, $A \leftrightarrow T$, $G \leftrightarrow T$), frecuencia de la ocurrencia de cada base por posición en la secuencia genética y el número de sustituciones por unidad de tiempo (106). Sin embargo, la variación de las tasas de sustitución a lo largo de la secuencia genética no es necesariamente homogénea, por lo que esta cualidad de heterogeneidad es modelada por medio de variables aleatorias a partir de una distribución continua (106), una de las más utilizadas es la distribución gamma (Γ) (107).

La tasa de evolución (*rate of evolution* o *evolutionary rate*, en inglés) molecular representa el número de mutaciones, predominantes al menos a nivel poblacional, por unidad de tiempo (ej. años, miles o millones de años) (108). El modelo de reloj molecular describe la variación de esta tasa en cada una de las ramificaciones de la reconstrucción filogenética (109). Especies que han divergido recientemente (ej. a nivel poblacional) se ajustarán mejor al supuesto de una tasa de evolución constante incorporada en el modelo de reloj estricto, basado en la hipótesis del reloj molecular (109).

La hipótesis del reloj molecular está fundamentada en la teoría neutral de la evolución, donde se propone que la mayoría de las mutaciones ocurridas a lo largo del tiempo no tendrán una influencia en el *fitness* del organismo, y por tanto, se acumularán a una tasa constante, registrando el paso del tiempo como un reloj (108). Sin embargo, cuando los linajes son muy distantes, es decir, han divergido hace mucho tiempo, las tasas de evolución difieren entre sí y emplear este modelo llevaría a inferencias filogenéticas erróneas (104).

El modelo de reloj relajado, también conocido como no correlacionado, permite que cada linaje, representados por las ramas del árbol, mantenga su propia tasa de evolución (109). A ello, se puede incorporar una distribución de probabilidad para representar su comportamiento, por ejemplo, la distribución logarítmica normal (*log-normal*, en inglés). Esta distribución escala la variación de la tasa de mutación a la longitud de la rama por unidad de tiempo (104).

El proceso de ramificación del árbol (*tree prior*) para la reconstrucción filogenética es modelado por medio de una función que asigna una densidad de probabilidad *a priori* a cada árbol posible (110). La distribución *a priori* del tiempo de divergencia de los linajes es generada mediante un proceso estocástico (111), es decir, cada observación se determinará aleatoriamente a partir de una distribución de probabilidad. Modelos

posteriores son variaciones del modelo de especiación de Yule (112) e implican la inclusión de más parámetros como especiación-extinción (*birth-death*, en inglés) (113).

Los modelos ingresados serán conjugados en una función de *likelihood*. La distribución de probabilidad *a priori* será simulada en un número de generaciones dado para el cálculo de parámetros desconocidos en el modelo (103). Para ello, se muestrea por medio de la técnica de simulación cadenas de Markov Montecarlo (MCMC) que parte de una distribución de probabilidad al azar hasta converger en un modelo con *likelihood* constante (99). Por ello, se recomienda el descarte (*burn-in*) del 10% al 25% de las cadenas generadas que no convergieron en una región de alta probabilidad posterior o de alta densidad (99). Posteriormente, los parámetros estimados *a posteriori* pueden ser empleados para ajustar al modelo *a priori* y los parámetros de la simulación (103) para mejorar el resultado del modelo *a posteriori*.

Calibración de un árbol filogenético

Un modelo de reloj molecular por sí mismo provee una estimación del tiempo relativa en una reconstrucción filogenética, si no es incluida información externa para su calibración (111). La ventaja de un árbol calibrado en el tiempo geológico es que brinda la posibilidad de responder preguntas sobre biogeografía histórica, coevolución y diversificación (13). Por ejemplo, la reconstrucción filogenética de la clase Demospongiae, integrando información fósil con mitogenomas mediante análisis bayesiano, soporta su origen en el Neoproterozoico y revela la separación de las esponjas de aguas dulce y salada en dos ocasiones: hace ~351 Ma y ~18 Ma (114).

La calibración puede ser realizada mediante la inclusión *a priori* de la tasa de evolución a partir de la tasa de sustitución o el cálculo de la misma a partir de la observación de poblaciones en el tiempo (115). Otra aproximación es la calibración del tiempo de divergencia a uno o más nodos dentro de un árbol filogenético mediante la inclusión de una distribución de probabilidad *a priori* por cada uno de ellos (115).

La calibración de los nodos de un árbol filogenético puede realizarse mediante la inclusión de datos fósiles de los grupos taxonómicos evaluados (116), eventos biogeográficos relacionados al conjunto de secuencias analizadas (117) o dataciones moleculares previas (118). Estos datos servirán como puntos de referencia para el

cálculo de la tasa de calibración según el modelo de reloj molecular establecido (98,103). Esta tasa indica la cantidad de cambios genéticos esperados por unidad de tiempo (98), que puede abarcar desde meses a millones de años (103).

El modelo *Fossilized Birth-Death Process* (FBD) incorpora la metodología de la inferencia bayesiana para estimar los tiempos de divergencia de una reconstrucción filogenética (13). Aplicado a la obtención de árboles filogenéticos, posibilita la inclusión de la edad mínima y máxima de un fósil como una distribución de probabilidad *a priori*. Esta describe la edad de un clado y acota la estimación de la edad de los nodos a partir de las secuencias moleculares incluidas y el cálculo de su reloj molecular (99,103). No obstante, es específico para calibraciones fósiles, por lo que se recomienda que datos provenientes de otras fuentes de información deben emplear otro modelo para calibrar la reconstrucción filogenética [ej. modelo multi-calibrado de Yule (110)] (13).

Mitogenomas

El genoma mitocondrial o mitogenoma es una secuencia genética circular de doble cadena de ADN (119). El tamaño de esta secuencia varía entre los 15 kb a 18 kb (119), sin embargo, particularmente en bivalvos, se han reportado secuencias que alcanzan tamaños mayores entre los 40 kb y 50 kb (120). La variación en el tamaño puede ser producto de duplicaciones, transversiones y/o reordenamientos en el mitogenoma (121). Además, la composición genética también difiere respecto a otros grupos de animales (122). Una revisión más detallada de mitogenomas del grupo de los bivalvos, se encuentran en Malkócs et. al. (123).

El genoma mitocondrial ha sido ampliamente utilizado en la reconstrucción filogenética debido a su menor tamaño, herencia uniparental, no ser recombinante, el gran número de copias por célula, y la elevada tasa de mutación en contraste al genoma nuclear de metazoos (124). Bajo la hipótesis del reloj molecular, los vertebrados y no vertebrados tienen una diferencia significativa entre la tasa de mutación mitocondrial, con respecto a la nuclear (μ_{mit}/μ_{nuc}). Para los vertebrados, μ_{mit}/μ_{nuc} puede ser una media de 10 a 20 veces superior. Caso contrario, μ_{mit}/μ_{nuc} para los invertebrados es en promedio 5 (125).

Dentro del género *Argopecten*, se han reportado mitogenomas para 3 especies. *A. irradians* (9) y subespecies, *A. purpuratus* (126) y *A. ventricosus* (KT161261 .1, No publicado, 2015). Todas ellas presentan la composición típica para los bivalvos: 12 proteínas, 2 ARNs ribosomal y 22 ARNs de transferencia (tRNAs) (122). El tamaño varía entre los 15kb a 16kb para las tres especies (9,126). No obstante, para *A. purpuratus* se ha reportado la presencia del gen de la subunidad 8 de la adenosina trifosfato F_0 sintetasa (*atp8*) en su mitogenoma (KY321561.1, No publicado, 2018).

La ausencia o carencia parcial del gen *atp8* para su expresión es característico de las especies de bivalvos secuenciadas hasta el momento (122). Sin embargo, podría deberse a problemas de anotación, ya que se ha reportado la transcripción y expresión activa de *atp8* en *Mytilus edulis* (127), a pesar de que inicialmente se reportó su ausencia en el mitogenoma (128), y se sugiere que este gen puede estar presente en otros grupos de bivalvos (129). Por tanto, es posible la presencia del gen *atp8* en especies del género *Argopecten*, como la reportada anteriormente.

Por otro lado, el número de ARNs de transferencia (tRNAs) también varía entre especies de pectínidos, por ejemplo *Mimachlamys nobilis*, *Mizuhopecten yessoensis* y *Chlamys farreri* tienen 21, 16 y 17 tRNAs, respectivamente (130). De manera similar, dentro del género *Argopecten*, *A. ventricosus* presenta 20 tRNAs de transferencia, en contraste con *A. irradians* y *A. purpuratus* que presentan 21 tRNAs (9,126).

3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Las relaciones filogenéticas propuestas para ambas especies de este género difieren entre las aproximaciones mediante datos fósiles y moleculares (8–10). Según datos fósiles, *A. purpuratus* se encontraría más cercana a las especies que habitan actualmente en el Océano Atlántico como *A. irradians* (8); en contraste, datos moleculares sugieren una cercanía filogenética mayor entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* con respecto a las especies del Océano Atlántico (10) (**Figura 7**).

Se ha sugerido que la divergencia entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* ha ocurrido al menos entre 6 y 4 Ma según la reconstrucción filogenética mediante fósiles elaborada por Waller (8). No obstante, el periodo estimado de la presencia de *A. ventricosus* abarca entre 8-14 Ma según fósiles encontrados en Baja California (México) (131), lo que

sugiere que la divergencia de ambas especies debió ocurrir previo al Mioceno Tardío (8 a 6 Ma). El fósil más antiguo de *A. purpuratus* fue encontrado en Chile y ha sido datado hace 2.6 Ma (132). Mientras que, en Perú, se ha datado la edad en 1.54 Ma (133,134).

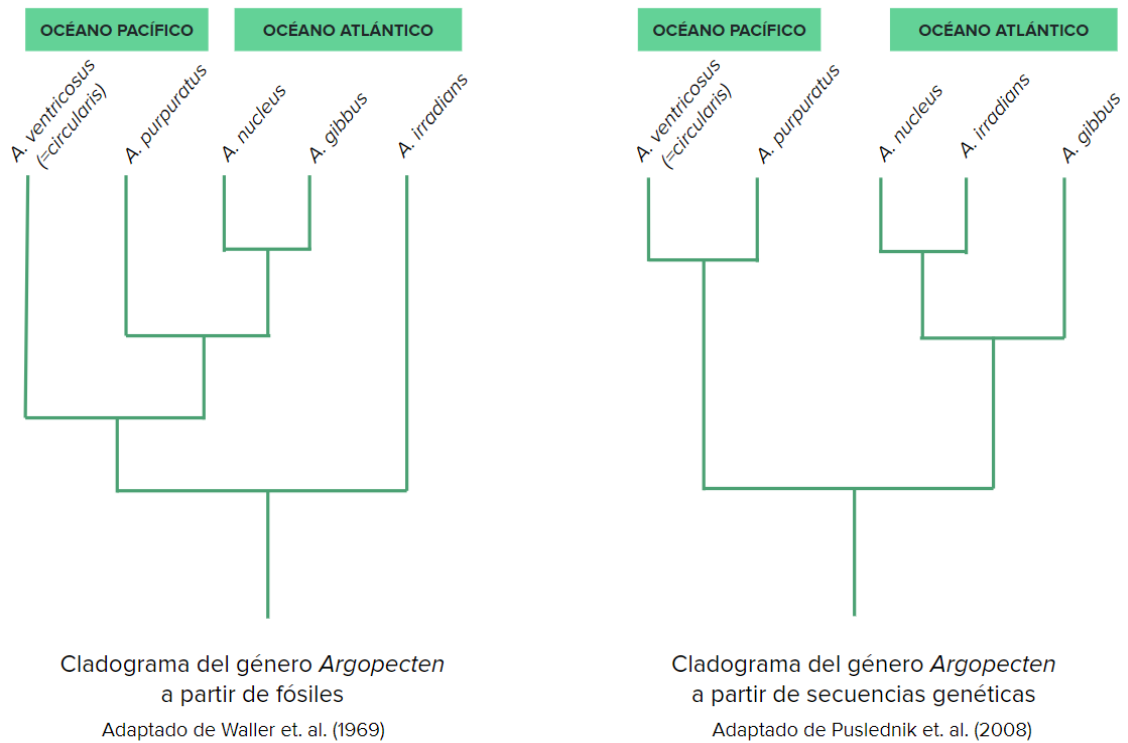


Figura 7. Cladogramas propuestos a partir de las reconstrucciones filogenéticas elaboradas a partir de datos fósiles (8) (derecha) y moleculares (24) (izquierda).

La ventaja del uso de secuencia mitocondriales recae en un mayor número de genes homólogos empleados para el análisis, en comparación a los estudios con un único gen. Así como un mejor soporte estadístico y la acumulación de mutaciones a una tasa constante en regiones sin presión de selección (135). Asimismo, el número de regiones con alta tasa de mutación se encuentra en menor proporción, evitando que se subestime la distancia genética entre las especies comparadas (136). Por otro lado, entre una de las limitantes las regiones informativas no necesariamente son las mismas entre los diferentes grupos analizados, por tanto, podrían generarse reconstrucciones filogenéticas incongruentes entre sí que dificultaría la resolución filogenética de los grupos taxonómicos (135,137).

Más aún, la integración de datos fósiles mejoraría la precisión de reconstrucciones filogenéticas realizadas con datos moleculares al delimitar la edad

estimada de los nodos (116). Sin embargo, no se ha reconstruido filogenéticamente y datado la divergencia de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* integrando la datación fósil con secuencias mitocondriales completas. Por lo tanto, el presente proyecto de investigación busca resolver las siguientes preguntas de investigación: ¿a qué especie *A. purpuratus* se encuentra más cercanamente relacionada?, ¿cuál es la fecha estimada de la divergencia de *A. purpuratus* y *A. ventricosus*? y ¿cuándo apareció *A. purpuratus* según datos moleculares?

4. OBJETIVOS

Objetivo principal

- Estimar la edad de divergencia entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* integrando datos fósiles con datos moleculares.

Objetivos secundarios

- Estimar el tiempo de divergencia entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* mediante secuencias mitocondriales completas
- Calibrar la reconstrucción filogenética generada mediante la integración de fósiles del género *Argopecten*.
- Contrastar los resultados obtenidos con la hipótesis propuesta por Waller (1969) acerca de la divergencia de *A. purpuratus*.
- Explorar el(los) posible(s) evento(s) biogeográfico(s) y/o paleoclimático(s) coincidentes con la divergencia de ambas especies.

5. METODOLOGÍA

Obtención de las secuencias genéticas

Las secuencias genéticas mitocondriales completas empleadas para esta investigación se descargaron de la base de datos pública GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Los datos descriptivos para cada secuencia se encuentran en la **Tabla 1**. Se incluyeron 3 secuencias de *A. purpuratus*, 1 de *A. ventricosus* y 5 de *A. irradians*. No se encontraron secuencias mitocondriales completas

disponibles de *A. nucleus*, *A. lineolaris*, ni *A. gibbus* en los datos recuperados hasta febrero 2022.

Se adicionó al conjunto de datos del género *Argopecten* secuencias de 2 especies del género *Azumapecten*; 1, *Amusium*; 3, *Mimachlamys*; 2, *Mizuhopecten*; 2, *Pecten* y 1, *Placopecten* para conformar el clado Pectinidae. La selección se basó en estudios previos sobre reconstrucciones filogenéticas dentro de la familia Pectinidae y la superfamilia Pectinoidea (10,21,138). Otros géneros de esta familia no fueron incluidos por no contar con mitogenomas disponibles.

Para el grupo externo de la filogenia (*outgroup*), se escogieron 3 especies del género Ostreidae y 3 Arcidae (**Tabla 1**) en base a análisis filogenéticos previos donde presentaban un buen soporte filogenético para ambos clados de manera independiente con respecto a pectínidos (138,139).

Preparación de las secuencias genéticas para el análisis filogenético

La visualización y verificación de la integridad de las secuencias se realizó en el programa Geneious v. 2.5 (140). La **tabla 2** resume la información de los genes codificantes encontrados, siendo estas regiones las más informativas (135). Mientras que las secuencias ribosomales 12S y 16S albergan regiones con mucha variación que pueden desencadenar en una menor resolución de la reconstrucción filogenética (135) o tener problemas en su anotación que deben ser considerados para los pasos posteriores en la elaboración de la filogenia (141). Además, el uso de mitogenomas en contraste al de genes únicos brinda un mayor soporte en el resultado filogenético (135,141).

Se identificaron 13 genes mitocondriales *cox1*, *cox2*, *cox3*, *cytb*, *nad1*, *nad2*, *nad3*, *nad4*, *nd4l*, *nad5*, *nad6*, *atp6* y *atp8*. De ellos, solo 10 genes mitocondriales (*cox1*, *cox2*, *cox3*, *cytb*, *nad1*, *nad2*, *nad4*, *nad5*, *nad6* y *atp6*) fueron incluidos en los análisis posteriores, ya que cumplían con un tamaño mayor a 450 bases y se encontraban presentes en todas las especies incluidas en el análisis. *nad3* y *nd4l* fueron descartadas al no cumplir esta condición. Por otro lado, *atp8* fue excluido del análisis al no encontrarse en todas las secuencias incluidas en el análisis.

Tabla 1. Descripción de las secuencias incluidas en el análisis mitogenómico. El grupo externo está conformado por la familia Arcidae y Ostreidae. Se incluyen 26 especies, que consisten en 7 géneros de la familia Pectinidae, 2 géneros de la familia Arcidae y 2 géneros de la familia Ostreidae. Tamaño indica la longitud de la secuencia en pares de bases. No publ.: no publicado. Las referencias a las publicaciones citadas en la presente tabla se encuentran en Anexo.

Espece	Código GenBank	Tamaño	Referencia
Familia Pectinidae			
<i>Argopecten purpuratus</i>	KF601246.2	16 266	Marín et al. (2014)
<i>Argopecten purpuratus</i>	KY321561.1	16 224	Romero et al. (No publ.)
<i>Argopecten purpuratus</i>	NC_027943.1	16 270	Li (No publ.)
<i>Argopecten ventricosus</i>	KT161261 .1	16 079	Li (No publ.)
<i>Argopecten irradians</i>	KT161259.1	16 286	Li (No publ.)
<i>Argopecten irradians irradians</i>	KT161262.1	16 211	Li (No publ.)
<i>Argopecten irradians</i> variedad Zhongkehong	KU589290.1	16 212	Liu (2018)
<i>Argopecten irradians irradians</i>	NC_012977.1	16 211	Ren et al. (2010)
<i>Argopecten irradians</i>	NC_009687.1	16 221	Petten et al. (2007)
<i>Azumapecten farreri</i>	NC_012138.1	21 695	Xu et al. (2011)
<i>Azumapecten farreri</i>	FJ595957.1	21 695	Wu et al. (2009)
<i>Mimachlamys nobilis</i>	FJ595958.1	17 935	Wu et al. (2009)
<i>Mimachlamys nobilis</i>	NC_011608.1	17 963	Xu et al. (No publ.)
<i>Mimachlamys senatoria</i>	NC_022416.1	17 383	Wu et al. (2015)
<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	NC_009081.1	20 414	Sato et al. (2001)
<i>Mizuhopecten yessoensis</i>	FJ595959.1	20 964	Wu et al. (2009)
<i>Pecten albicans</i>	KP900974.1	16 653	Marín et al. (2015)
<i>Pecten maximus</i>	KP900975.1	17 252	Marín et al. (2015)
<i>Placopecten magellanicus</i>	NC_007234.1	32 115	La Roche et al. (1990)
<i>Amusium pleuronectes</i>	MT419374.1	18 044	Yao et al. (No publ.)
Familia Arcidae			
<i>Tegillarca granosa</i>	NC_026081.1	31 589	Sun S et al. (2015a)
<i>Anadara antiquata</i>	MK783262.1	45 454	Pu L et al. (2019)
<i>Anadara vellicosa</i>	KP954700.1	34 147	Sun S et al. (2015b)
Familia Ostreidae			
<i>Crassostrea nipona</i>	NC_015248.1	20 030	Yu & Li (2011)
<i>Crassostrea belcheri</i>	NC_037851.1	21 020	Gastineau et al. (2018)
<i>Saccostrea cucullata</i>	NC_027724.1	16 396	Volatiana et al. (2016)

Tabla 2. Composición genética de los mitogenomas de los pectínidos incluidos en el análisis. *Solo presente en *Argopecten purpuratus* (KY321561) y *Mimachlamys senatoria* (NC_022416). Sub.: subunidad; Nro. Secuencias: número de secuencias disponibles; Min.: tamaño mínimo de la secuencia en las especies incluidas. Max.: tamaño máximo de la secuencia en las especies incluidas.

Nombre del gen	Símbolo	Nro. Secuencias	Min.	Max.	Tamaño del alineamiento
<i>ATP sintasa FO subunidad 6</i>	<i>atp6</i>	26	624	882	714
<i>Citocromo c oxidasa sub. 1</i>	<i>cox1</i>	26	1455	1656	1 587
<i>Citocromo c oxidasa sub.2</i>	<i>cox2</i>	26	576	1227	663
<i>Citocromo c oxidasa sub. 3</i>	<i>cox3</i>	26	660	873	810
<i>Citocromo b</i>	<i>Cytb</i>	26	1077	1338	940
<i>NADH deshidrogenasa subunidad 1</i>	<i>nad1</i>	26	640	993	945
<i>NADH deshidrogenasa subunidad 2</i>	<i>nad2</i>	26	742	1170	962
<i>NADH deshidrogenasa subunidad 3</i>	<i>nad3</i>	26	261	423	262
<i>NADH deshidrogenasa subunidad 4</i>	<i>nad4</i>	26	1176	1350	1 249
<i>NADH deshidrogenasa subunidad 5</i>	<i>nad5</i>	26	1611	1860	1 809
<i>NADH deshidrogenasa subunidad 6</i>	<i>nad6</i>	26	465	567	486
<i>NADH deshidrogenasa subunidad 4L</i>	<i>nd4l</i>	26	228	333	262
<i>ATP sintasa FO subunidad 8*</i>	<i>atp8</i>	2	135	153	-

Se realizó un alineamiento en Geneious v. 2.5 por cada gen tras eliminar los extremos de las secuencias que no alinearon correctamente con el objetivo de facilitar la concatenación de las secuencias y reducir la generación de gaps. El tamaño del alineamiento por cada gen se señala en la **Tabla 2**. Luego, se concatenaron las secuencias mediante el programa Geneious v. 2.5 y se alinearon en MAFFT v. 7 (142).

Las regiones ambiguas o con muchas sustituciones fueron retiradas del alineamiento mediante el programa GBLOCKS 0.91b, de manera que se maximicen sus regiones conservadas (143). Mediante el programa Partition Finder 2, se generaron 8 particiones o agrupaciones en las siguientes posiciones: 5419 a 6225 y 1 a 630; 631 a 2151; 2152 a 2802; 2803 a 3552; 3553 a 4491 y 4492 a 5418; 6544 a 7752 y 6226 a 6543; 7753 a 9267; 9268 a 9690 con un modelo de sustitución nucleotídica GTR para todas ellas, con el fin de reducir la heterogeneidad en los datos y mejorar la precisión de los análisis filogenéticos (144).

Análisis filogenético de secuencias mitocondriales completas

El archivo resultante fue convertido a formato *nexus* e ingresado a BEAST v2.6.5 para la estimación de los tiempos de divergencia mediante análisis bayesiano (145). El modelo de sustitución nucleotídica fue GTR + gamma. El modelo para el reloj molecular (*clock.rate*) fue *relaxed log-normal* con una tasa de 0.07 determinada *a posteriori*. El modelo calibrado de Yule se empleó para la estimación del árbol (*Tree.t*). Se enlazaron cada uno de los tres modelos para todas las particiones, dado el resultado obtenido en Partition Finder 2 (146).

El primer grupo taxonómico asignado *a priori* es la familia Pectinidae (nodo 0 - **Figura 8**). El tiempo de divergencia de la familia Pectinidae se estima en ~250 Ma según reconstrucciones filogenéticas con datos fósiles [Waller (1991) en Serb (21)]. Por otro lado, se ha estimado el tiempo de divergencia de esta familia hace 280 Ma, con un 95% de alta probabilidad de densidad entre 345 Ma – 105 Ma, mediante la reconstrucción filogenética con análisis bayesiano de genes mitocondriales (21). Debido al gran intervalo de confianza se usará la edad fósil para calibrar la fecha de divergencia de la familia Pectinidae. Por tanto, se estableció *a priori* una distribución *log-normal* con una media (M) de 5.52 y desviación estándar (S) de 0.02 que corresponde a una mediana de

250 Ma en un rango entre 240 Ma (2.5% cuartil) y 260 Ma (97.5% cuartil). Las especies incluidas en este grupo monofilético se listan en la **tabla suplementaria 2** del Anexo.

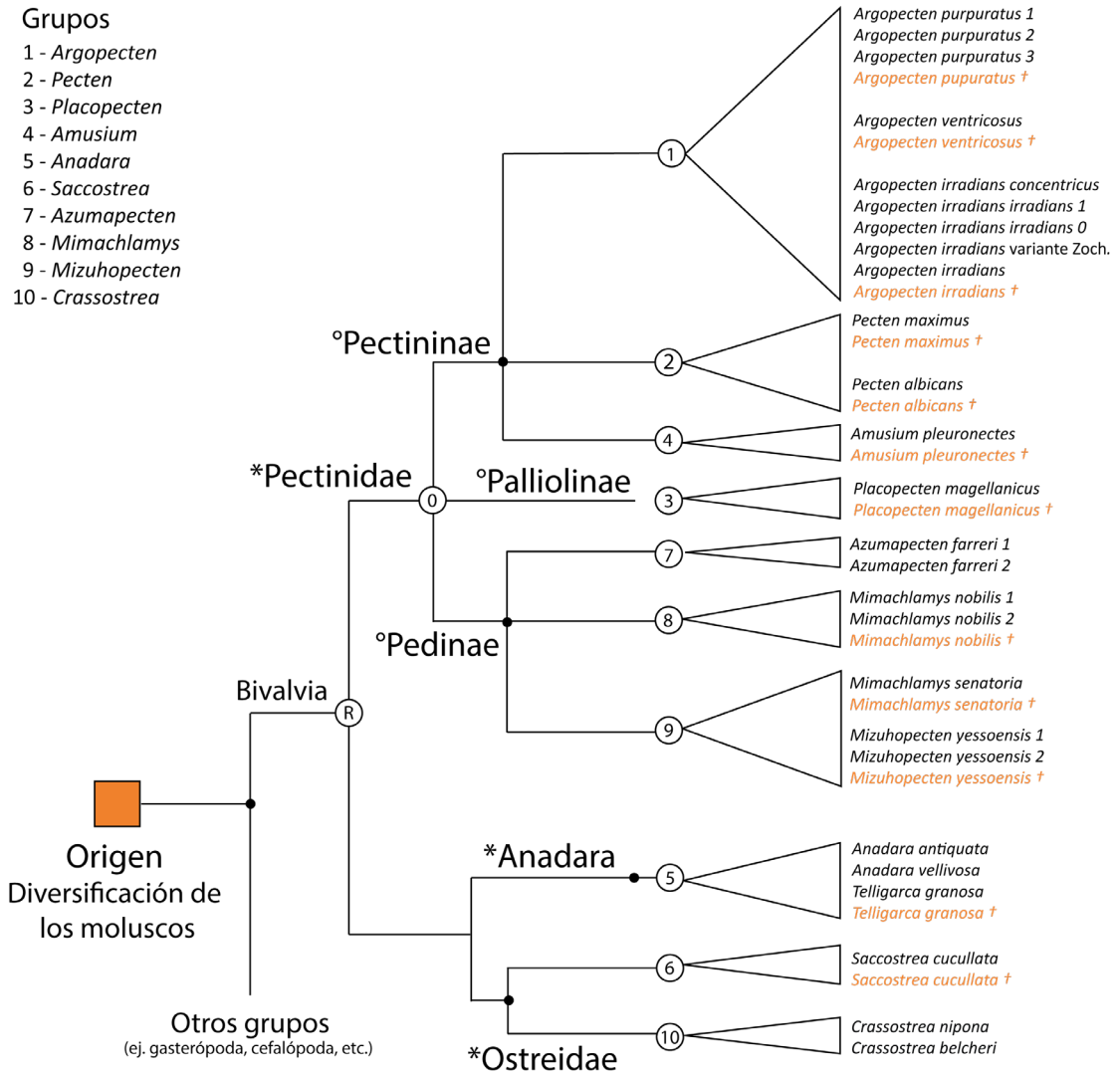


Figura 8. Relaciones filogenéticas *a priori* de la familia Pectinidae (Orden: Bivalvia) y el grupo externo (familias Ostreida y Arcidae) basado en genes mitocondriales a partir de clados con un soporte >0.95 del alta densidad de probabilidad tras realizar el análisis bayesiano (10,24). El origen del árbol es indicado con un cuadro naranja e indica el inicio de la diversificación de los linajes generados (147). Los nodos de los grupos monofiléticos definidos *a priori* son señalados en círculos y se encuentran a nivel de género, excepto por el nodo “0” que indica la familia Pectinidae y el nodo “R” que indica el grupo externo para el enraizamiento. Los conjuntos de taxones establecidos en BEAST v2.6.5 se mencionan en la **Tabla Suplementaria 1**. Adaptado de Heath (2018) (147). °Subfamilias, *Familias y †Fósiles.

La edad mínima del clado *Argopecten* se estima entre 47 y 41 Ma en base al registro fósil (83) y según datos moleculares se estima hace 50 Ma (95% HPD 95.5 – 12.5)

(10). Debido al gran intervalo de confianza también se usará la edad fósil para calibrar la fecha de divergencia del género *Argopecten*. Para ello, se estableció los parámetros a priori con una distribución *log-normal*, un valor M de 3.91 y valor S de 0.06 que corresponde a una mediana de 49.9 Ma y media de 50 Ma en un rango entre 44.4 Ma (2.5% cuartil) y 56.1 (97.5% cuartil).

El número de cadenas de Markov Montecarlo (MCMC) se estableció en 50 millones de generaciones. La observación de los resultados del análisis se realizó en Tracer v. 1.7.1 aplicando un descarte (*burn-in*) del 10% al 25 % de las cadenas generadas que no convergieron en una región de alta probabilidad posterior (99). Asimismo, el 60% del tamaño de muestreo efectivo (ESS, por sus siglas en inglés) debía ser mayor a 200, indicando que la cadena se ha ejecutado por suficiente tiempo (104).

Con el resultado final, se realizó un *burnin* del 25% de los datos en Tree Annotator v. 1.7. Luego, se visualizó el árbol en Fig Tree v. 1.6 con el tiempo estimado de la divergencia entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* en base solo a datos moleculares, así como de *A. pupuratus*.

Análisis filogenético integrando datos fósiles con secuencias mitocondriales completas

Los análisis posteriores involucraron la adición de datos fósiles provenientes de la *Paleobiology Database* (<https://paleobiodb.org/>) y la revisión en la literatura (8,25,83) del género *Argopecten* resumida en la **tabla 3** con el objetivo de determinar si la estimación del tiempo de divergencia de ambas especies varía con respecto al análisis anterior.

Los fósiles se incorporaron al análisis filogenético bajo el modelo *Fossilized Birth Death Process* (FBD) (147,148). La edad media del fósil y los conjuntos de taxones se incorporaron al archivo “.nexus” del análisis anterior ingresado en BEAST v2.6.5. Estas edades permitirán ubicar su divergencia dentro de su respectivo linaje. La edad mínima y máxima de cada fósil se ingresará como parámetro *a priori* posteriormente para la estimación del tiempo de divergencia de cada nodo. Las especies incluidas por cada grupo de taxones se encuentran listados en la **tabla suplementaria 2** y resumidos en la **figura 8**. Los parámetros *a priori* se indican más adelante.

Tabla 3. Datos fósiles empleados en la reconstrucción filogenética mediante análisis bayesiano. Comm. Pers.: Comunicación personal. No disp.: No disponible. Las referencias de las publicaciones citadas en la presente tabla se encuentran en Anexo.

Especie	Rango de edad (Ma)		Origen	Referencia
	Máx.	Min.		
Familia Pectinidae				
<i>Argopecten purpuratus</i>	2.60	1.54	Chile	Ortlieb et. al. (1996), DeVries (2020) y Ochoa et. al. (2022)
<i>Argopecten ventricosus</i>	14.00	8.00	USA	Comm. pers. Diana Ochoa (2021)
<i>Argopecten irradians</i>	11.61	5.33	Venezuela	Aguilera (2004)
<i>Azumapecten farreri</i>	-	-	-	No disp.
<i>Mimachlamys nobilis</i>	3.60	2.59	Japan	Foster (1965)
<i>Mimachlamys senatoria</i>	55.80	48.60	Pakistan	Foster (1965)
<i>Mizuhopecten (=Patinopecten) yessoensis</i>	5.33	3.60	Japan	Oishi et. al. (2001)
<i>Pecten albicans</i>	2.59	.0117	Japan	Hayasaka (1962)
<i>Pecten maximus</i>	5.33	3.60	UK	Wood (1879)
<i>Placopecten magellanicus</i>	5.33	3.60	USA	Whitmore (1987)
<i>Amusium pleuronectes</i>	5.33	2.59	Indonesia	Skwarko (1994)
Familia Arcidae				
<i>Tegillarca (=Anadara) granosa</i>	23.03	16	India	Lyngdoh et. al. (1999)
<i>Anadara antiquata</i>	-	-	-	No disp.
<i>Anadara vellicosa</i>	-	-	-	No disp.
Familia Ostreidae				
<i>Crassostrea</i>	-	-	-	No disp.
<i>Crassostrea</i>	-	-	-	No disp.
<i>Saccostrea (=Ostrea)</i>	15.97	11.61	Fiji	Ladd y Hoffmeister (1945)

Para cada una de los conjuntos de taxones se empleó el modelo de sustitución nucleotídica GTR + Gamma y se estableció que el programa estime la tasa de sustitución nucleotídica en cada una de ellas. Se enlazó tanto el modelo del reloj molecular y árbol filogenético, respectivamente, para todas las particiones. Otros parámetros *a priori* no mencionados para estos modelos se mantuvieron con sus valores por defecto.

Los parámetros *a priori* fueron ajustados tanto según la verificación del *likelihood* buscando que este sea cercano a 0 como más del 60% de valores ESS resultantes por parámetro sean mayores o lo más cercano a 200. El número de generaciones de MCMC aumentó de 20 a 50 millones de generaciones a medida que los resultados se acercaban a los valores deseados. Los análisis iniciales partieron con la mayoría de los parámetros *a priori* por defecto y fueron ajustados según los resultados *a posteriori* (103).

El origen de los moluscos se ha estimado entre el fin del periodo Ediacara (aprox. 600 Ma – 541 Ma) al Cámbrico Temprano (aprox. 541 Ma – 500 Ma). En este último periodo, inició la radiación de los grandes grupos como los cefalópodos, gastrópodos, bivalvos, entre otros (16). Posteriormente, durante el Ordoviciano temprano (485.4 Ma – 470 Ma) inició la radiación de los grupos que actualmente integran la clase Bivalvia como los pectínidos (149). Por tanto, bajo el modelo FBD, se estableció el parámetro *a priori originFBD.t* con una distribución exponencial con una media de 10.0 y compensación de 505.0 que corresponde a una media real de 515 Ma y mediana de 512 Ma en un rango entre 505 Ma (2.5% cuartil) y 542 (97.5% cuartil) en la distribución. Se estableció un valor inicial de 605 M-a tanto en el parámetro *originFBD.t* y *Tree.t*, en la categoría *Origin*, debido a que durante los análisis iniciales se observó que el muestreo de los árboles iniciaba anterior a 520 Ma con un rango de 400.0 Ma a 620.0 Ma (**Figura Suplementaria 2a**).

La distribución *a priori* para los taxones fósiles fue uniforme y se estableció el límite inferior y superior según la edad fósil indicada en la **tabla 3**, respectivamente. También se seleccionó la opción *Tips Only* para cada uno de ellos. El resto de los parámetros se mantuvieron por defecto. De no asignarse estos grupos, las especies fósiles podrían incorporarse a cualquier rama en el árbol, aumentando el coste computacional y la incertidumbre (147). La lista de taxones según su grupo taxonómico se encuentra en la **tabla suplementaria 1** del Anexo.

Los grupos taxonómicos se asignan cuando las relaciones filogenéticas entre los clados incluidos en el análisis tienen suficiente soporte mediante datos moleculares y/o taxonómicos, de manera que la probabilidad *a priori* de que cualquier otro linaje integre este grupo sea de 0 (147). El primer grupo taxonómico establecido es la familia

Pectinidae e incluye tanto a especies existentes como fósiles que descendieron de su ancestro común más reciente (MRCA, de sus siglas en inglés) (nodo 0 - **Figura 8**).

En contraste, para el grupo externo no es necesario especificar un grupo de taxones monofilético (147). Sin embargo, se definieron los clados a nivel de género para *Anadara* (nodo 5 – **Figura 8**) y *Saccostrea* (nodo 6 – **Figura 8**), ya que incorporan tanto datos moleculares como fósiles y es necesario definir *a priori* el linaje. No se define al género *Crassostrea* como grupo taxonómico *a priori*, ya que, al no contar con especies fósiles registradas en la PaleoDataBase (**Tabla 3**).

La distribución *a priori* de la familia Pectinidae se definió como *log-normal* y con un valor M de 50.0 con un rango inferior de 230 Ma y superior de 350 Ma. El valor de la desviación estándar de la distribución se asignó en 0.26 con un valor inferior de 0.0 y superior de 5.0 y una compensación de 200. Se activó la opción de “Media en el Espacio Real”. Esto corresponde a una distribución con una media de 250 Ma, mediana de 248 Ma y en un rango entre 229 Ma (2.5% cuartil) y 280 (97.5% cuartil) acorde a la edad mínima para este clado según el registro fósil (150).

La familia Pectinidae agrupa a las subfamilias Pectininae, Palliolinae y Chlamydinae según la organización taxonómica a partir de datos morfológicos establecido por Dijkstra (2014) [citado en Serb (21)] y reconstruida molecularmente con bastante similitud a partir de 2 genes mitocondriales (12S rRNA y 16s rRNA) y un gen nuclear (H3 o histona 3) (24). La subfamilia Pectininae incluye a los géneros *Argopecten* (nodo 1 – **Figura 8**), *Pecten* (nodo 2 – **Figura 8**) y *Amusium* (nodo 4 – **Figura 9**) definidos como grupos taxonómicos respectivamente (20,21). La subfamilia Palliolinae incluye al género *Placopecten* (nodo 3 – **Figura 8**) (24). La subfamilia Chlamydinae agrupa los géneros *Azumapecten*, *Mimachlamys* (nodo 8 – **Figura 8**) y *Mizuhopecten* (nodo 9 – **Figura 8**) (21).

Se establecieron los grupos taxonómicos monofiléticos a nivel de especie para *A. irradians*, *A. ventricosus*, *Pecten albicans*, *Pecten maximus*, *Placopecten magellanicus*, *Amusium pleuronectes*, *Telligarca granosa*, *Saccostrea cucculata*, *Mimachlamys nobilis* y *Mimachlamys senatoria* incorporando tanto especies existentes como fósiles en cada una de las agrupaciones. No se les asignó una distribución y se mantuvieron el resto de los parámetros por defecto. Solo para el grupo taxonómico de *A. purpuratus*, se

estableció una distribución uniforme con un límite inferior de 3.0 Ma y superior de 8.0 Ma según el registro fósil (46), siendo ajustado a partir de los resultados *a posteriori* de los primeros análisis (103).

Para el grupo taxonómico monofilético del género *Argopecten*, se estableció *a priori* una distribución normal con un valor inferior de 50.0 Ma y superior de 2. Estos datos corresponden a una distribución normal con una media y mediana de 50.0 Ma, en un rango entre 46.1 Ma (2.5% cuartil) y 53.9 (97.5% cuartil) acorde a la edad mínima para este clado según el registro fósil (83).

Para los grupos taxonómicos monofiléticos del género *Pecten* (40 Ma y 100 Ma), *Anadara* (25 Ma y 95 Ma), *Mimachlamys* (50 Ma a 110 Ma) y *Mizuhopecten* (5 Ma y 25 Ma) se asignó una distribución uniforme. Los límites inferior y superior se indica entre paréntesis para cada uno. Fueron ajustados a partir de los resultados *a posteriori*. Por otro lado, para los grupos taxonómicos *Placopecten* y *Amusium* no se les asignó una distribución.

Los parámetros *a posteriori* permitieron ajustar los valores *a priori* y el número de generaciones (103) hasta alcanzar un *likelihood* cercano a 0 y el 80% de los valores ESS mayores a 200. El número de cadenas de Markov Montecarlo (MCMC) se estableció en 20 millones de generaciones, almacenando datos de cálculo (*tracelog*) cada 20 mil estados y árboles filogenéticos (*tracetree*) cada 20 mil estados. Se exportó el archivo xml y se modificó el intercambio el parámetro *TipDatesRandomWalker* por *SampledNodeDateRandomWalker* en todas las menciones (147).

El archivo xml resultante fue ingresado en BEAST v2.6.5 empleando la librería BEAGLE. Se realizó 15 repeticiones del análisis bayesiano hasta obtener los mejores resultados para el *likelihood* y los ESS. La lectura de estos se realizó en Tracer v. 1.7.1 con un *burn-in* del 50% de los datos. Luego, se unieron 5 archivos, sumando en conjunto 100 millones de generaciones y se realizó un *burn-in* del 50% en LogCombiner, programa incluido en el paquete de Beast v2.6.5.

Los fósiles fueron retirados de la reconstrucción filogenética mediante la aplicación *FullToExtantTreeConverter* integrada en Beauti v. 2.6.5, dado que los datos fósiles se emplearon para calibrar los nodos en la reconstrucción filogenética (147). Posterior a ello, se visualizó el árbol en FigTree v.1.6 con el tiempo estimado de la divergencia entre

A. purpuratus y *A. ventricosus*, así como de *A. purpuratus* integrando datos fósiles y mitogenómicos. Seguido a ello, se leyeron los datos en R con los paquetes *strap* (151), *coda* (152), *phytools* (153) y *phyloch* (154) para obtener la imagen con la escala de tiempo geológico (**Figura Suplementaria 5**).

Luego, se ajustaron los parámetros *a posteriori* de *A. purpuratus* estableciendo una distribución *log-normal* con un valor M de 0.2M, el valor de la desviación estándar de la distribución se asignó en 0.6 y una compensación de 2.6. No se activó la opción de “Media en el Espacio Real”, debido a que en ensayos anteriores obtenía bajos valores de ESS. Esto corresponde a una distribución con una media de 4.06 Ma, mediana de 3.82 Ma y en un rango entre 2.98 Ma (2.5% cuartil) y 6.56 (97.5% cuartil) (**Figura Suplementaria 2f**). Añadido a ello, se estableció un nuevo grupo taxonómico monofilético con las especies actuales y extintas de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* para obtener la distribución de la edad estimada del nodo. Se estableció una distribución normal con una media de 26.53 Ma y desviación estándar de 1.8, que corresponde a una mediana de 26.5 Ma en un rango entre 23.0 Ma (2.5% cuartil) y 30.1 Ma (97.5% cuartil) (**Figura Suplementaria 2g**).

Finalmente, las fechas de divergencia de *A. purpuratus* y *A. ventricosus*, así como, la edad estimada de la divergencia de *A. purpuratus* se compararán con eventos históricos biogeográficos y/o paleoclimáticos. De manera que, se sugieran acontecimientos que coincidieron con su divergencia y contribuyan a la comprensión de la historia biogeográfica de ambas especies dentro del género *Argopecten*.

6. RESULTADOS

Se obtuvo 26 mitogenomas de bivalvos a partir del GenBank. El tamaño de los genes analizados se observa en la **Tabla 2** (ver Metodología). El gen de mayor tamaño corresponde al *nad5* con un tamaño promedio de 1800 bases, mientras que el gen de menor tamaño corresponde a *nad3* y *nd4l* con alrededor de 250 bases. Se obtuvo un alineamiento de 10 703 bases tras la concatenación, y se redujo a 9690 bases tras el análisis en Gblocks. Las posiciones de las 8 particiones generadas fueron (1) 5419-6225 y 1-630, (2) 631-2151, (3) 2152-2802, (4) 2803-3552, (5) 3553-4491 y 4492-5418, (6) 6544-7752 y 6226-6543, (7) 7753-9267 y (8) 9268-9690.

La topología resultante, para ambas reconstrucciones filogenéticas con datos moleculares tanto sin calibrar con datos fósiles (**Figura Suplementaria 4**) como con ellos (**Figura Suplementaria 5**), concuerda con la topología *a priori* propuesta para las relaciones filogenéticas dentro de la familia Pectinidae, Ostroidae y Arcidae (ver **Figura 9**). Ambas reconstrucciones filogenéticas presentan un buen soporte superior a 0.95 de probabilidad posterior para la mayoría de los nodos. Por otro lado, las fechas de divergencia estimadas mediante la integración de datos fósiles con secuencias mitogenómicas, revelan que la mayoría de los nodos se ubican más atrás en la línea de tiempo geológico, en comparación, a los resultados obtenidos solo con datos moleculares (ver **Figura 9 y Tabla Suplementaria 3**).

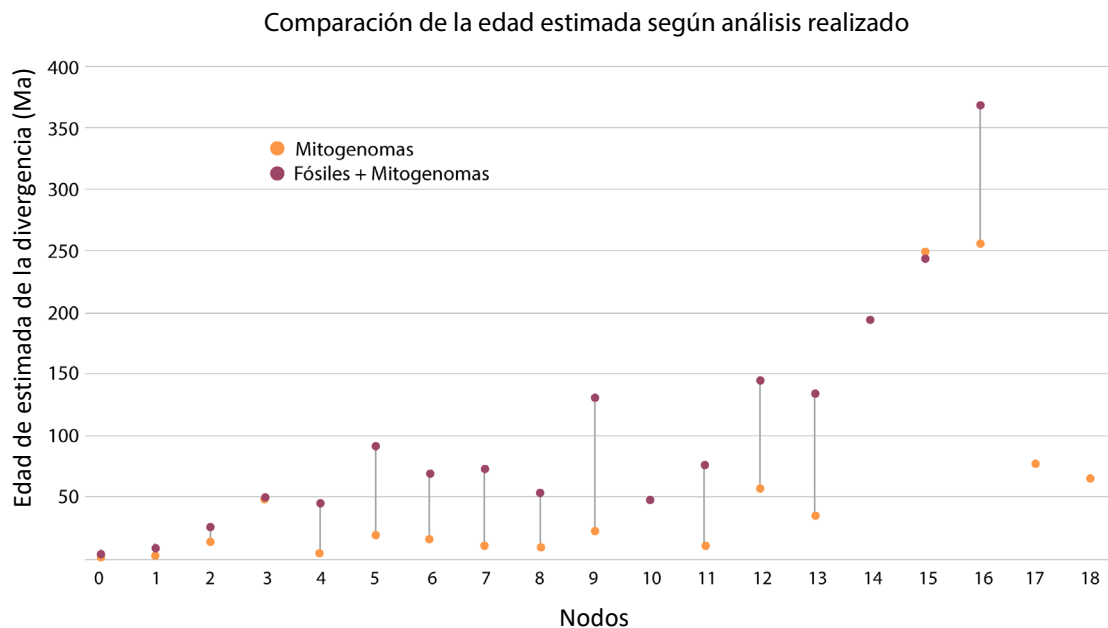


Figura 9. Edades estimadas por cada nodo según los datos empleados para la reconstrucción filogenética. Los nodos 10 y 14 no se obtuvieron en la reconstrucción filogenética incluyendo únicamente secuencias mitogenómicas, mientras que los nodos 17 y 18 solo se obtuvieron en la reconstrucción filogenética integrando datos fósiles con moleculares.

Ambos análisis soportan que *A. purpuratus* y *A. ventricosus* se encuentran más cercanamente relacionados entre sí que con *A. irradians*, en contraste a la hipótesis de Waller (1969) (ver **Figura 10**) (8). Sin embargo, difieren en la fecha estimada para ambas especies y en general, dentro del clado *Argopecten*. La estimación de la divergencia entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* es de 14.04 Ma con un 95% de alta probabilidad de densidad (95% HPD) entre 2.33 Ma a 35.33 Ma basado en secuencias mitogenómicas

(Figura 10). Mientras que, con la inclusión de datos fósiles, la divergencia entre ambas especies es de 26.62 Ma (95% HPD 30.01 a 23.37 Ma) (Figura 11).

Por otro lado, *A. purpuratus* habría divergido hace 1.72 Ma (95% HPD 6.88 a 0.16 Ma) basado en las secuencias mitogenómicas analizadas (Figura 10). Mientras que, con la calibración fósil el ancestro común más reciente para el linaje de *A. purpuratus* también sería más antigua y dataría de hace 3.58 Ma (95% HPD 4.89 a 2.82 Ma) – Figura Suplementaria 3d) (Figura 11). La afinación a partir de los resultados *a posteriori* para el clado *Argopecten* permitieron acotar y mejorar su estimación.

En contraste, *A. irradians* habría divergido hace 3.11 Ma (95% HPD 10.24 a 0.44 Ma) basado solo en secuencias mitogenómicas (Figura 10). Mientras que, con la calibración fósil, el tiempo estimado para la divergencia de esta especie dataría de hace 8.67 Ma (95% HPD de 5.31 a 3.31 Ma) (Figura 11).

7. DISCUSIÓN

La identificación taxonómica inconsistente [ej. gasterópodos del género *Aplysia* (155) y babosas de mar del género *Navanax* (156)] y un gran número de especies marinas aún por describir son algunas de las limitaciones para la comprensión de la distribución y origen de la biodiversidad frente a la costa peruana como en el sur de Chile (157). Más aún, los estudios de invertebrados marinos que habitan a lo largo del HCLME [ej. *Octopus mimus* (158)], calibrados a partir de reconstrucciones filogenéticas con datos fósiles, para la estimación de fechas de divergencia son escasos.

Añadido a ello, la mayoría de estudios filogenéticos y biogeográficos a nivel molecular en Perú se concentran al norte del HCLME y abarcan las especies compartidas con la región Tropical del Pacífico Este [ej. babosa de mar del género *Felimare* (159)]. Mientras que pocos estudios filogenéticos a nivel molecular se realizan en la costa centro-sur peruana [ej. esponjas del género *Clathrina* (160)]. Por otro lado, en el sur del HCLME, la mayoría de estudios se han enfocado en comprender la diversidad del sur de Chile [ej. gasterópodos del género *Margarella* (161)].

En ese contexto, nuestros resultados aportan a la comprensión del origen de la diversidad de invertebrados marinos en el HCLME frente a la costa de Perú y norte-

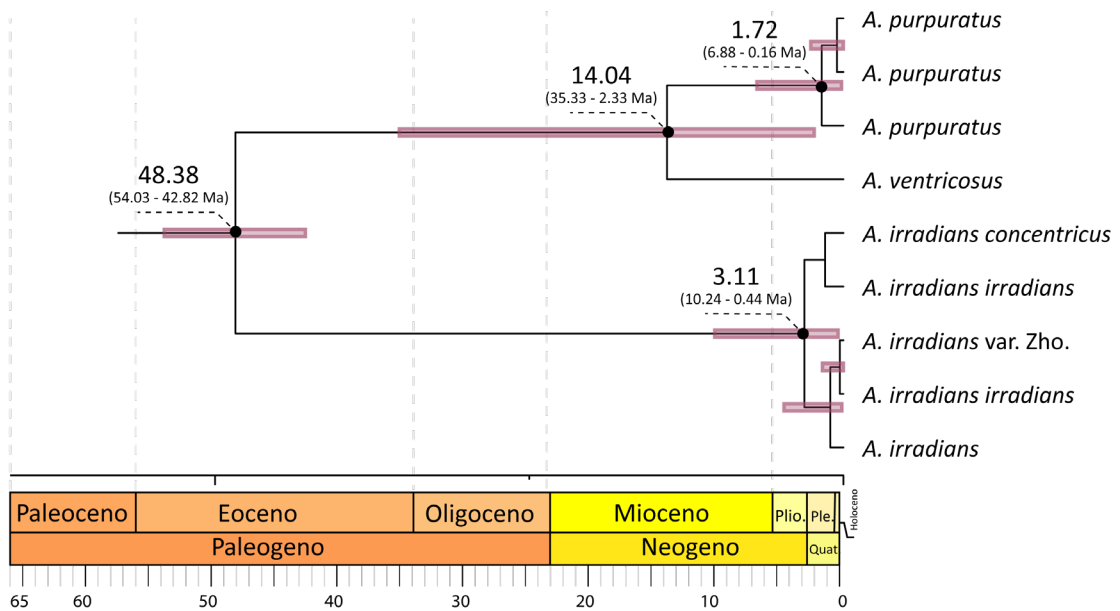


Figura 10. Porción de la filogenia basada en secuencias mitocondriales completas. Se enfatiza la fecha estimada para la divergencia entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* (nodo verde), así como la divergencia de *A. ventricosus* (nodo púrpura). Las barras de púrpura representan el 95% HPD. La escala de tiempo geológico se muestra debajo. LMC: Enfriamiento del Mioceno Tardío (7.5-5.4 Ma).

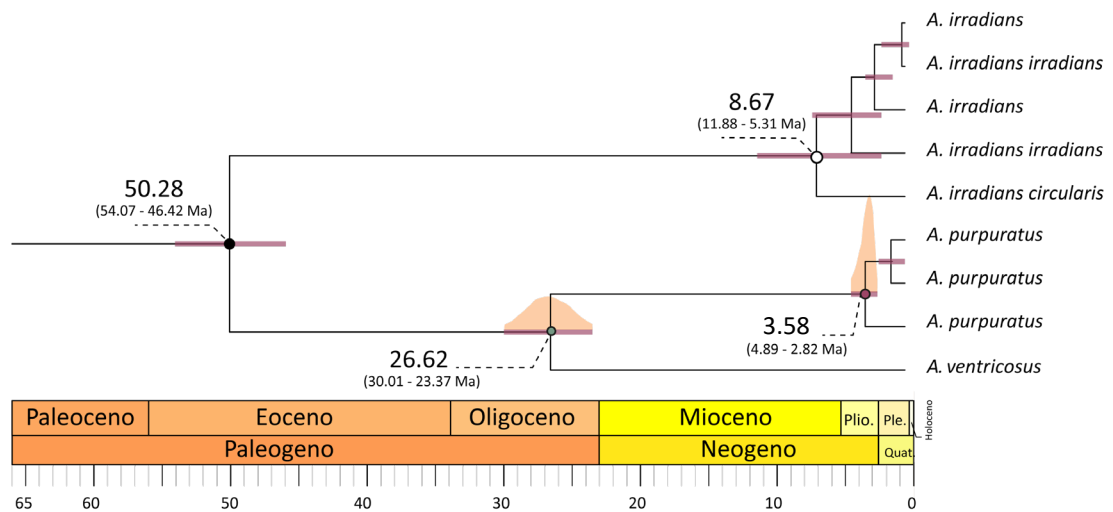


Figura 11. Porción de la filogenia obtenida mediante el modelo FBD y calibrada con fósiles. Se enfatiza la fecha estimada para la divergencia entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* (nodo verde), así como la divergencia de *A. ventricosus* (nodo púrpura). Las barras de púrpura representan el 95% HPD. La escala de tiempo geológico se muestra debajo. Gráficas de la distribución de la densidad de la probabilidad (HPD 95%) se muestra en los nodos de interés.

centro de Chile. La topología general elaborada con mitogenomas de la familia Pectinidae es similar a análisis filogenéticos previos según genes mitocondriales y nucleares (10,20,24). Asimismo, se sustenta la cercanía entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus*, con respecto a *A. irradians* obtenida en un estudio mitogenómico previo (9). Además, *A. purpuratus* y *A. ventricosus* se encontrarían más cercanamente relacionadas entre sí que con *A. irradians*, en contraste a la propuesta filogenética de Waller (1969) según datos fósiles (ver **Figura 6**) (8). Análisis posteriores incluyendo datos fósiles o mitogenomas de *A. gibbus*, *A. nucleus* y *A. lineolaris*, y particularmente *A. ventricosus*, podrían modificar o ajustar las estimaciones de los tiempos de divergencia y complementar la historia filogenética dentro de este género.

La inclusión de datos fósiles de bivalvos en un análisis bayesiano repliega la edad estimada de los nodos

La estimación de la edad de los nodos es sensible a la inclusión de un mayor número de especies existentes, mayor cantidad de puntos de calibración (ej. fósiles, dataciones geológicas, etc.), así como el tamaño y la distancia de las secuencias genéticas (162). En nuestros resultados, la gran variación en esta estimación puede deberse a una gran distancia genética entre las especies incluidas de las familias Arcidae, Ostreidae y Pectinidae, reflejado en el gran intervalo de tiempo estimado (95% HPD) para la raíz del árbol (95% HPD: 283 Ma – 489 Ma; DS: 50.25).

Los nodos estimados a partir de la reconstrucción de un árbol filogenético nos indican la divergencia de la secuencia genética, mas no indican el origen temporal del clado (103). Se sugiere el empleo de un mayor número de puntos de calibración para mejorar la estimación de la edad de los nodos a nivel de subfamilias y familias (**Figura Suplementaria 5** y **Tabla Suplementaria 3**), y la reducción del intervalo de tiempo estimado, ya que el ajuste *a posteriori* de los clados dentro de la familia Pectinidae se encuentra fuera del enfoque del presente estudio.

El origen del género *Argopecten* es desconocido

El fósil más antiguo del género *Argopecten* fue encontrado en Baja California (México) y está datado entre los 47 Ma a 41 Ma, es decir corresponde a la época del

Eoceno Medio (83) (**Figura 12**). La cercanía entre Baja California y el Caribe [ver Cao (163)], pudo permitir la dispersión de especies ancestrales del género *Argopecten* a lo largo de la costa de Centroamérica al Caribe durante ese periodo. Por ejemplo, fósiles de gasterópodos encontrados frente a la costa del Pacífico del Istmo de Tehuantepec (México) tienen mayor similitud con especímenes de California que con especies del Golfo de México (**Figura 12**) (164). Además, el enfriamiento de las aguas del Pacífico Norte durante la transición Eoceno a Oligoceno (EOT, por sus siglas en inglés) pudo impulsar la adaptación a ambientes fríos (165) y/o la dispersión a otras regiones como el Caribe, incluso desde el Eoceno Medio, producto de la disminución gradual de la temperatura (166).

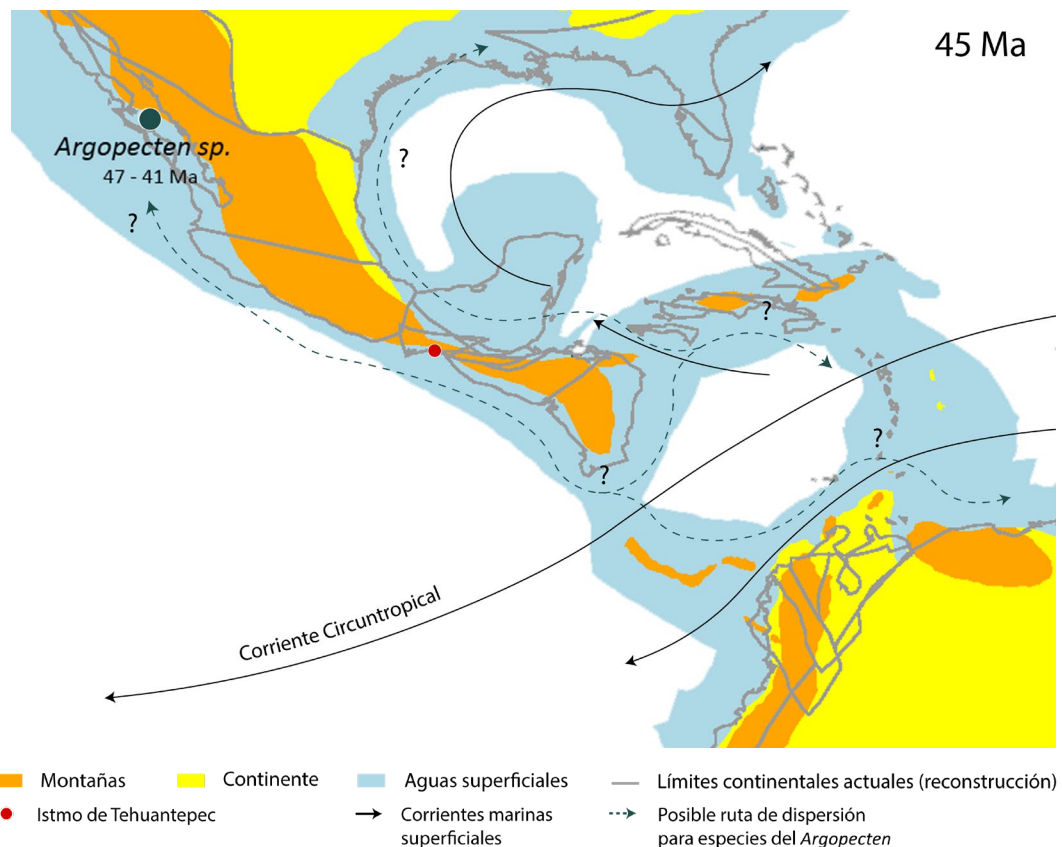


Figura 12. El fósil más antiguo del género *Argopecten* (círculo verde), datado en el Eoceno Medio, fue encontrado en la Formación Bateque en la actual Baja California Sur (México) (83). Sin embargo, se desconoce la ubicación de origen y ruta de dispersión en el Pacífico, Caribe y Atlántico, regiones donde se encuentra la mayor parte del registro fósil (**Tabla Suplementaria 4**) y actualmente se encuentra a este género (ver **Figura 3**). Reconstrucción paleoceanográfica de la región del Océano Pacífico Este, Caribe y Golfo de México durante el Eoceno (45 Ma) adaptado a partir de Cao (163).

Alternativamente, la dispersión del género *Argopecten* también pudo ocurrir desde el Caribe al Pacífico durante el Eoceno siguiendo la dirección del flujo este a oeste de la corriente circunglobal de Tetis o circuntropical -que fluía en dirección este a oeste- hasta mediados del Cenozoico (167), una ruta de migración que se ha sugerido para algunas especies de decápodos marinos (168). Sin embargo, es necesario registrar más fósiles del género *Argopecten* datados en el Eoceno para corroborar su ocurrencia geográfica durante esa época en Baja California y/o en el Caribe (163).

Por ello, en la presente revisión, se partirá de la premisa de que el ancestro del género *Argopecten* se encontraba entre el Pacífico Central Este y el Caribe (**Figura 13**). Además, la mayoría de registros fósiles desde el Oligoceno al Plioceno del género *Argopecten* se encuentran en esa región según la información recuperada de la PaleoDataBase (<https://paleobiodb.org>, **ver Tabla Suplementaria 4**). Sin embargo, el origen geográfico y la ruta dispersión del linaje del género *Argopecten* entre el Pacífico Este, Caribe y Atlántico Oeste, desde hace 50 a 33 Ma es desconocido (**Figura 12**).

La presencia del género *Argopecten* en el Caribe pudo ocurrir desde al menos la transición del Eoceno al Oligoceno

La ubicación de los registros fósiles del género *Argopecten* (84,85) (**Tabla Suplementaria 4**), indican que este linaje pudo distribuirse entre la costa del Pacífico y Atlántico desde al menos hace 33-28 Ma. La disminución progresiva del nivel del mar durante el Eoceno tardío, con un pico máximo durante la Transición del Eoceno al Oligoceno (EOT, por sus siglas en inglés, ~33 Ma) (169), pudo llevar al aumento en el número de islas y bancos someros en esta región, y en consecuencia, reducir el flujo de la corriente circuntropical, limitando el intercambio entre el Atlántico, el Caribe y el Pacífico (170). Estas condiciones pudieron propiciar la dispersión del linaje del género *Argopecten* en el Caribe, como de otras especies de invertebrados, al incrementar las áreas para su asentamiento (**Figura 13**).

La ocupación de especies desde otras regiones al Caribe alrededor del EOT aún se encuentra en discusión. Autores proponen que la migración de especies de mayores latitudes al Ecuador pudo ocurrir desde el Eoceno Medio producto de la disminución gradual de la temperatura (166). En contraste, el cambio en la presencia de especies de

equinoideos de la isla de Jamaica, al norte del Caribe sugiere que este proceso pudo ser más pausado y abarcar desde el Eoceno Medio al fin del Oligoceno. Estas especies corresponderían a inmigrantes de otras regiones, ya que comparten más similitudes con la fauna actual en comparación a las comunidades más antiguas. Por lo que, se sugiere que podrían ser posibles precursores de la fauna moderna (171), análisis moleculares posteriores permitirían evaluar esta hipótesis.

La extinción de invertebrados marinos en la región del Caribe, similar al declive selectivo de moluscos de aguas cálidas durante la transición EOT en el Golfo de México (172), pudo propiciar la apertura de nuevos nichos y/o disminuir la presencia de depredadores en la región. No obstante, es necesaria mayor investigación y evidencia fósil para evaluar si estas u otras posibles interacciones pudieron favorecer el establecimiento del linaje de *Argopecten* en la región.

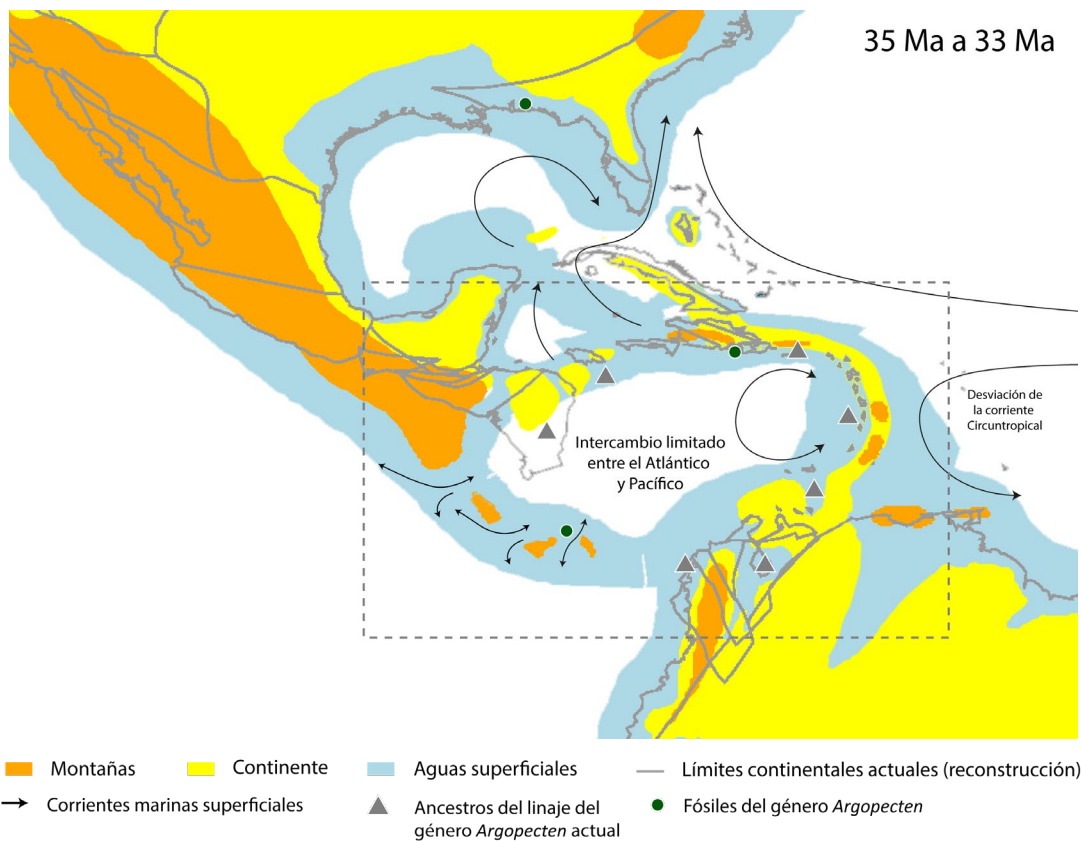


Figura 13. Zona hipotética (recuadro) donde se pudo encontrar el ancestro común de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* durante el Oligoceno (35 Ma a 33 Ma). Reconstrucción paleoceanográfica adaptada a partir Cao (163) e Iturralde-Vinent (173). Datos fósiles en la **tabla suplementaria 4**.

Posterior al EOT, se restableció el flujo de la corriente circuntropical y conllevó a un aumento en el predominio de las especies de corales de aguas cálidas durante el Oligoceno temprano y medio, indicador de un aumento de la temperatura superficial del mar (**Figura 14**) (169). Durante este periodo, se sugiere que el linaje del género *Argopecten* pudo permanecer con una distribución limitada en el Caribe. Un mayor número de investigaciones paleoceanográficas y paleontológicas son necesarias para explorar la historia del género en la región del Atlántico, así como, acotar la posible distribución del linaje del género *Argopecten*, entre ellos el ancestro de *A. purpuratus* y *A. ventricosus*, en el Pacífico Central Este y el Caribe.

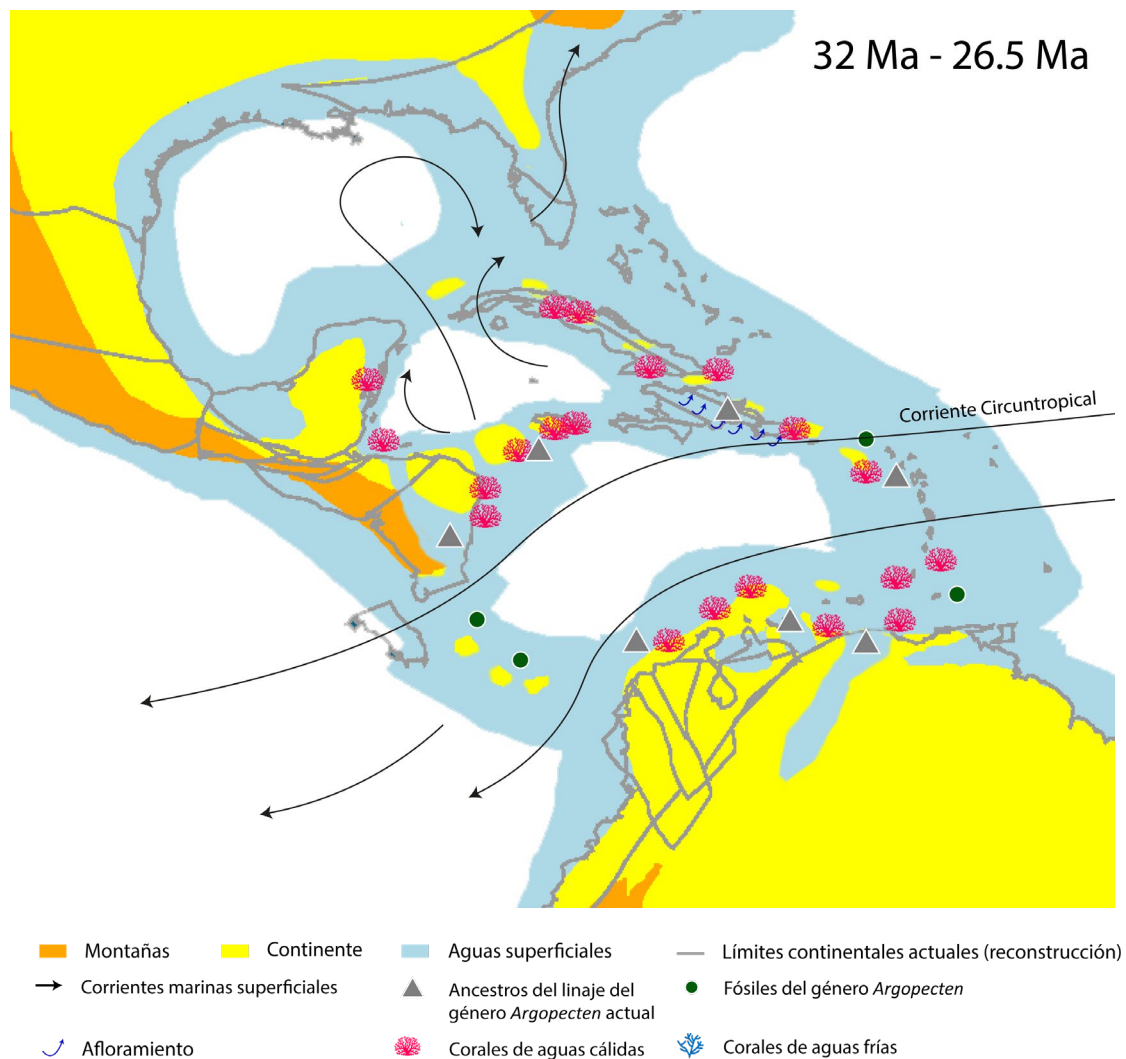


Figura 14. Predominio de un ambiente marino cálido en el Caribe durante el Oligoceno temprano y medio. Reconstrucción paleoceanográfica adaptada a partir Cao (163) e Iturralde-Vinent (173). Datos fósiles en la **tabla suplementaria 4**.

La divergencia de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* podría remontarse al Oligoceno tardío

Estimamos que la divergencia entre ambas especies ocurrió hace 26.62 Ma (HPD 95%: 23.37 Ma – 30.01 Ma; DS: 1.74), por tanto, la divergencia de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* podría ser más antigua que la propuesta por Waller (6 – 4 Ma) (1969) (8). La fecha estimada coincidiría durante la transición de un ambiente con el predominio de una menor temperatura durante el Oligoceno (33.9 Ma – 23.03 Ma) -comparado al Eoceno- al calentamiento del Oligoceno tardío (~26.5 a 24 Ma) (*late oligocene warming*, en inglés) y al ingreso a un nuevo periodo cálido. No obstante, este último periodo se mantendría con una temperatura inferior a la alcanzada en el Eoceno (**Figura 15**) (174).

Durante el fin del Oligoceno, un enfriamiento ocurrió en el Caribe debido al ingreso de las aguas frías del Pacífico a esta región, producto de la reorganización de las corrientes globales tras el cierre del Pasaje de Tetis y ensanchamiento del pasaje de Drake (175).

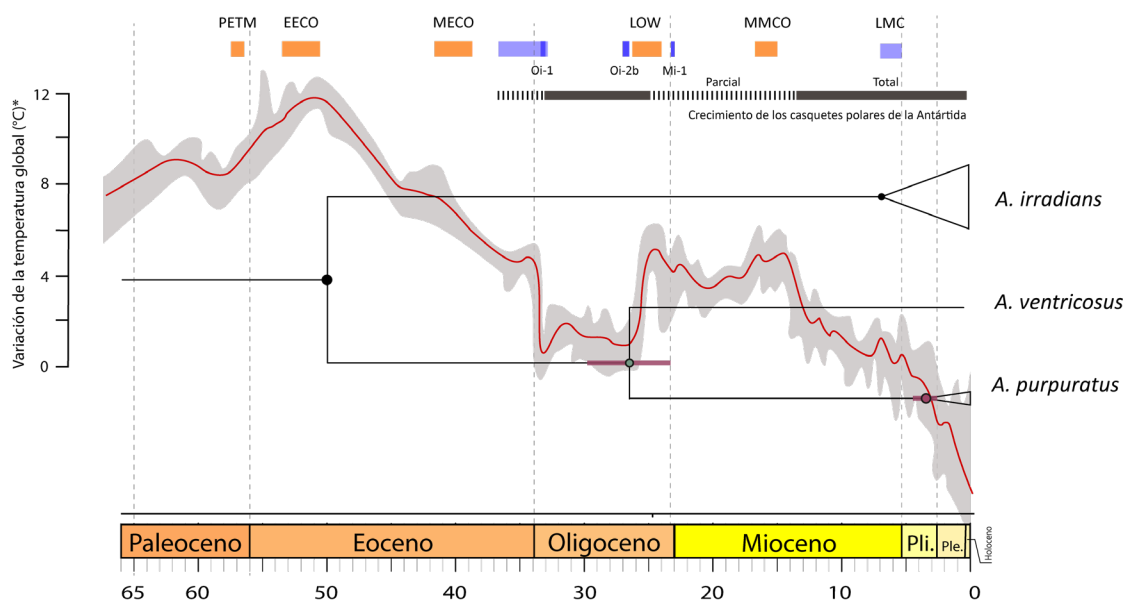


Figura 15. Ubicación cronoestratigráfica de la divergencia del *A. irradians*, *A. purpuratus* y *A. ventricosus*. La tendencia de la temperatura global fue adaptada a partir de (176), periodos en el tiempo geológico agregados a partir de (177), (178), (179) y (174). Barras continuas de color negro indican crecimiento continuo de los casquetes polares, barras discontinuas indican crecimiento parcial. PETM: Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno. MECO: Óptimo Climático del Eoceno Medio, Oi-1: Glaciación del Oligoceno temprano, Oi-2b: Glaciación del Oligoceno tardío, Mi-1: Glaciación del Mioceno temprano. MMCO: Óptimo Climático del Mioceno Medio, LMC: Enfriamiento del Mioceno Medio.

El efecto del ingreso de aguas frías del Pacífico hacia el Caribe sobre la distribución de las especies marinas extintas y actuales aún se encuentra en discusión. Más del 50% de los géneros de corales de ambientes tropicales en el Caribe se extinguieron durante el fin del Oligoceno al Mioceno (**Figura 16 y 17**) (169,180). En contraste, sobrevivieron especies tolerantes a aguas frías y a un aumento de turbiedad asociados a un predominio del afloramiento en la región (169). Por otro lado, se propone el aumento de la diversidad de decápodos en este mismo periodo, producto de la abundancia de nichos propicios para este grupo (170). Mientras que en bivalvos y gastrópodos no asociados a corales no ocurrió una disminución significativa en la diversidad (169).

Asimismo, la desaparición progresiva de especies marinas sensibles a cambios en la temperatura, como los corales (169), pudo contribuir a la aparición de nuevos nichos en el Caribe para el establecimiento del ancestro del género *Argopecten* que diversificó hasta alcanzar 7 especies descritas en el Istmo de Panamá y al menos dos en el este del Pacífico a partir del Mioceno tardío y Plioceno temprano (181).

Por otro lado, la presencia de corales característicos de ambientes cálidos e invertebrados marinos (foraminíferos, moluscos y corales) de ambientes fríos de manera simultánea, sugiere una diferencia en los ambientes marinos (182) que pudo favorecer la diversificación de invertebrados. Se sugiere que pudo haber zonas protegidas de la influencia del afloramiento con aguas más cálidas, y otras más frías por la influencia de la misma en Puerto Rico y el Caribe (**Figura 16**) (182).

La divergencia de las especies entre el Oligoceno y Mioceno, que habitan actualmente en el Océano Atlántico y Pacífico, también estaría soportada por la reconstrucción filogenética calibrada con información fósil del género *Octopus*. Este estudio revela la divergencia hace 29.1 Ma (95% HPD: 43 Ma a 18 Ma) de las especies que habitan actualmente en el Pacífico y Atlántico (*O. vulgaris* y *O. briareus*) (158). Por otro lado, sugiere la divergencia hace 18.6 Ma (95% HPD: 24 Ma a 12 Ma) de las especies que habitan actualmente en el Pacífico noreste (*O. bimaculatus*, *O. bimaculoides*) y Pacífico sudeste (*O. cf. oculifer*, *O. hubbsorum* y *O. mimus*) (158). Reconstrucciones filogenéticas de otros géneros que habitan desde Pacífico Noreste al Pacífico Sudeste (ej. especies de los géneros *Navanax* (156), *Aplysia* (155), *Felimare* (159), etc.)

complementarían el desarrollo de hipótesis biogeográficas sobre la diversificación de especies que habitan en el HCLME.

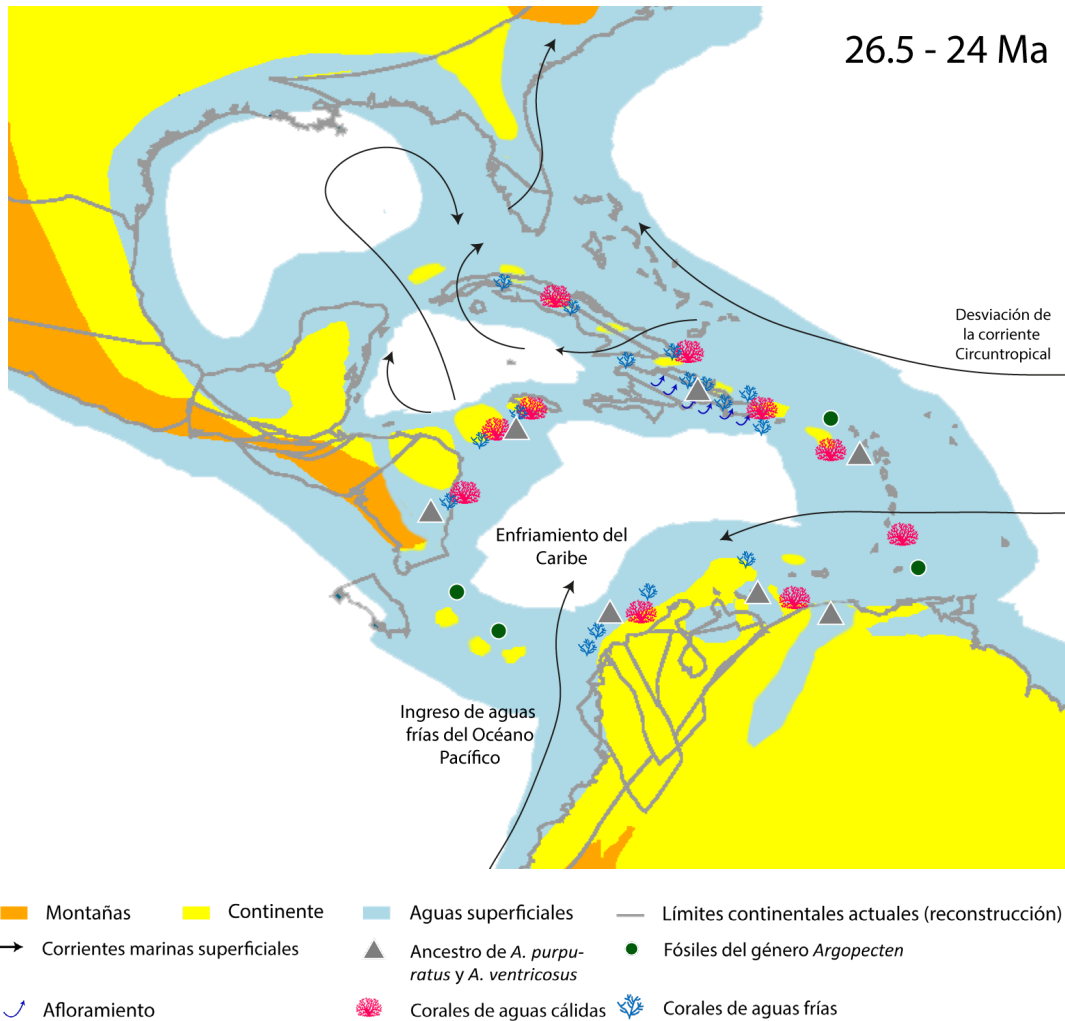


Figura 16. Coexistencia de ambientes marinos cálidos y fríos en el Caribe durante el fin del Oligoceno que pudo propiciar la divergencia de los ancestros de *A. purpuratus* y *A. ventricosus*. Reconstrucción paleoceanográfica adaptada a partir Cao (163) e Iturralde-Vinent (173). Datos fósiles en la **tabla suplementaria 4**.

La dispersión del ancestro de *A. purpuratus* en el Pacífico Sur pudo ocurrir en un amplio rango de tiempo

La dispersión del ancestro de *A. purpuratus* en la costa sudamericana pudo ocurrir al menos desde el Mioceno temprano (~23.03 Ma) y anterior al fin del Plioceno (~2.58 Ma), debido a la presencia fósil de *A. purpuratus* en Chile datada entre 2.60 Ma a 1.54 Ma (132). Datos moleculares soportan un segundo pulso de divergencia del

género *Octopus* hace 8 Ma (95% HPD: 12.6 Ma a 5.2 Ma) entre las especies que habitan actualmente en el Caribe (*O. maya*) y Brazil (*O. hummelincki* y *O. insularis*) con respecto a las que habitan en el Pacífico (*O. hubbsorum* y *O. mimus*). Esta evidencia sugiere que la separación y dispersión de especies marinas de aguas superficiales fuera de la región de Centroamérica también pudo ocurrir mucho antes que el cierre definitivo del Istmo de Panamá (~3 Ma) (158).

Una posible ruta de dispersión del ancestro de *A. purpuratus* hacia el Noroeste de Sudamérica pudo estar favorecida por el flujo de la corriente superficial circuntropical en dirección este a oeste, así como la presencia de islas transitorias entre el Caribe y Sudamérica (**Figura 17**) (170). Se sugiere que la adaptación a ecosistemas de afloramiento, predominantes en el Caribe desde hace 24 Ma hasta al menos 12 Ma (169,182), pudo ser clave para el establecimiento de los ancestros de *A. purpuratus* en la costa sudamericana.

Por ejemplo, se ha encontrado condiciones de una alta cantidad de nutrientes, producto de elevado depósito fluvial y/o afloramiento, en formaciones del fin del Oligoceno al Mioceno Temprano en la costa de Colombia (Carmen de Bolívar) (183). Mientras que, la presencia de escamas de peces clupoides (ej. anchoveta y sardina) sugiere un ecosistema con alta productividad y una fuerte influencia del afloramiento frente a la costa peruana durante el Mioceno temprano (23 Ma – 16 Ma) (184).

La dispersión de moluscos de aguas cálidas a mayores latitudes desde el Ecuador pudo limitarse por el sistema de afloramiento y una menor temperatura en la costa peruana durante el Mioceno Medio y Tardío (184). Sin embargo, no se ha explorado si especies tropicales de invertebrados marinos, particularmente bivalvos, adaptadas a sistemas de afloramiento podrían haberse dispersado hasta la costa de Perú y/o Chile durante el Mioceno. Por tanto, es necesaria una evaluación biogeográfica y filogenética comparativa con otros bivalvos que cohabiten con *A. purpuratus*, compartan su distribución y sean favorecidas por eventos El Niño para evaluar esta hipótesis.

Las condiciones cálidas habrían persistido entre 12°S y 28°S frente a la costa de sur de Perú y central de Chile con temperaturas cálidas superiores a 20°C desde el Mioceno Tardío hasta hace 4.5 Ma (Plioceno temprano) en base al registro fósil (185,186). En comparación, a la temperatura actual (mín: 12°C – máx: 16°C), inferior a

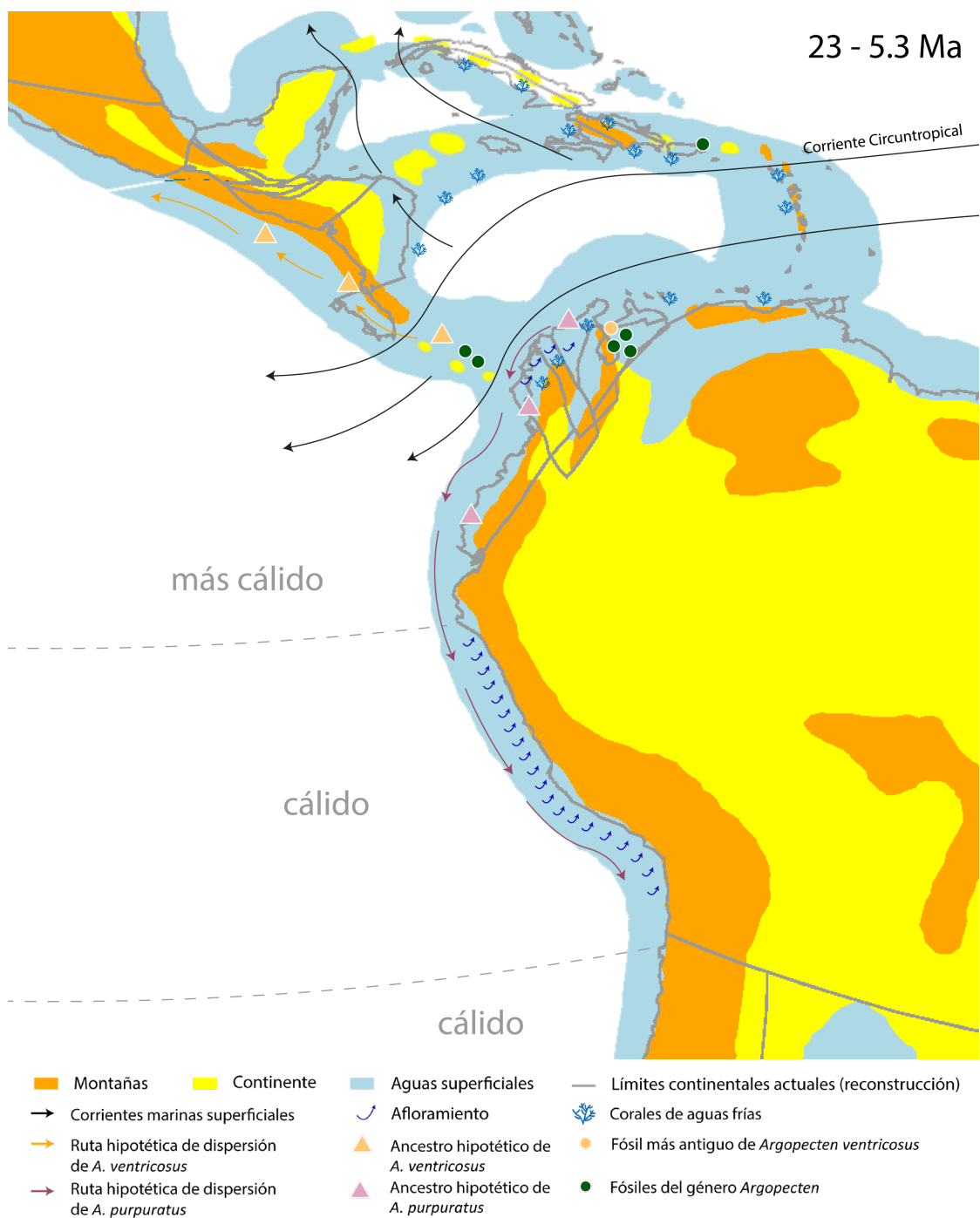


Figura 17. Ruta hipotética (línea púrpura) de la dispersión de los ancestros del linaje de *A. purpuratus* hacia el Pacífico Sureste y ancestros del linaje de *A. ventricosus* (línea naranja) hacia el Pacífico Noreste. La mayoría de fósiles del género *Argopecten* ha sido en Cabo Falcón (Venezuela) durante el Mioceno y Plioceno). Reconstrucción paleoceanográfica adaptada a partir Cao (163) e Iturralde-Vinent (173). Datos de los fósiles señalados se encuentran en la **tabla suplementaria 4**.

la alcanzada durante el fin del Plioceno temprano (185). Durante este periodo, es posible que ancestros de *A. purpuratus* pudieran haber alcanzado el rango de distribución actual (5° a 25°S) (**Figura 17**), a partir del cual pudo extenderse más al sur, donde el predominio de menores temperaturas pudo favorecer la adaptación a condiciones similares al ecosistema de Humboldt actual frente a la costa peruana.

El ancestro común más reciente de *A. purpuratus* habría divergido en el Plioceno

Estimamos la divergencia del linaje de *A. purpuratus* hace 3.58 Ma (95% HPD 2.82 Ma a 4.89 Ma; DS: 0.59), es decir, durante el intervalo cálido del Plioceno (4.5 Ma a 3 Ma), considerado como un periodo con condiciones similar a El Niño permanente (187). Temperaturas más elevadas a las actuales (min: +3°C y máx: +9°C) predominaron frente al margen costero de Perú y norte de Chile al menos hasta hace 3 Ma (188,189). Además, se sugiere que el afloramiento de aguas ricas en nutrientes y la productividad del sistema estaría desacoplado de la temperatura superficial del mar frente al margen costero del Perú durante el Plioceno temprano hasta al menos hace 3 Ma (188).

El enfriamiento sostenido en latitudes superiores a 28°S durante el Plioceno (190), pudo limitar la distribución del ancestro común más reciente de *A. purpuratus* y contribuir a su dispersión en dirección norte conllevando al asentamiento de especies adaptadas a bajas temperaturas a menores latitudes durante el Plio-Pleistoceno (**Figura 18**) (12). La presencia fósil de *A. purpuratus*, *Mesodesma donacium*, *Gari solida*, entre otras especies que actualmente habitan en mayores latitudes, encontrados en la formación Taime (4.1°S-5°S) (Piura) durante este mismo periodo (191), sugiere la presencia de aguas más frías que las actuales frente a la costa norte del Perú. Esta condición podría posibilitar una posible migración de sur a norte de especies adaptadas a bajas temperaturas.

La extinción masiva del Plio-Pleistoceno de grupos de vertebrados e invertebrados marinos estuvo principalmente asociada a la reducción de zonas neríticas como producto de la disminución de la temperatura global (157,192). Frente a la costa

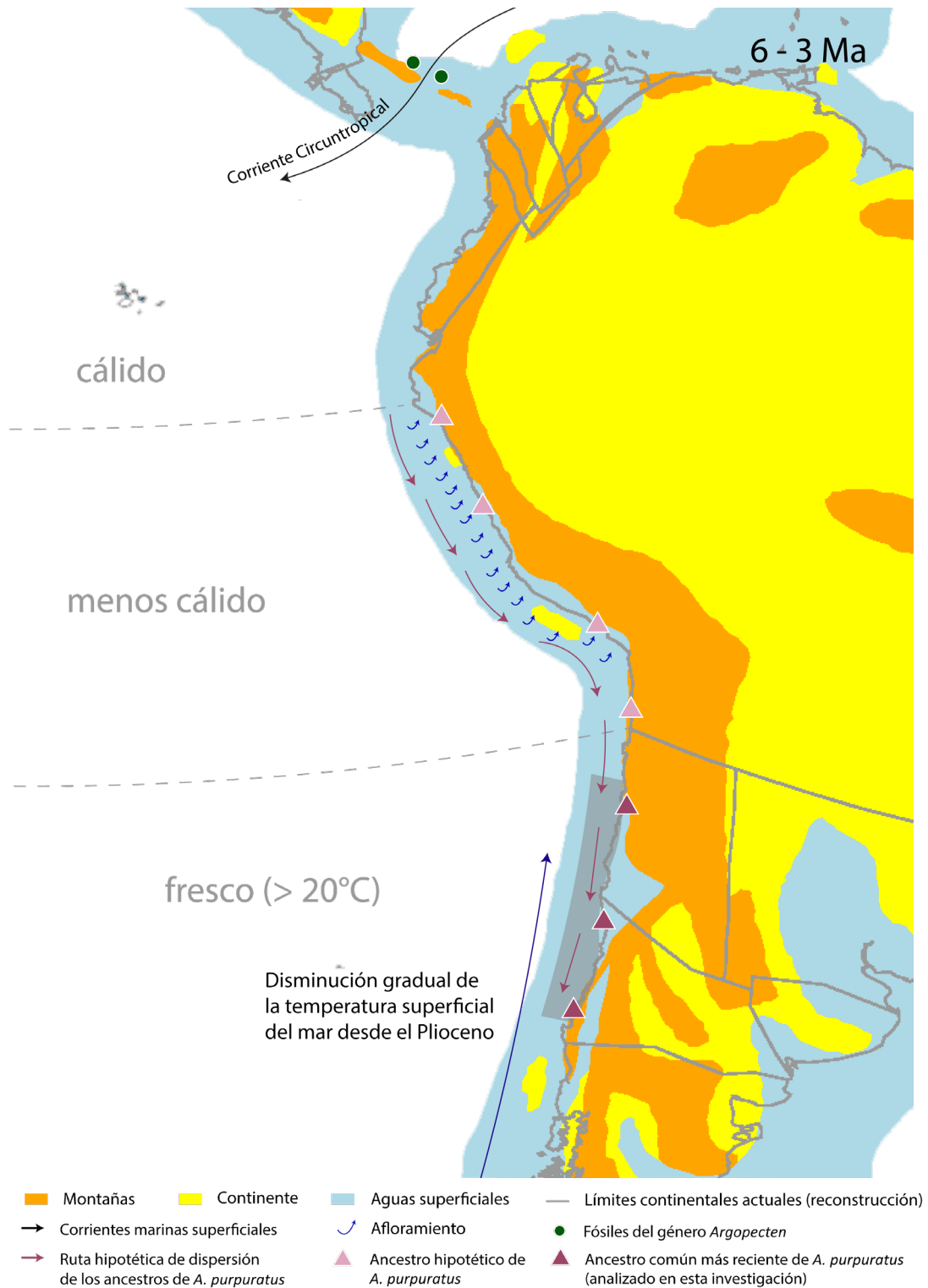


Figura 18. Ruta hipotética de la dispersión del (los) ancestro(s) de *A. purpuratus* en el Pacífico Sureste durante el fin del Mioceno al inicio del Pleistoceno. La posible zona de divergencia del ancestro común más reciente de *A. purpuratus* indicada en la zona sombreada (gris). La temperatura al norte y centro de Chile pudo ser superior a 20°C hasta hace 4.5 Ma según datos fósiles (186). Sin embargo, fue disminuyendo progresivamente hasta la temperatura actual. Reconstrucción paleoceanográfica adaptada a partir Cao (163), Iturralde-Vinent (173) y DeVries (184). Datos de los fósiles señalados se encuentran en la **tabla suplementaria 4**.

del centro de Perú hasta el sur de Chile, se estima una reducción del 66% en el número de grupos de bivalvos (157). Por el contrario, las formas infaunales, es decir, tolerantes a ambientes anóxicos, con un amplio rango de distribución y de gran tamaño mostraron una menor probabilidad de extinción (157).

Por tanto, se sugiere que este evento pudo ser crucial para la selección de poblaciones de *A. purpuratus* adaptadas a ambientes fríos y con alta turbiedad, con una fuerte asociación al bentos. Sin embargo, no está clara esta relación con la supervivencia en ambientes con una zona mínima de oxígeno somera como es el actual ecosistema de Humboldt (157,185). Asimismo, el aumento en la variabilidad climática en el Pleistoceno (192), pudo contribuir a mantener su tolerancia a condiciones El Niño hasta la actualidad (11). Son necesarios más investigaciones ecológicas, paleontológicas y filogenéticas de otros invertebrados marinos con un rango geográfico y/o historia de vida similar a *A. purpuratus* para evaluar estas hipótesis.

La ocurrencia de El Niño en la costa peruana favorece a ciertas especies como al gastrópodo *Stramonita chocolata* y el pulpo *Octopus mimus* por el aumento de recursos, además de *A. purpuratus*. Si bien *S. chocolata* no cuenta con estudios filogenéticos, la reconstrucción filogenética de *O. mimus* sugiere una divergencia con respecto a las especies del género *Octopus* del Atlántico hace 8 Ma (95% HPD 10 Ma – 6 Ma). Mientras que, la divergencia de *Octopus hubbsorum*, que habita desde Baja California a Colombia, con respecto a su especie hermana *O. mimus* habría ocurrido hace 0.7 Ma (95% HPD 1.7 Ma – 0.5 Ma) (193). Por tanto, la historia detrás de su proceso de diversificación y dispersión en la región pudo ser diferente a *A. purpuratus*.

En contraste, bivalvos como *Mesodesma donacium* y *Gari solida* no soportan el aumento de temperatura y su mortandad aumenta durante la ocurrencia de El Niño (194). La reconstrucción filogenética de estas, como las otras especies encontradas al norte de su distribución actual en la formación Taime (Piura) (191), podrían contribuir a complementar la historia de la biodiversidad en el sur del HCLME.

¿A. purpuratus en el Pacífico noreste?

Los registros fósiles de *A. purpuratus* en California, datados entre el Plioceno y Pleistoceno, sugieren un amplio rango de distribución de esta especie durante este periodo, mas es necesaria una revisión taxonómica para confirmar la ocurrencia de las especies en el Pacífico Noreste. Por ejemplo, *Pecten purpuratus* (= *A. purpuratus*) está datada en una formación del Plioceno (5.33 – 2.58 Ma) (195). Por otro lado, representantes fósiles de la especie son conocidos del Plioceno del sur de California y Baja California, así como, del Pleistoceno en el noroeste de Perú según Grant & Gale (1931, p. 209) en Waller (8) y desde el fin del Plioceno en DeVries (191). El registro fósil en el centro del Perú se reanuda durante el Pleistoceno y el Holoceno (184).

Se sugiere que la dispersión a mayores latitudes pudo ocurrir durante la transición Plio-Pleistoceno, producto de la disminución sostenida de la temperatura a nivel global. Su desaparición del Pacífico Ecuatorial podría ser posterior al cierre del Istmo de Panamá (~3 Ma), producto del subsecuente aumento de la temperatura en la región que favoreció la presencia de especies tropicales y coincidió con la disminución del género *Argopecten* en el Pacífico a dos especies: *A. purpuratus* y *A. ventricosus* (181). Sin embargo, no se tiene registro de la ocurrencia fósil de la primera en dicho estudio. Añadido a ello, no hay registro fósil de *A. purpuratus* en la costa norte de Sudamérica o Centroamérica del Pacífico Este durante el Pleistoceno que podrían sugerir su dispersión a menores latitudes.

La ausencia de poblaciones de *A. purpuratus* al norte de su distribución actual [Paita (5°04'S, 81°06'O) - Perú (7)] se ha atribuido a la competencia con otras especies, aumento de depredadores y ser proclive a infecciones por parasitismo en aguas más cálidas (194). Sin embargo, también se describió a *A. purpuratus* en Nicaragua [ver (Grau, 1959) en Waller (8)], por lo que no se podría descartar la ocurrencia de incursiones a menores latitudes de esta especie en la actualidad. Más investigaciones acerca del comportamiento y/o fisiología de esta especie ante la variabilidad de la ocurrencia de El Niño Oscilación Sur podrían contribuir a comprender su plasticidad ecológica en el Pacífico Sureste.

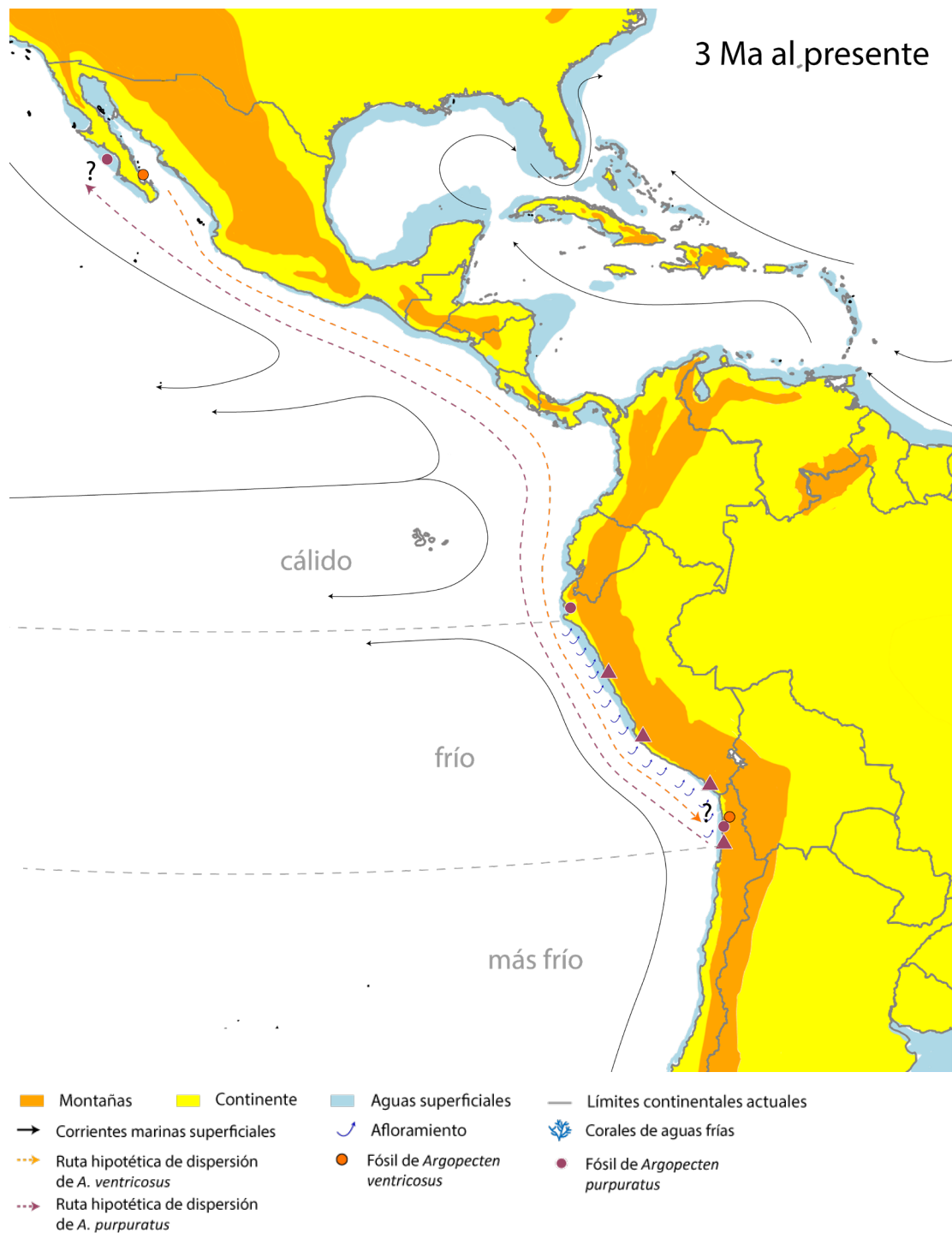


Figura 19. Posible ruta de dispersión de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* respectivamente en el Pacífico Este posterior al cierre definitivo del Istmo de Panamá. Mapa elaborado a partir del ETOPO1 Global Relief Model de la NOAA (<https://www.un-spider.org/es/node/11192>) y DeVries (184). Datos de los fósiles señalados se encuentran en la **tabla suplementaria 4**.

La historia de *A. ventricosus* podría complementar la comprensión de la distribución actual de *A. purpuratus*

Los fósiles más antiguos de *A. ventricosus*, hasta el momento, están datados entre 14 Ma a 11 Ma (Mioceno Medio) y, en su mayoría, provienen de Cabo Falcón (Venezuela) (131) ubicado en el margen costero del este de Sudamérica, es decir, adyacente al Atlántico. Posteriormente, su registro fósil se reanuda durante el Plioceno (5.3 Ma a 2.58 Ma), encontrado en Baja California (México) (196).

La dispersión de esta especie al Océano Pacífico pudo ser al menos anterior a hace 5 Ma. El aumento en el número de especies del género *Argopecten* durante el fin del Mioceno al Plioceno en el Caribe podría indicar espacios favorables para su asentamiento, hasta su declive en la transición Plio-Pleistoceno (~3 Ma) tras el cierre del Istmo de Panamá (181). Sin embargo, a medida que la temperatura disminuyó, *A. ventricosus* puede haber reducido su distribución a menores latitudes progresivamente hasta alcanzar a su distribución actual.

La presencia de *A. ventricosus* (= *A. circularis*) en Mejillones (23°S) al sur de Chile estimada entre 2.60 Ma a 1.50 Ma (132), nos puede sugerir la ocurrencia de periodos transitorios cálidos producto del establecimiento de la El Niño Oscilación Sur (ENSO, por sus siglas en inglés) (~2.3 Ma) que podría permitir su dispersión a mayores latitudes durante el Pleistoceno (197). Incluso, se ha estimado que la gradiente entre el Pacífico Oeste y Pacífico Este junto al fortalecimiento de la celda de Walker podría ocurrir desde al menos 3.8 Ma (198).

De manera similar, la ocurrencia de conjuntos de taxones cálidos (TAMAs, por sus siglas en inglés), incluyendo a *A. ventricosus*, en lagunas someras entre hace 6500 a 4300 años en Santa (8°S), el centro del Perú, (199) pudo estar influida por la ocurrencia de El Niño. Reconstrucciones filogenéticas de las especies que integran los TAMAs permitiría complementar la historia de la biodiversidad en el HCLM, desde la perspectiva de especies que actualmente se distribuyen en la Provincia Panámica. Sin embargo, es necesaria mayor investigación que relacione la distribución de invertebrados frente al margen costero del Pacífico en Sudamérica con respecto a la influencia de la variabilidad del ENSO en el Pacífico sudeste durante el Holoceno (200), así como durante el Plioceno y el Pleistoceno.

Investigaciones futuras

La comparación de mitogenomas permite analizar rearrreglos de genes y su composición nucleotídica para la identificación taxonómica, resolución filogenética e inferir los posibles escenarios para la diversificación de este genoma (201). Asimismo, se puede detectar sitios de selección positiva según su ambiente como la relación entre los genes participantes en la fosforilación oxidativa (OXPHOS) para la adaptación de decápodos a ambientes anóxicos en respiraderos hidrotermales (202). Otro ejemplo, es la identificación de genes mitocondriales bajo selección para la adaptación a diferentes ambientes en una amplia distribución geográfica con diversos géneros de pingüinos como *Spheniscus*, *Pygoscelis*, *Eudyptula*, entre otros (203). Por tanto, el estudio comparativo de mitogenomas del género *Argopecten* podría revelar más información acerca de su diversificación en los diferentes ambientes en el Océano Pacífico y Océano Atlántico.

Por otro lado, estudios de genómica comparada permitirían evaluar la presencia o ausencia de genes involucrados en la respuesta a la adaptación a variaciones en la temperatura (204), respuesta inmune (205), desarrollo del manto (206), entre otros. Asimismo, los cambios en la arquitectura del genoma como rearrreglos o duplicaciones genéticas de regiones involucradas en rutas metabólicas o su desarrollo permite proponer hipótesis evolutivas al comparar diferentes grupos taxonómicos. Por ejemplo, la comparación del genoma de la ostra *Crassostrea hongkongensis* con genomas de bivalvos ha permitido sugerir los cambios genéticos involucrados en el cambio de la adhesión al sustrato por biso a cimentación, así como el desarrollo asimétrico de la concha (207).

Estudios transcriptómicos sobre la regulación de la expresión de distintas rutas metabólicas involucrados en la respuesta a variaciones ambientales en la disponibilidad de oxígeno, temperatura, contaminantes y energía permiten comprender las diferencias en la adaptación de especies relacionados en un amplio rango geográfico como en el género *Mytilus* (208), así como evaluar su respuesta ante cambios ambientales (209). En el caso de estudio de *A. purpuratus* y *A. ventricosus*, permitiría evaluar su respuesta en tres ambientes distintos: el ecosistema Tropical del Pacífico Este (Provincia Panámica),

la zona norte del HCLME y su cohábitat entre los 5.1°S y 5.9°S (7), considerada una zona de transición entre ambos ecosistemas (210).

8. CONCLUSIÓN

La calibración de la reconstrucción filogenéticas con datos fósiles repliega la edad estimada para los nodos, en contraste, a los resultados obtenidos solo con secuencias mitogenómicas. La topología resultante en ambos análisis concuerda con reconstrucciones filogenéticas previas para la familia Pectinidae (10,20,24). Asimismo, se soporta la cercanía entre *A. purpuratus* y *A. ventricosus* como taxas hermanas, concordando con las relaciones filogenéticas encontradas en Puslednik (24) y Xin (9). En contraste a, la hipótesis filogenética de Waller (8).

La divergencia de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* dataría de hace 26.62 Ma (HPD 95%: 23.37 Ma – 30.01 Ma) durante el fin del Oligoceno, y sería más antigua que la hipótesis de Waller (1969) entre 6 Ma a 4 Ma (8). Cambios en la composición de la fauna en el Caribe, pudieron favorecer la diversificación de los ancestros de estas especies producto de la incursión de aguas frías del Pacífico en esta región (169,180). La heterogeneidad en la presencia del afloramiento en la zona del Caribe (169) también pudo contribuir a su diversificación y, en consecuencia, una adaptación a este entorno pudo ser vital para su dispersión y supervivencia del ancestro de *A. purpuratus* en el HCS.

La antigüedad del linaje de *A. purpuratus* se estima hace 3.58 Ma (95% HPD 2.82 Ma a 4.89 Ma; DS: 0.59), es decir, durante el intervalo cálido del Plioceno (4.5 Ma a 3 Ma) reflejado en un aumento de la temperatura superficial del mar frente a la costa de Perú y Chile (188,189). La ruta de dispersión y la antigüedad de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* en el Pacífico Sudeste aún se encuentra por resolver, pero en base a su presencia fósil al menos se sugiere que pudo ser anterior al fin del Plioceno para la primera (191) y anterior al fin del Pleistoceno temprano para la segunda (132).

La dispersión del ancestro de *A. purpuratus* a mayores latitudes en el centro y sur de Chile pudo contribuir a su adaptación progresiva a ambientes fríos. Posteriormente, el enfriamiento progresivo del Plio-Pleistoceno pudo favorecer su asentamiento en menores latitudes (12). Más aún, la presencia de moluscos y bivalvos marinos, incluido *A. purpuratus*, que actualmente tienen una distribución más al sur en

la costa norte del Perú nos sugiere temperaturas más frías que las actuales en esa región (191). Por otro lado, la ocurrencia de *A. purpuratus* en Centroamérica [ver (Grau, 1959) en Waller (8)] y California [ver Grant & Gale (1931, p. 209) en Waller (8)] aún debe ser resuelta.

Intervalos variables de incremento y disminución de la temperatura superficial del mar durante el Plio-Pleistoceno hasta la actualidad pudieron contribuir a evitar la pérdida de su adaptación a ambientes cálidos, favoreciendo a *A. purpuratus* en intervalos cálidos durante periodos El Niño (11). Para concluir, la historia de *A. ventricosus* podría ayudarnos a comprender la variabilidad del ENSO y su influencia en otras especies de ambientes cálidos y complementar la historia de las especies en el HCS. Serán necesarios más estudios integrales incorporando genómica comparativa para evaluar las firmas de adaptación ambos *Argopecten* y explorar su historia biogeográfica.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Miloslavich P, Klein E, Díaz JM, Hernández CE, Bigatti G, Campos L, et al. Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: Knowledge and gaps. PLoS One. 2011;6(1).
2. Gutiérrez D, Akester M, Naranjo L. Productivity and sustainable management of the Humboldt Current Large Marine Ecosystem Under Climate Change. Environ Dev. 2016;17:126–44.
3. Montecino V, Lange CB. The Humboldt Current System: Ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies. Prog Oceanogr. 2009;83(1–4):65–79.
4. Chavez FP, Bertrand A, Guevara-Carrasco R, Soler P, Csirke J. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. Prog Oceanogr. 2008;79:95–105.
5. Ramírez F, Afán I, Davis LS, Chiaradia A. Climate impacts on global hot spots of marine biodiversity. Sci Adv. 2017;3(2):1–8.
6. Kluger LC, Taylor MH, Wolff M, Stotz W, Mendo J. From an open-access fishery to a regulated aquaculture business: the case of the most important Latin American

- bay scallop (*Argopecten purpuratus*). *Rev Aquac.* 2019;11(1):187–203.
7. Mendo J, Wolff M, Mendo T, Ysla L. Scallop Fishery and Culture in Peru. In: Shunway S, Parsons G, editors. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Elsevier B.V.; 2016. p. 1089–109.
 8. Waller TR. The Evolution of the *Argopecten gibbus* Stock (Mollusca: Bivalvia), with Emphasis on the Tertiary and Quaternary Species of Eastern North America. *Mem The Paleontol Soc.* 1969;3(5):1–125.
 9. Xin ZZ, Liu Y, Li CF, Zhang DZ, Jiang SH, Zhang H Bin, et al. Mitochondrial genome of *Argopecten irradians* reveals higher-level phylogenetic relationships in Anisomyaria. *Int J Biol Macromol.* 2018;117:1089–92.
 10. Smedley GD, Audino JA, Gula C, Porath-Krause A, Pairett AN, Alejandrino A, et al. Molecular phylogeny of the Pectinoidea (Bivalvia) indicates Propeamussiidae to be a non-monophyletic family with one clade sister to the scallops (Pectinidae). *Mol Phylogenet Evol.* 2019;137(March):293–9.
 11. Wolff M. Population Dynamics of th Peruvian scallop *Argopecten purpuratus* during the Niño Phenomenon of 1983. *Can J Fish Aquat Sci.* 1987;44:1684–91.
 12. Rosenfeld S, Aldea C, López Z, Maturana CS, Ojeda J, Bahamonde F, et al. Unveiling the unknown phylogenetic position of the scallop *Austrochlamys natans* and its implications for marine stewardship in the Magallanes Province. *Sci Rep.* 2021;11:1–11.
 13. Heath TA, Huelsenbeck JP, Stadler T. The Fossilized Birth–Death process for coherent calibration of divergence-time estimates. *PNAS.* 2014;e2957-66.
 14. Zhang Z-Q. Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013). *Zootaxa.* 2013;1(1):1–82.
 15. Khan BM, Liu Y. Marine Mollusks: Food with Benefits. *Compr Rev Food Sci Food Saf.* 2019;18:548–64.
 16. Vinther J. The Origins of Molluscs. *Front Palaentology.* 2015;58(Part 1):19–34.
 17. Vaugh CC, Hoellein TJ. Bivalve Impacts in Freshwater and Marine Ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst Evol Confl.* 2018;49:183–208.
 18. Wijsman J, Troost K, Fang J, Roncarati A. Global Production of Marine Bivalves Trends and Challenge. In: Smaal AC, Ferreira JG, Grant J, Oivind S, editors. *Goods*

- and Services of Marine Bivalves. 1st ed. Cham: Springer Open; 2019. p. 20.
19. Saavedra C, Peña JB. Phylogenetics of American scallops (Bivalvia: Pectinidae) based on partial 16S and 12S ribosomal RNA gene sequences. *Mar Biol.* 2006;150(1):111–9.
 20. Alejandrino A, Puslednik L, Serb JM. Convergent and parallel evolution in life habit of the scallops (Bivalvia: Pectinidae). *BMC Evol Biol.* 2011;11(164):1–9.
 21. Serb JM. Reconciling Morphological and Molecular Approaches in Developing a Phylogeny for the Pectinidae (Mollusca: Bivalvia). In: Shumway SE, Parsons GJ, editors. *Scallops Biology, Ecology, Aquaculture, and Fisheries*. 3rd ed. Elsevier B.V.; 2016. p. 1–29.
 22. Knights AM, Crowe TP, Burnell G. Mechanisms of larval transport: Vertical distribution of bivalve larvae varies with tidal conditions. *Mar Ecol Prog Ser.* 2006;326:167–74.
 23. Pineda J, Hare JA, Sponaugle S. Larval transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences of Population Connectivity. *Oceanography.* 2007;20(3):22–39.
 24. Puslednik L, Serb JM. Molecular phylogenetics of the Pectinidae (Mollusca: Bivalvia) and effect of increased taxon sampling and outgroup selection on tree topology. *Mol Phylogenet Evol.* 2008;48(3):1178–88.
 25. Huang D, Goldberg EE, Roy K. Fossils, phylogenies, and the challenge of preserving evolutionary history in the face of anthropogenic extinctions. *PNAS.* 2015;1–6.
 26. Adamkewicz L, Castagna M. Genetics of Shell Color and Pattern in the Bay Scallop *Argopecten irradians*. *J Hered.* 1988;79:14–7.
 27. Winkler FM, Estevez BF, Jollan LB, Garrido JP. Inheritance of the General Shell Color in the Scallop *Argopecten purpuratus* (Bivalvia: Pectinidae). *J Hered.* 2001;92(6):521–5.
 28. Turgeon DD, Lyons WG, Mikkelsen P, Rosenberg G, Moretzsohn F. Bivalvia (Mollusca) of the Gulf of Mexico. In: Feldeer DL, Camp DK, editors. *Gulf of Mexico- Origin, Waters and Biota Biodiversity*. Texas: Texas A&M University Press, College Station; 2009. p. 711–44.
 29. Clarke A. The scallop superspecies *Argopecten irradians* (Lamarck). *Malacologia.* 1965;2:161-188 e.

30. Wilbur AE, Gaffney PM. A genetic basis for geographic variation in shell morphology in the bay scallop, *Argopecten irradians*. Mar Biol. 1997;128:97–105.
31. Bert T, Wilbur A, Mcmillen-Jackson AL, Wilbur AE, Crawford C. Natural and anthropogenic forces shape the population genetics and recent evolutionary history of eastern United States bay scallops (*Argopecten irradians*). J Shellfish Res. 2009;30(3):583–608.
32. Liu X, Li C, Chen M, Liu B, Yan X, Ning J, et al. Draft genomes of two Atlantic bay scallop subspecies *Argopecten irradians irradians* and *A. i. concentricus*. Sci Data. 2020;7(1):1–8.
33. Waller R. Neogene Paleontology of the Northern Dominican Republic. 24. Propeamussiidae and Pectinidae (Mollusca: Bivalvia: Pectinoidea) of the Cibao Valley. Bull Am Paleontol. 2011;(381):204.
34. Granneman J, Baxley C, Bollinger M, Heil A, Laganke M, Levine E, et al. Evaluating the Impact of Recreational Harvest and Management Strategies for Bay Scallops *Argopecten irradians concentricus* in a Florida Gulf Coast Management Zone. Mar Coast Fish Dyn Manag Ecosyst Sci. 2021;13:413–32.
35. Wakida-Kusunoki AT. The bay scallop, *Argopecten irradians amplicostatus*, in northeastern The Bay Scallop, *Argopecten irradians amplicostatus*, in Northeastern Mexico. Mar Fish Rev. 2014;71:17–9.
36. Kennish MJ, Haag SM, Sakowicz GP. Seagrass decline in New Jersey coastal lagoons: A response to increasing eutrophication. In: Kennish MJ, Hans WP, editors. Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change. 1st ed. New York: CRC Press; 2010. p. 167–201.
37. Leverone JR, Geiger SP, Stephenson SP, Arnold WS, Leverone JAYR, Geiger SP, et al. Increase in Bay Scallop (*Argopecten irradians*) Populations Following Releases of Competent Larvae in Two West Florida Estuaries. J Shellfish Res. 2010;29(2):395–406.
38. Tettelbach ST, Peterson BJ, Carroll JM, Furman BT, Hughes SWT, Havelin J, et al. Aspiring to an altered stable state: rebuilding of bay scallop populations and fisheries following intensive restoration. Mar Ecol Prog Ser. 2015;529(1):121–36.
39. Chen M, Liu B, Ma B, Liu G, Cao W, Liu X, et al. Selection of a carotenoid-rich

- scallop strain, QN Orange, from the inter-specific hybrids between the bay scallop and the Peruvian scallop. *Aquaculture*. 2020;528(May):735513.
40. Geiger SP, Arnold WS, Stephenson S, Fischer K. Calico Scallop *Argopecten gibbus* Abundance on the Cape Canaveral Bed and on Florida's Gulf of Mexico Shelf. *Mar Coast Fish Dyn Manag Ecosyst Sci*. 2015;7:497–513.
 41. Barros J, Winkler FM, Velasco LA. Heritability, genetic correlations and genotype-environment interactions for growth and survival of larvae and post-larvae of the Caribbean scallop, *Argopecten nucleus* (Mollusca: Bivalvia). *Aquaculture*. 2018;1–39.
 42. Haaker PL, Duffy JM, Henderson KC, Parker D. The speckled scallop, *Argopecten circularis*, in Aqua Hedionda Lagoon, San Diego County, California. San Diego; 1988.
 43. Montes-Iturrizaga D. Gasterópodos y bivalvos marinos. 1°. Ruiz Effio M, editor. Lima: Fondo Editorial de la Universidad Científica del Sur; 2018. 258–260 p.
 44. Emerson WK, Hertlein LG. Pliocene and Pleistocene Invertebrates from Punta Rosalía, Baja California, Mexico. *American Museum Novitates*. 1960;(2004):1–8.
 45. Jordan EK. Expedition to Guadalupe island, Mexico, in 1922. *Proceeding Calif Acad Sci*. 1926;15(7):241–55.
 46. Arnold R. Tertiary and Quaternary Pectens of California. Ser C, *Syst Geol Paleontol*. 1906;76(47):268.
 47. Verrill A. On the Parasitic habits of Crustacea. *Am Nat*. 1869;239–50.
 48. Pilsbry H, Olsson A. A Pliocene fauna from Western Ecuador. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia*. 1941;93:1–79.
 49. Metcalf M. *American Morphological Society I*. *Science*. 1902;15(379):521–31.
 50. Dall W. Fossil mollusks from later Tertiary of California. *Proc United States Natl Museum*. 1878.
 51. PRODUCE. Anuario estadístico pesquero y acuicola 2017. Lima; 2018.
 52. Mariano Gutiérrez T, Jorge Castillo P, Laura Naranjo B, Akester MJ. Current state of goods, services and governance of the Humboldt Current Large Marine Ecosystem in the context of climate change. *Environ Dev*. 2017;22(February):175–90.

53. Uribe RA, Oliva ME, Aguilar S, Yamashiro C, Riascos JM. Latitudinal variation in the reproductive cycle of two bivalves with contrasting biogeographical origin along the Humboldt Current Upwelling Ecosystem. 2012;76:713–20.
54. Acosta-Jofré MS, Sahade R, Mendo J, González-Ittig RE, Laudien J, Chiappero MB. Population genetic structure and demographic history of the scallop *Argopecten purpuratus* from Peru and Northern Chile: implications for management and conservation of natural beds. *Hydrobiologia*. 2020;847(1):11–26.
55. Malaney JL, Cook JA. Using biogeographic history to inform conservation: the case of Preble’s meadow jumping mouse. *Mol Ecol*. 2013;22(24):6000–17.
56. Hoffmann WA, Franco AC. The importance of evolutionary history in studies of plant physiological ecology: examples from cerrados and forests of central Brazil. 2008;20(3):247–56.
57. Molina-Venegas R, Rodríguez MÁ, Pardo-de-Santayana M, Ronquillo C, Maberley DJ. Maximum levels of global phylogenetic diversity efficiently capture plant services for humankind. *Nat Ecol Evol*. 2021;5:583–8.
58. Ramirez P, Castañeda J, De La Cruz J, Galán J, Bances S. Caracterización de bancos naturales de invertebrados marinos comerciales y áreas de pesca artesanal. Región Lambayeque, Perú. Diciembre 2014. *Inf Inst Mar Perú*. 2017;44(1):93–104.
59. Marín A, Fujimoto T, Arai K. Genetic structure of the Peruvian scallop *Argopecten purpuratus* inferred from mitochondrial and nuclear DNA variation. *Mar Genomics*. 2013;9:1–8.
60. Arntz WE, Valdivia E, Zeballos J. Impact of El Niño 1982–83 on the commercially exploited invertebrates (mariscos) of the Peruvian shore. *Meeresforsch*. 1988;32(1):3–22.
61. Mendo J, Wolff M, Carbajal W, Gonzáles I, Badjeck M. Manejo y explotación de los principales bancos naturales de concha de abanico (*Argopecten purpuratus*) en la costa Peruana. En A. Lovatelli, A. Farías e I. Uriarte (eds). Estado actual del cultivo y manejo de moluscos bivalvos y su proyección futura: factores que afectan su sustentabilidad en América Latina. Taller Técnico Regional de la FAO. 20–24 de agosto de 2007, Puerto Montt, Chile. FAO Actas de Pesca y Acuicultura. No. 12. Roma, FAO. pp. 101–114.

62. Flores-Valiente J, Tam J, Brochier T, Colas F, Pecquerie L, Aguirre-Velarde A, et al. Larval supply of Peruvian scallop to the marine reserve of Lobos de Tierra Island: A modeling approach. *J Sea Res.* 2019;144(November 2018):142–55.
63. Brokordt K, Farías W, Lhorente JP, Winkler FM. Heritability and genetic correlations of escape behaviour in juvenile scallop *Argopecten purpuratus*. *Anim Behav.* 2012;479–84.
64. Cantillanez M, Thouzeau G, Avendaño M. Improving *Argopecten purpuratus* culture in northern Chile: results from the study of larval and post-larval stages in relation to environmental forcing. *Aquaculture.* 2007;423–43.
65. Brokordt K, Pérez H, Herrera C, Gallardo A. Reproduction reduces HSP70 expression capacity in *Argopecten purpuratus* scallops subject to hypoxia and heat stress. *Aquat Biol.* 2015;23:265–74.
66. González ML, López DA, Pérez MC, Castro JM. Effect of temperature on the scope for growth in juvenile scallops *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). *Aquac Int.* 2002;10:339–49.
67. Rojas-posadas DI. Variabilidad genética en poblaciones naturales de almeja catarina *Argopecten ventricosus = circularis* (Sowerby II, 1842) de la costa del Pacífico de Baja California Sur, México. Universidad Nacional Autónoma de México; 2001.
68. Villalejo-fuerte M, Patricia B, Post CA, Paz L, México BCSCP. Variación de los índices de condición general, gonádico y de rendimiento muscular en *Argopecten circularis* (Bivalvia: Pectinidae). *Rev Biol Trop.* 1996;44(2):591–4.
69. Vergara-López P, Mazón-Suástegui J, Guerra-Lima Z, Robles-Mungaray M, Osuna-García M, Morales-Rodríguez R, et al. Avances en el cultivo marino de Conchuela *Argopecten ventricosus* en la República de Panamá. Panamá; 2002.
70. Maeda-martinez AN, Sicard MT, Carvalho L, Lluch-Cota SE, Lluch-Cota DB. Las poblaciones de almeja catarina *Argopecten ventricosus* en el Centro de Actividad Biológica de Bahía Magdalena, México. En: Lluch-Belda D, Eluordoy-Garay J, Lluch-Cota SE, Ponce-Díaz G, editors. BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste; 2000. p. 219–28.

71. Maeda-Martínez AN, Reynoso-Granados T, Monsalvo-Spencer P, Sicard MT, Mazón-Suástegui JM, Hernández O, et al. Suspension culture of catarina scallop *Argopecten ventricosus* (=circularis) (Sowerby II, 1842), in Bahia Magdalena, Mexico, at different densities. *Aquaculture*. 1997;158:235–46.
72. Felix-Pico EF. Mexico. En: *Scallops Biology, Ecology and Aquaculture*. 2006. p. 1337–90.
73. Luna-González A, Cáceres-Martínez C, Zúñiga-Pacheco C, López-López S, Ceballos-Vázquez BP. Reproductive cycle of *Argopecten ventricosus* (Sowerby 1842) (Bivalvia: Pectinidae) in the Rada del Puerto de Pichilingue, B. C. S., Mexico and its relation to temperature, salinity, and food. *J Shellfish Res*. 2000;19(1):107–12.
74. Steller DL, Cáceres-martínez C. Coralline algal rhodoliths enhance larval settlement and early growth of the Pacific calico scallop *Argopecten ventricosus*. *Mar Ecol Prog Ser*. 2009;396:49–60.
75. Prescott R, Koch V, Yingling C, Ruiz-Verdugo CA. Settlement of Pacific calico scallop larvae (*Argopecten ventricosus*, Sowerby II, 1842) on their predator, the black murex snail (*Hexaplex nigritus*, Philippi, 1845). *J Shellfish Res*. 2007;26(4):1065–70.
76. Villalaz-Guerra J, Gomez-Herrera J. Desarrollo larval de *Argopecten circularis*. *SCIENTIA*. 1990;5(1):7–11.
77. Weber MG, Strauss SY. Coexistence in Close Relatives: Beyond Competition and Reproductive Isolation in Sister Taxa. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 2016;47:359–81.
78. Cohen KM, Finney SC, Gibbard P., Fan J-X. The ICS International Chronostratigraphic Chart. 2020;36:199–204.
79. Peppe DJ, Deino AL. Dating Rocks and Fossils Using Geologic Methods. *Nat Educ Knowledge*. 2013;4(10):1.
80. Geology and Hydrology of Lee County, Florida Durward H. Boggess Memorial Symposium. Tallhasse: Florida Geological Survey; 2001. p. 1–243.
81. O’Dea A, Lessios HA, Coates AG, Eytan RI, Restrepo-moreno SA, Cione AL, et al. Formation of the Isthmus of Panama. *Sci Adv*. 2016;2:1–12.
82. Bacon CD, Silvestro D, Jaramillo C, Tilston-Smith B, Chakrabarty P, Antonelli A. Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of

- Panama Christine. PNAS. 2015;112(24):1–6.
83. Morales-Ortega P, González-Barba G, Nava-Sánchez EH. New Eocene bivalves from Bateque Formation, Baja California Sur, Mexico. *Paleontol Mex.* 2016;5(1):1–19.
 84. Woodring W. Geology and Paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. United States Geol Surv Prof Pap. 1957;306(A).
 85. Aguilar T. Organismos de un arrecife fósil (Oligoceno Superior-Mioceno Inferior). *Rev Trop Biol.* 1998;47(3).
 86. Tavora V de A, Rodrigues dos Santos AA, Araújo R. Localidades fossilíferas da Formação Pirabas (Mioceno Inferior) Fossiliferous Localities of the Pirabas Formation (Lower Miocene). *Bol do Mus Para Emílio Goeldi Ciências Naturais, Belém.* 2010;5(2):207–24.
 87. Aguilera O. Tesoros Paleontológicos de Venezuela: Urumaco, Patrimonio Natural de la Humanidad. 1°. Caracas: Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda; 2004. 148 p.
 88. Davis JI, Nixon KC. Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Syst Biol.* 1992;41(4):421–35.
 89. Bergstrom C, Dugatkin L. Phylogeny and evolutionary history. In: Twitchell B, editor. *Evolution*. 1st ed. London: WW. Norton & Company. Inc; 2012. p. 101–31.
 90. Sober E. Did Darwin write the Origin backwards? PNAS. 2009;1602(1):10048–55.
 91. Gregory TR. Understanding Evolutionary Trees. *Evol Educ Outreach.* 2008;1(2):121–37.
 92. Wheeler WC. Nucleic acid sequence phylogeny and random outgroups. *Cladistics.* 1990;6:363–7.
 93. Herron J, Freeman S. Estimating evolutionary trees. En: Wilbur B, editor. *Evolution*. 5th ed. Glenview: Pearson Education; 2014. p. 109–33.
 94. Baum DA, Smith SDW, Donovan SSS. The tree-thinking challenge. *Science.* 2005;310(5750):979–80.
 95. Irisarri I, Uribe JE, Eernisse DJ, Zardoya R. A mitogenomic phylogeny of chitons (Mollusca: Polyplacophora). *BMC Evol Biol.* 2020;20(22):1–15.
 96. Cardini A, Elton S, Kovarovic K, Strand-Viðarsdóttir U, Polly PD. On the

- Misidentification of Species: Sampling Error in Primates and Other Mammals Using Geometric Morphometrics in More Than 4000 Individuals. *Evol Biol.* 2021;48:190–220.
97. Brown T. Molecular Phylogenetics. In: *Genomes 3*. 3rd ed. New York: Taylor & Francis; 2007. p. 595–620.
 98. Bromham L, Penny D. The Modern Molecular Clock. *Nat Rev Genet.* 2003;4(March):216–24.
 99. Nascimento FF, Dos Reis M, Yang Z. A biologist's guide to Bayesian phylogenetic analysis. *Nat Ecol Evol.* 2017;1(October):1446–54.
 100. Kousteni V, Mazzoleni S, Vasileiadou K, Rovatsos M. Complete Mitochondrial DNA Genome of Nine Species of Sharks and Rays and Their Phylogenetic Placement among Modern Elasmobranchs. *Genes (Basel).* 2021;12(324):1–17.
 101. Sun M, Folk RA, Gitzendanner MA, Smith SA, Germain-Aubrey C, Guralnick R, et al. Exploring the phylogeny of rosids with a five-locus supermatrix from GenBank. Preprint at <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/694950v1>. 2019. p. 33.
 102. Sun M, Folk RA, Gitzendanner MA, Soltis PS, Soltis DE, Guralnick RP, et al. Recent accelerated diversification in rosids occurred outside the tropics. *Nat Commun.* 2020;11(3333):1–12.
 103. Dos Reis M, Donoghue PCJ, Yang Z. Bayesian molecular clock dating of species divergences in the genomics era. *Nat Rev Genet.* 2016;17(2):71–80.
 104. Drummond AJ, Ho SYW, Phillips MJ, Rambaut A. Relaxed Phylogenetics and Dating with Confidence. *PLOS Biol.* 2006;4(5):0699–710.
 105. Arenas M. Trends in substitution models of molecular evolution. *Front Genet.* 2015;6.
 106. Tavaré S. Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. Mlura RM, editor. *Some Mathematical Questions in Biology - DNA Sequence Analysis*. Providence, RI: Amer Math Soc; 1986. p. 57–56.
 107. Yang Z. Maximum Likelihood Phylogenetic Estimation from DNA Sequences with Variable Rates over Sites: Approximate Methods. *J Mol Evol.* 1994;39:306–14.
 108. Kimura M, Ohta T. On the Rate of Molecular Evolution. *J Mol Evol.* 1970;1:1–17.
 109. Luo A, Ho SYW. The molecular clock and evolutionary timescales. *Biochem Soc*

- Trans. 2018;(April):1–8.
110. Heled J, Drummond AJ. Calibrated Birth–Death Phylogenetic Time-Tree Priors for Bayesian Inference. *Syst Biol.* 2015;64(3):369–83.
 111. Ho SYW, Duchêne S. Molecular-clock methods for estimating evolutionary rates and timescales. *Mol Ecol.* 2014;23:5947–65.
 112. Yule GU. A Mathematical Theory of Evolution, Based on the Conclusions of Dr. J. C. Willis, F. R. S. *Philosophical Trans fo R Soc B.* 1925;213:21–87.
 113. Gernhard T. The conditioned reconstructed process. *J Theor Biol.* 2008;253:769–78.
 114. Schuster A, Vargas S, Knapp IS, Pomponi SA, Toonen RJ, Erpenbeck D, et al. Divergence times in demosponges (Porifera): first insights from new mitogenomes and the inclusion of fossils in a birth-death clock model. *BMC Evol Biol.* 2018;18(114):1–11.
 115. Heled J, Drummond AJ. Calibrated Tree Priors for Relaxed Phylogenetics and Divergence Time Estimation. *Syst Biol.* 2012;61(1):138–49.
 116. Mongiardino Koch N, Garwood RJ, Parry LA. Fossils improve phylogenetic analyses of morphological characters. *Proc R Soc B Biol Sci.* 2021;288(1950).
 117. Ho SYW, Tong KJ, Foster CSP, Ritchie AM, Lo N, Crisp MD. Biogeographic calibrations for the molecular clock. *R Soc.* 2015;11(9):1–7.
 118. Sauquet H. A practical guide to molecular dating. *Comptes rendus-Palevol.* 2013;12(6):355–67.
 119. Wolstenholme DR. Animal Mitochondrial DNA: Structure and Evolution. *Int Rev Citol.* 1992;141:173–216.
 120. Liu Y, Kurokawa T, Sekino M, Tanabe T, Watanabe K. Complete mitochondrial DNA sequence of the ark shell *Scapharca broughtonii*: An ultra-large metazoan mitochondrial genome. *Comp Biochem Physiol - Part D Genomics Proteomics [Internet].* 2013;8(1):72–81.
 121. Bernt M, Braband A, Schierwater B, Stadler PF. Genetic aspects of mitochondrial genome evolution. *Mol Phylogenet Evol.* 2012;69(2):328–38.
 122. Yu Z, Wei Z, Kong X, Shi W. Complete mitochondrial DNA sequence of oyster *Crassostrea hongkongensis* a case of “Tandem duplication-random loss” for

- genome rearrangement in *Crassostrea*. *BMC Genomics*. 2008;13(477):1–13.
123. Malkócs T, Viricel A, Becquet V, Evin L, Dubillot E, Pante E. Complex Mitogenomic Rearrangements within the Pectinidae (Mollusca: Bivalvia). *Res Sq*. 2021;PPR407867.
 124. Ballard JW, Whitlock M. The incomplete natural history of mitochondria. *Mol Ecol*. 2004;13:729–44.
 125. Allio R, Donega S, Galtier N, Nabholz B. Large Variation in the Ratio of Mitochondrial to Nuclear Mutation Rate across Animals: Implications for Genetic Diversity and the Use of Mitochondrial DNA as a Molecular Marker. *Mol Biol Evol*. 2017;34(11):2762–72.
 126. Marín A, Alfaro R, Fujimoto T, Arai K. Mitochondrial genome of the Peruvian scallop *Argopecten purpuratus* (Bivalvia: Pectinidae). *Mitochondrial DNA*. 2015;26(5):726–7.
 127. Lubośny M, Przyłucka A, Śmietanka B, Breton S. Actively transcribed and expressed *atp8* gene in *Mytilus edulis* mussels. *PeerJ*. 2018;6(e4897):1–13.
 128. Hoffmann RJ, Boore JL, Brownt WM. A novel mitochondrial genome organizaion for the Blue Mussel, *Mytilus edulis*. *Genetics*. 1992;131:397–412.
 129. Breton S, Stewart DT, Hoeh WR. Marine Genomics Characterization of a mitochondrial ORF from the gender-associated mtDNAs of *Mytilus spp.* (Bivalvia: Mytilidae): Identification of the “missing” ATPase 8 gene. *Mar Genomics*. 2010;3(1):11–8.
 130. Wu X, Xu X, Yu Z, Kong X. Comparative mitogenomic analyses of three scallops (Bivalvia: Pectinidae) reveal high level variation of genomic organization and a diversity of transfer RNA gene sets. *BMC Res Notes*. 2009;2:1–7.
 131. Hodson F. Some Venezuelan and Caribbean mollusks, by Floyd Hodson and Helen K. Hodson and Gilbert D. Harris. October 7, 1927. *Bull Am Paleontol*. 1927;13(49):160.
 132. Ortlieb L, Diaz A, Guzman N. A warm interglacial episode during oxygen isotope stage 11 in Northern Chile. *Quat Sci Rev*. 1996;15:857–71.
 133. Devries TJ. Lithostratigraphy and biostratigraphy of Pliocene and Pleistocene marine deposits and age of the highest marine terrace from the Sacaco basin and

- its environs (southern Peru). *Boletín la Soc Geológica del Perú*. 2020;114:20–48.
134. Ochoa D, Devries TJ, Quispe K, Barbosa-Espitia A, Salas-Gismondi R, Foster DA, et al. Age and provenance of the Mio-Pleistocene sediments from the Sacaco area, Peruvian continental margin. *J South Am Earth Sci*. 2022;116:10377.
135. Duchêne S, Archer FI, Vilstrup J, Caballero S, Morin PA. Mitogenome phylogenetics: The impact of using single regions and partitioning schemes on topology, substitution rate and divergence time estimation. *PLoS One*. 2011;6(11).
136. Phillippe H, Brinkmann H, Lavrov D V, Littlewood DTJ, Manuel M, Wörheide G, et al. Resolving Difficult Phylogenetic Questions : Why More Sequences Are Not Enough. *PLOS Biol*. 2011;9(3):1–10.
137. Curole J, Kocher T. Mitogenomics: digging deeper with complete mitochondrial genomes. *Trends Ecol Evol*. 1999;14(10):394–8.
138. Marín A, Fujimoto T, Arai K. The mitochondrial genomes of *Pecten albicans* and *Pecten maximus* (Bivalvia: Pectinidae) reveal a novel gene arrangement with low genetic differentiation. *Biochem Syst Ecol*. 2015;61:208–17.
139. Pu L, Liu H, Wang G, Li B, Xia G, Shen M, et al. Complete mitochondrial genome of the cockle *Anadara antiquata* (Linnaeus, 1758). *Mitochondrial DNA Part B Resour*. 2019;4(2):2293–4.
140. Geneious Prime 2020.2.5 [Internet]. Available from: <http://www.geneious.com/>
141. Plazzi F, Puccio G, Passamonti M. Comparative Large-Scale Mitogenomics Evidences. *GBE*. 2016;8(8):2544–64.
142. Rozewicki J, Li S, Amada KM, Standley DM, Katoh K. MAFFT-DASH: integrated protein sequence and structural alignment. *Nucleic Acids Res*. 2019;47:5–10.
143. Castresana J. Selection of Conserved Blocks from Multiple Alignments for Their Use in Phylogenetic Analysis. *Mol Biol Evol*. 2000;17(4):540–52.
144. Lanfear R, Calcott B, Ho SYW, Guindon S. PartitionFinder: Combined Selection of Partitioning Schemes and Substitution Models for Phylogenetic Analyses. *Mol Biol Evol*. 2012;29(6):1695–701.
145. Vaughan T, Wu C, Xie D, Suchard MA, Rambaut A, Drummond AJ. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLOS Comput Biol*.

- 2014;10(4):1–6.
146. Construct a model in BEAUti [Internet]. BEAST documentations. 2021 [cited 2022 Jan 3]. Available from: https://beast.community/constructing_models
 147. Heath TA. Divergence Time Estimation using BEAST v2 * Dating Species Divergences with the Fossilized Birth-Death Process. *Taming the BEAST*; 2018. p. 49.
 148. Barido-Sottani J, Boskova V, Du Plessis L, Kühnert D, Magnus C, Drummond AJ, et al. Taming the BEAST — A Community Teaching Material Resource for BEAST 2. *Softw Syst Evol*. 2018;67(1):170–4.
 149. Cope JCW. Diversification and biogeography of bivalves during the Ordovician Period. In: Crame J, Owen A, editors. *Geological Society*. 1st ed. London: The Geological Society of London; 2012. p. 35–52.
 150. Waller TR. Evolutionary relationships among commercial scallops (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae). In: Shumway SE, editor. *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. 1st ed. New York: Elsevier; 1991. p. 1–73.
 151. Bell MA, Lloyd GT. strap: AN R PACKAGE FOR PLOTTING PHYLOGENIES AGAINST STRATIGRAPHY AND ASSESSING THEIR STRATIGRAPHIC CONGRUENCE. Vol. 58, *Palaentology*. 2015.
 152. Murrell P, Plummer M. CODA: Convergence Diagnosis and Output Analysis for MCMC. *R News*. 2006.
 153. Revell LJ. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol Evol*. 2012;3:217–23.
 154. Heibl C. PHYLOCH: R language tree plotting tools and interfaces to diverse phylogenetic software packages. [Internet]. 2008. Available from: <http://www.christophheibl.de/Rpackages.html>
 155. Golestani H, Crocetta F, Padula V, Camacho-garcía Y, Langeneck J, Poursanidis D, et al. The little *Aplysia* coming of age: from one species to a complex of species complexes in *Aplysia parvula* (Mollusca: Gastropoda: Heterobranchia). *Zool J Linn Soc*. 2019;187:279–330.
 156. Ornelas-Gatdula E, Camacho-García Y, Schrödl M, Padula V, Hooker Y, Gosliner TM, et al. Molecular systematics of the '*Navanax aenigmaticus*' species complex

- (Mollusca, Cephalaspidea): coming full circle. *Zool Scr.* 2012;4:374–85.
157. Rivadeneira MM, Marquet PA. Selective extinction of late Neogene bivalves on the temperate Pacific coast of South America. *Paleobiology.* 2007;33(3):455–68.
 158. Lima FD, Strugnell JM, Leite TS, Lima SMQ. A biogeographic framework of octopod species diversification: the role of the Isthmus of Panama. *PeerJ.* 2020;8:1–19.
 159. Hoover CA, Padula V, Hooker Y. Integrative taxonomy of the *Felimare californiensis* and *F. ghiselini* species complex (Nudibranchia: Chromodorididae), with description of new species from Peru. *J Molluscan Stud.* 2017;83:461–75.
 160. Córdor-Luján B, Leocorny P, Padua A, Azevedo F, Corrêa-Seixas V, Hooker Y, et al. Evolutionary history of the calcareous sponge *Clathrina aurea*: genetic connectivity in the Western Atlantic and intriguing occurrence in the Eastern Pacific. *Mar Biol.* 2021;168(8):1–23.
 161. González-Wevar CA, Hüne M, Segovia NI, Nakano T, Spencer HG, Chown SL, et al. Following the Antarctic Circumpolar Current: patterns and processes in the biogeography of the limpet *Nacella* (Mollusca: Patellogastropoda) across the Southern Ocean. *J Biogeogr.* 2016;1–14.
 162. Duchêne S, Lanfear R, Ho SYW. The impact of calibration and clock-model choice on molecular estimates of divergence times. *Mol Phylogenet Evol.* 2014;78:277–89.
 163. Cao W, Zahirovic S, Flament N, Williams S, Golonka J, Müller RD. Improving global paleogeography since the late Paleozoic using paleobiology. *Biogeosciences.* 2017;14:5425–39.
 164. Gardner J. Early Tertiary species of gastropods from the Isthmus of Tehuantepec. *J Washingt Acad Sci.* 1934;24(6):241–8.
 165. Vermeij GJ, Banker R, Capece LR, Sakai-Hernández E, Salley SO, Padilla-Vriesman V, et al. The coastal North Pacific: Origins and history of a dominant marine biota. *J Biogeogr.* 2019;46:1–18.
 166. Prothero DR. The Late Eocene-Oligocene extinctions. *Annu Rev Earth Planet Sci.* 1994;22:145–65.
 167. Haq BU. Paleogene paleoceanography: Early Cenozoic oceans revisited. *Oceanol Acta.* 1981;43:71–82.

168. Iturralde-vinent MA. La Paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica. *Rev del Jardín Botánico Nac.* 2005;25–26:49–78.
169. Edinger EN, Risk MJ. Oligocene-Miocene Extinction of Caribbean Geographic Restriction Corals: Roles of Turbidity, Temperature, and Nutrients. *Palaios.* 1994;9(6):576–98.
170. Schweitzer CE, Iturralde-Vinent M, Hetler JL, Velez-Juarbe J. Oligocene and Miocene decapods (Thalassinidea and Brachyura) from the Caribbean. *Ann Carnegie Museum.* 2006;75(2):111–36.
171. Donovan SK, Portell RW, Domning DP. Contrasting Patterns and Mechanisms of Extinction During the Eocene – Oligocene Transition in Jamaica. In: Renema W, editor. *Biogeography, Time, and Place: Distributions, Barriers, and Islands.* 2007. p. 247–73.
172. Hansen TA. Extinction of Late Eocene to Oligocene Extinction Molluscs: to Shelf Relationship Area, Temperature Changes, and Impact Events. *Palaios.* 1987;2(1):69–75.
173. Iturralde-Vinent MA. Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region. *Int Geol Rev.* 2006;48(9):791–827.
174. O’Brien CL, Huber M, Thomas E, Pagani M, Super JR, Elder LE. The enigma of Oligocene climate and global surface temperature evolution. *PNAS.* 2020;(41):25302–9.
175. Heydt A Von Der, Dijkstra HA. Effect of ocean gateways on the global ocean circulation in the late Oligocene and early Miocene. *Paleoceanography.* 2006;21:1–18.
176. Zachos JC, Pagani M, Sloan LC, Thomas E, Billups K. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Paleoclimate.* 2001;292:686–93.
177. Devries TJ, Barron JA, Urbina-schmitt M, Ochoa D, Esperante R, Snee LW. The Miocene stratigraphy of the Laberinto area (Río Ica Valley) and its bearing on the geological history of the East Pisco Basin. *J South Am Earth Sci.* 2021;111:1–29.
178. Hutchinson DK, Coxall HK, Lunt DJ, Steinthorsdottir M, De AM, Baatsen M, et al. The Eocene-Oligocene transition: a review of marine and terrestrial proxy data, models and model-data comparisons. *Clim Past.* 2020;17:269–315.

179. Hauptvogel D, Pekar S, Pincay V. Evidence for a heavily glaciated Antarctica during the late Oligocene “warming” (27.8–24.5 Ma): Stable isotope records from ODP Site 690. *Paleoceanography*. 2017;32:384–96.
180. Budd AF, Klaus JS, Johnson KG. Cenozoic diversification and extinction patterns in Caribbean reef corals: a review. In: Stanley GD, editor. *Corals and Reef Crises: Collapse and Changes*. 2011. p. 79–94.
181. Smith JT, Jackson JBC. Extreme Faunal Turnover of Tropical American. *Paleobiology*. 2009;35(1):77–93.
182. Ortega-Ariza D, Franseen EK, Santos-Mercado H, Ramírez-Martínez WR, Core-Suárez EE. Strontium Isotope Stratigraphy for Oligocene-Miocene Carbonate Systems in Puerto Rico and Strontium Isotope Stratigraphy for Oligocene-Miocene Carbonate Systems in Puerto Rico and the Dominican Republic: Implications for Caribbean Processes Affecting Depo. *J Geol*. 2015;123(6):539–60.
183. Fiorini F, Jamarillo C. Paleoenvironmental reconstruction of the Oligocene-Miocene deposits of Southern Caribbean (Carmen de Bolívar, Colombia) based on benthic foraminifera. *Boletín Geol*. 2007;29:47–55.
184. Devries TJ, Frassinetti D. Range extensions and biogeographic implications of Chilean Neogene mollusks found in Peru. *Boletín del Mus Nac Hist Nac*. 2003;52:119–35.
185. Ochoa D, Salas R, Devries TJ, Baby P, Muizon C De, Perez A, et al. Late Neogene evolution of the Peruvian margin and its ecosystems: a synthesis from the Sacaco record. *International Journal of Earth Sciences*. Springer Berlin Heidelberg; 2021. 995–1025 p.
186. Bianucci G, Sorbi S, Suárez ME, Landini W. The southernmost sirenian record in the eastern Pacific Ocean, from the Late Miocene of Chile. *Comptes rendus-Palevol*. 2006;5:945–52.
187. McKay R, Naish T, Carter L, Riesselman C, Dunbar R, Sjunneskog C, et al. Antarctic and Southern Ocean influences on Late Pliocene global cooling. *PNAS*. 2012;109(17):6423–8.
188. Dekens PS, Ravelo AC, McCarthy MD. Warm upwelling regions in the Pliocene warm period. *Paleoceanography*. 2007;22(2007):1–12.

189. Dowsett H, Robinson M. Mid-Pliocene equatorial Pacific sea surface temperature reconstruction: a multi-proxy perspective. *Philos Trans R Soc.* 2009;367:109–25.
190. Herbert TD, Lawrence KT, Tzanova A, Peterson LC, Caballero-gill R, Kelly CS. Late Miocene global cooling and the rise of modern ecosystems. *Nat Geosci.* 2016;1:1–7.
191. Devries TJ. A review of geological evidence for ancient El Niño activity in Peru. *J Geophys Res.* 1987;92(C13):417–79.
192. Pimiento C, Griffin JN, Clements CF, Silvestro D, Varela S, Uhen MD, et al. The Pliocene marine megafauna extinction and its impact on functional diversity. *Nat Ecol Evol.* 2017;(June).
193. Domínguez-Contreras JF, Ceballos-Vázquez BP, Hochberg F, Arellano-Martínez M. A New Record in a Well-Established Population of *Octopus hubbsorum* (Cephalopoda: Octopodidae) Expands its Known Geographic Distribution Range and Maximum Size. *Am Malacol Bull.* 2013;31(1):95–9.
194. Ramirez R, Paredes C. Moluscos del Perú. *Rev Biol Trop.* 2003;51(3):225–84.
195. Woodring W. Pliocene deposits north of Simi valley, California. *Proceeding Calif Acad Sci.* 1930;XIX(6):57–64.
196. Quiroz-Barroso S. Pectínidos del Plioceno del área de Santa Rosalía, Baja California Sur. *Paleontol Mex.* 1989;53:1–79.
197. Yu Z, Wan S, Colin C, Song L, Zhao D, Huang J, et al. ENSO-Like modulated tropical Pacific climate changes since 2.36 Myr and its implication for the Middle Pleistocene Transition. *Geochemistry, Geophys Geosystems.* 2018:415–26.
198. Ronge TA, Nürnberg D, Tiedemann R. Plio-Pleistocene Variability of the East Pacific Thermocline and Atmospheric Systems *Paleoceanography and Paleoclimatology.* *Paleoceanogr Paleoclimatology.* 2020;1–17.
199. Devries TJ, Wells LE. Thermally-anomalous Holocene molluscan assemblages from coastal Peru: evidence for paleogeographic, not climatic change. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaecology.* 1990;81(1):11–32.
200. Carré M, Sachs JP, Purca S, Andrew J. Holocene history of ENSO variance and asymmetry in the eastern tropical Pacific. *Science.* 2014;345(6200):1045–8.
201. Sun S, Jiang L, Kong L, Li Q. Comparative mitogenomic analysis of the superfamily

- Tellinoidea (Mollusca: Bivalvia): Insights into the evolution of the gene rearrangements. *Comp Biochem Physiol - Part D*. 2020;36:100739.
202. Sun S, Sha Z, Wang Y. Divergence history and hydrothermal vent adaptation of decapod crustaceans: A mitogenomic perspective. *PLoS One*. 2019;1–16.
203. Ramos B, González-acuña D, Loyola DE, Johnson WE, Parker PG, Massaro M, et al. Landscape genomics: natural selection drives the evolution of mitogenome in penguins. *BMC Genomics*. 2018;19(53):1–17.
204. Wei J, Zhang J, Lu Q, Ren P, Guo X, Wang J, et al. Genomic basis of environmental adaptation in the leathery sea squirt (*Styela clava*). *Mol Ecol Resour*. 2020;20:1414–31.
205. Peng J, Li Q, Xu L, Wei P, He P, Zhang X, et al. Chromosome-level analysis of the *Crassostrea hongkongensis* genome reveals extensive duplication of immune-related genes in bivalves. *Mol Ecol Resour*. 2020;00:1–15.
206. Aguilera F, Mcdougall C, Degnan BM. Evolution of the tyrosinase gene family in bivalve molluscs: Independent expansion of the mantle gene repertoire. *ACTA Biomater*. 2014.
207. Zhang Y, Mao F, Xiao S, Yu H, Xiang Z, Xu F, et al. Comparative Genomics Reveals Evolutionary Drivers of Sessile Life and Left-right Shell Asymmetry in Bivalves. *Genomics Proteomics Bioinformatics*. 2022.
208. Popovic I, Riginos C. Comparative genomics reveals divergent thermal selection in warm- and cold-tolerant marine mussels. *Mol Ecol*. 2020;29:519–35.
209. Martino P, Carlon DB, Kingston SE. Blue mussel (Genus *Mytilus*) Transcriptome Response to Simulated Climate Change in the Gulf of Maine. *J Shellfish Res*. 2019;38(3):587–602.
210. Ibanez-Erquiaga B, Pacheco AS, Rivadeneira MM, Tejada CL. Biogeographical zonation of rocky intertidal communities along the coast of Peru (3.5 – 13.5 °S Southeast Pacific). *PLoS One*. 2018;13(11):e0208244.
211. Wade BS, Houben AJP, Quaijtaal W, Schouten S, Rosenthal Y, Miller KG, et al. Multiproxy record of abrupt sea-surface cooling across the Eocene-Oligocene transition in the Gulf of Mexico. *Geology*. 2012;40(2):159–62.
212. Dea AO, Lessios HA, Coates AG, Eytan RI, Restrepo-moreno SA, Cione AL, et al.

- Formation of the Isthmus of Panama. *Sci Adv.* 2016;2(8):e1600883.
213. Marty R, Dunbar RB, Martin JBM, Baker P. Late Eocene diatomite from the Peruvian coastal desert, coastal upwelling in the eastern Pacific, and Pacific circulation before the terminal Eocene event. *Geology.* 1988;16(9):818–822.
 214. Hoorn C, Wesselingh F, ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, et al. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science.* 2010;330(6006):927–32.
 215. Pandey M, Chandra N, Arora D, Gupta R. A review of Antarctic ice sheet fluctuations records during Cenozoic and its cause and effect relation with the climatic conditions. *Polar Sci.* 2021;1–17.

ANEXOS

Anexo 1 – Tablas

Tabla Suplementaria 1. Datos empleados en la elaboración de la Figura 9 para cada fósil según su respectivo grupo estratigráfico. El nombre de las formaciones revisadas se encuentra entre paréntesis y resaltadas en naranja. Las referencias a las citas incluidas en la presente tabla se encuentran en el siguiente anexo. Fm.: Formación, ?: aproximado, ***: no se encontró una referencia apropiada.

Espece	Periodo basado en estratigrafía (Waller, 1969)	Edad revisada basada en rocas (2022, correo electrónico entre Ochoa D y la autora, no referenciado)	Autor
<i>A. gibbus</i>	Pleistoceno, Holoceno hasta la actualidad	-	-
<i>A. nucleus</i>	¿Pleistoceno?, Holoceno hasta la actualidad	-	***
<i>A. irradians sablensis</i> [†]	<i>Desconocido</i>	Holoceno (1800)	-
<i>A. irradians irradians</i>	¿Pleistoceno?, Holoceno hasta la actualidad	Mioceno tardío (11.6 - 5.3 Ma) (Fm. Urumaco, Venezuela)	Hodson et. al. (1927)
<i>A. irradians concentricus</i>	Pleistoceno temprano (Unit A) al presente	Pleistoceno (?2 a 0.6 Ma)	Florida Geological Survey (2001)
<i>A. irradians amplicostatus</i>	Holoceno (Fm. Fort Thompson de Florida)	Anterior a 0.6 Ma (edad más antigua de Fm. Fort Thompson de Florida)	Florida Geological Survey (2001)

<i>A. ventricosus (=circularis)</i>	Plioceno a Holoceno	Mioceno Tardío (11.6 Ma – etapa Tortonian) (Fm. Urumaco, Venezuela)	Hodson et. al. (1927)
<i>A. purpuratus</i>	Plioceno hasta la actualidad	Plioceno temprano (?5.6-3.6 Ma)	-
<i>A. vicenarius vicenarius</i> [†]	Plioceno (Fm. Waccamaw de Carolina del Norte, USA)	Plioceno tardío a Pleistoceno temprano (Fm. Waccamaw)	-
<i>A. vicenarius charlottensis</i> [†]	Desde el Plioceno (Fm. Caloosahatchee Marl)	Pleistoceno (2.2 Ma) (Fm. Caloosahatchee)	Florida Geological Survey (2001)
<i>A. anteauplicostatus</i> [†]	Mioceno Tardío (Fm. Pinecrest Beds) and Plioceno (Fm. Caloosahatchee Marl y posiblemente la Fm. Waccamaw)	Edad más antigua es en el Plioceno (3.2 Ma) (Fm. Pinecrest Beds)	Florida Geological Survey (2001)
<i>A. comparabilis</i> [†]	Mioceno Tardío (Fm. Ecphora y Cancellaria Faunizones, Fm. Tamiami, Fm. Pinecrest Beds, Fm. Duplin, y Fm. Yorktown).	Mioceno tardío (mayor a 6 Ma, pero inferior a 8 Ma) (Fm. Ecphora y Cancellaria Faunizones) a Plioceno temprano (Fm. Tamiami)	Huddlestun y Wright (1977)

<i>A. species a†</i>	-	-	***
<i>A. choctawatcheensis†</i>	Mioceno medio tardío (Fm. "Red Bay" y Fm. Arca Faunizone).	La edad más antigua posible a partir de Fm. Arca Faunizone es 8.5 Ma (Mioceno tardío).	Huddlestun y Wright (1977)
<i>A. charltoniust†</i>	Mioceno medio (Fm. Charlton , posiblemente equivalente a Fm. Arca Faunizone)	Mioceno tardío a Plioceno (Fm. Charlton) y la edad más antigua posible a partir de Fm. Arca Faunizone es 8.5 Ma (Mioceno tardío).	Huddlestun y Wright (1977) ***
<i>A. erboreust†</i>	Mioceno medio (Shoal River Formation).	Mioceno medio (13.7 - 11.6 Ma, etapa Serravallian)	***
<i>A. nicholsi†</i>	Mioceno medio a Pleistocene temprano (Unit A, southern Florida).	Pleistoceno (?2 to 0.6 Ma)	***

Tabla Suplementaria 2. Grupos taxonómicos incluidos en BEAST v2.6.5 *a priori*, solo el grupo taxonómico de que integra a *A. purpuratus* y *A. ventricosus* fue generado *a posteriori*, mientras que el grupo de *A. purpuratus* fue ajustado *a posteriori*. Ambos resaltados en rojo. Para las especies del género *Crassostrea* no se generó ningún parámetro *a priori* ya que no se encontró datos fósiles públicos. Se enlista las especies actuales y fósiles en columnas independientes no relacionadas.

Nr o	Cod .	Nombre Taxon Set	Descripción	Especies incluidas			Cantidad de especies		
				Existentes		Fósiles	A	F	Total
				Genbank ID	Etiqueta	Etiqueta			
1	1	1_Argopecten	Género <i>Argopecten</i>			A_purpuratusF1_2.0	8	4	12
				KF601246.2	A_purpuratus1_0				
				KY321561.1	A_purpuratus2_0	A_ventricosusF1_9.0			
				NC_027943.1	A_purpuratus3_0	A_irradiansF1_6.0			
				KT161261.1	A_ventricosus_0				
				KT161259.1	A_irradiansc_0				
				NC_012977.1	A_irradiansi1_0				
				KT161262.1	A_irradiansi_0				
				KU589290.1	A_irradiansz_0				
NC_009687.1	A_irradians_0								
2	0	0_Pectinidae	Familia Pectinidae			Mi_senatoriaF_52.2	20	1	30
				NC_012138.1	Az_farreri1_0				
				FJ595957.1	Az_farreri2_0	Mi_nobilisF_3.1			
				NC_022416.1	Mi_senatoria_0	M_yessoensisF_4.5			
				FJ595958.1	Mi_nobilis1_0	P_albicansF_1.3			
				NC_011608.1	Mi_nobilis2_0	P_maximusF_4.5			
				NC_009081.1	Mi_yessoensis1_0	A_purpuratusF1_2.0			

FJ595959.1	Mi_yessoensis2_0	A_ventricosusF1_9.0
KP900974.1	P_albicans_0	A_irradiansF1_6.0
		Am_pleuronectesF_4.
KP900975.1	P_maximus_0	0
KF601246.2	A_purpuratus1_0	Pl_magellanicusF_4.5
KY321561.1	A_purpuratus2_0	
NC_027943.1	A_purpuratus3_0	
KT161261 .1	A_ventricosus_0	
KT161259.1	A_irradiansc_0	
NC_009687.1	A_irradians_0	
KT161262.1	A_irradiansi_0	
NC_012977.1	A_irradiansi1_0	
KU589290.1	A_irradiansz_0	
	Am_pleuronectes_	
MT419374.1	0	
NC_007234.1	Pl_magellanicus_0	

3	1	1_Aventricosus	<i>Argopecten ventricosus</i>	KT161261 .1	A_ventricosus_0	A_ventricosusF1_9.0	1	1	2
4	1	1_Apurpuratus	<i>Argopecten pupuratus</i>	KF601246.2	A_purpuratus1_0	A_purpuratusF1_2.0	3	1	4
				KY321561.1	A_purpuratus2_0				
				NC_027943.1	A_purpuratus3_0				
5	1	1_Airradians	<i>Argopecten irradians</i>	KT161259.1	A_irradiansc_0	A_irradiansF1_6.0,	5	1	6
				NC_009687.1	A_irradians_0				

KT161262.1 A_irradiansi_0
 NC_012977.1 A_irradiansi1_0
 KU589290.1 A_irradiansz_0

6	1	1_ApurFossil	<i>Argopecten purpuratus</i> – Fósil	-	-	A_purpuratusF1_2.0	0	1	1
7	1	1_AvenFossil	<i>Argopecten ventricosus</i> - Fósil	-	-	A_ventricosusF1_9.0	0	1	1
8	1	AirraFossil	<i>Argopecten irradians</i> - Fósil	-	-	A_irradiansF1_6.0	0	1	1
9	1	Apur+Aven	<i>Nodo A. purpuratus</i> y <i>A. ventricosus</i>	KF601246.2 KY321561.1 NC_027943.1 KT161261 .1	A_purpuratus1_0 A_purpuratus2_0 A_purpuratus3_0 A_ventricosus_0	A_purpuratusF1_2.0 A_ventricosusF1_9.0	4	2	6
10	8	Mimachlamys	Género <i>Mimachlamys</i>	NC_022416.1 FJ595958.1 NC_011608.1	Mi_senatoria_0 Mi_nobilis1_0 Mi_nobilis2_0	Mi_senatoriaF_52.2 Mi_nobilisF_3.1	3	2	5
11	8	Mnobilis	<i>Mimachlamys nobilis</i>	FJ595958.1 NC_011608.1	Mi_nobilis1_0 Mi_nobilis2_0	Mi_nobilisF_3.1	2	1	3

12	8	Msenatoria	<i>Mimachlamys senatoria</i>	NC_022416.1	Mi_senatoria_0	Mi_senatoriaF_52.2	1	1	2
13	8	MinobFossil	<i>Mimachlamys nobilis</i> - Fósil	-	-	Mi_nobilisF_3.1	0	1	1
13	8	MisenaFossil	<i>Mimachlamys senatoria</i> - Fósil	-	-	Mi_senatoriaF_52.2	0	1	1
14	9	Mizuhopecten	Género <i>Mizuhopecten</i>	FJ595959.1 NC_009081.1	Mi_yessoensis2_0 Mi_yessoensis1_0	M_yessoensisF_4.5	2	1	3
15	9	MizuhoyessoFossil	<i>Mizuhopecten yessoensis</i> - Fósil	-	-	M_yessoensisF_4.5	0	1	1
16	2	Pecten	Género <i>Pecten</i>	KP900974.1 KP900975.1	P_maximus_0 P_albicans_0	P_albicansF_1.3 P_maximusF_4.5	2	1	3
17	2	Palbicans	<i>Pecten albicans</i>	KP900975.1	P_albicans_0	P_albicansF_1.3	1	1	2
18	2	Pmaximus	<i>Pecten maximus</i>	KP900974.1	P_maximus_0	P_maximusF_4.5	1	1	2

19	2	PalbicansFossil	<i>Pecten albicans</i> - Fósil	-	-	P_albicansF_1.3	0	1	1
20	2	PmaximusFossil	<i>Pecten maximus</i> - Fósil	-	-	P_maximusF_4.5	0	1	1
21	3	Placopecten	Género <i>Placopecten</i>	NC_007234.1	Pl_magellanicus_0	Pl_magellanicusF_4.5	1	1	2
22	3	PlmageFossil	<i>Placopecten magellanicus</i> - Fósil	-	-	Pl_magellanicusF_4.5	0	1	1
23	4	Amusium	Género Amusium	MT419374.1	Am_pleuronectes_0	Am_pleuronectesF_4.0	1	1	2
24	4	AmpleFossil	<i>Amusium pleuronectes</i> - Fósil	-	-	Am_pleuronectesF_4.0	0	1	1
25	5	Anadara	Género <i>Anadara</i>	MK783262.1 KP954700.1 NC_026081.1	An_antiquata_0 An_vellicosa_0 T_granosa_0	T_granosaF_19.5	3	1	4
26	5	TgranoFossil	<i>Tegillarca granosa</i> – Fósil	-	-	T_granosaF_19.5	1	1	1

27	5	Tgranosa	<i>Tegillarca granosa</i>	NC_026081.1	T_granosa_0	T_granosaF_19.5	1	1	2
28	6	Saccostrea	Género <i>Saccostrea</i>	NC_027724.1	S_cucullata_0	S_cucullataF_13.7	1	1	2
29	6	ScucuFossil	<i>Saccostrea cucullata</i> – Fósil	-	-	S_cucullataF_13.7	0	1	1

Tabla Suplementaria 3. Medias y rangos de mayor densidad de probabilidad (HPD) de los nodos numerados tanto para las reconstrucciones filogenéticas solo con secuencias mitocondriales completas (**Figura Suplementaria 4**) y la integración de datación fósil a estas (**Figura Suplementaria 5**).

Nodo	Molecular			Fósiles + Molecular <i>a priori</i>			Fósiles + Molecular <i>a posteriori</i>		
	Mediana	HPD (min.)	HPD (máx.)	Mediana	HPD (min.)	HPD (máx.)	Mediana	HPD (min.)	HPD (máx.)
0	1.72	0.16	6.88	3.97	3.00	6.54	3.58	2.82	4.89
1	3.11	0.44	10.24	9.01	5.30	49.74	8.67	5.31	11.88
2	14.04	2.33	35.33	26.53	14.46	37.94	26.62	23.37	30.01
3	48.38	42.82	54.03	50.28	46.42	54.07	50.14	46.42	54.16
4	5.38	0.45	16.58	46.58	40.00	66.84	45.30	40.00	62.65
5	20.47	5.91	44.95	100.51	53.69	163.45	91.73	57.89	151.03
6	16.08	3.05	34.96	86.61	41.77	130.82	69.13	37.00	122.41
7	11.65	2.21	28.28	70.48	50.50	99.61	73.51	50.42	99.93
8	10.07	2.75	24.18	44.76	21.32	91.94	53.99	27.11	116.82
9	23.96	11.12	48.12	106.34	60.28	171.26	131.43	74.66	218.87
10	-	-	-	52.09	30.67	73.00	48.47	15.59	69.89
11	10.93	2.68	32.07	82.55	59.16	94.99	76.62	53.54	94.95
12	57.7	47.21	73.36	155.00	46.42	54.07	145.14	86.81	208.68
13	35.42	16	71.41	135.76	90.07	182.77	134.09	82.87	185.44
14	-	-	-	186.54	234.75	135.34	194.96	132.53	237.37
15	50.28	240.01	259.61	242.66	225.79	267.2	243.96	225.66	266.58
16	255.67	239.23	273.22	347.11	461.6	243.75	368.18	273.64	489.44
17	77.6	54.34	118.43	-	-	-	-	-	-
18	65.62	36.67	123.03	-	-	-	-	-	-

Tabla Suplementaria 4. Listado de fósiles incluidos de la figura 13 a la 17. Las referencias a los autores se encuentran en el Anexo 3. ID PDB: identificación en la base de datos PaleoDataBank.

Figura	Fósil	ID PDB	Ubicación	Época	Edad (Ma)	Autor
13	<i>Argopecten sp.</i>	42581	Panamá	Oligoceno temprano	33.9 – 28.4	Woodring (1957)
	<i>Chlamys howei</i>	169205	USA (Mississippi)	Oligoceno temprano	33.9 – 28.1	Miller (1947)
	<i>Pecten sp.</i>	61192	Haiti	Oligoceno temprano	33.9 – 23.03	Vaughan (1921)
14	<i>Argopecten levicostatus</i>	77791	Costa Rica	Oligoceno temprano	28.4 – 23.03	Aguilar (1999)
	<i>Argopecten sp.</i>	58686	Grenada	Mioceno temprano	23.03 – 15.97	Jung (1971)
	<i>Pecten thetidis</i>	75310	Cuba	Mioceno temprano	23.03 – 15.97	Cooke (1919)
15	<i>Argopecten levicostatus</i>	61027	Venezuela	Mioceno tardío	11.608 – 5.33	Hodson (1927)
	<i>Pecten circularis</i>	135498	Venezuela	Mioceno medio	15.97 – 7.25	Hodson (1927)
	<i>Argopecten irradians</i>	92751	Venezuela	Mioceno tardío	11.61 – 5.33	Aguilera (2004)
	<i>Argopecten gilbertharrisi</i>	61041	Venezuela	Mioceno medio	16.0 – 11.6	Hodson (1927)
	<i>Argopecten nerterus</i>	60695	Panama	Mioceno tardío	7.25 – 5.33	Woodring (1957)
	<i>Argopecten levicostatus</i>	60690	Panama	Mioceno tardío	7.25 – 5.33	Woodring (1957)
	<i>Argopecten inaequais</i>	84952	República Dominicana	Mioceno tardío	7.25 – 5.33	Saunders (1986)
16	<i>Argopecten (=Pecten) levicostatus</i>	134663	Panama	Plioceno	3.6 – 2.58	Olsson (1922)
	<i>Argopecten uselmae</i>	96519	Costa Rica	Plioceno	3.6 – 2.58	Woodring (1982)
17	<i>Pecten purpuratus</i>	97129	Mexico (Baja California)	Plioceno	5.3 – 2.6	Jordan (1926)
	<i>Argopecten ventricosus</i>	214257	USA (California)	Plioceno	5.3 – 1.8	Buczek (2020)
	<i>Pecten circularis</i>	97124	Mexico (Baja California)	Plioceno	5.3 – 2.6	Jordan (1926)
	<i>Argopecten purpuratus</i>	96707	Chile	Plioceno	5.3 – 2.6	Ortlieb (1996) / Ragaini (2008)
	<i>Argopecten ventricosus</i>	96707	Chile	Plioceno	5.3 – 2.6	Ortlieb (1996) / Ragaini (2008)
	<i>Argopecten purpuratus</i>	97649	Peru	Pleistoceno	2.6 – 0.8	DeVries (1988)

Anexo 2 – Figuras

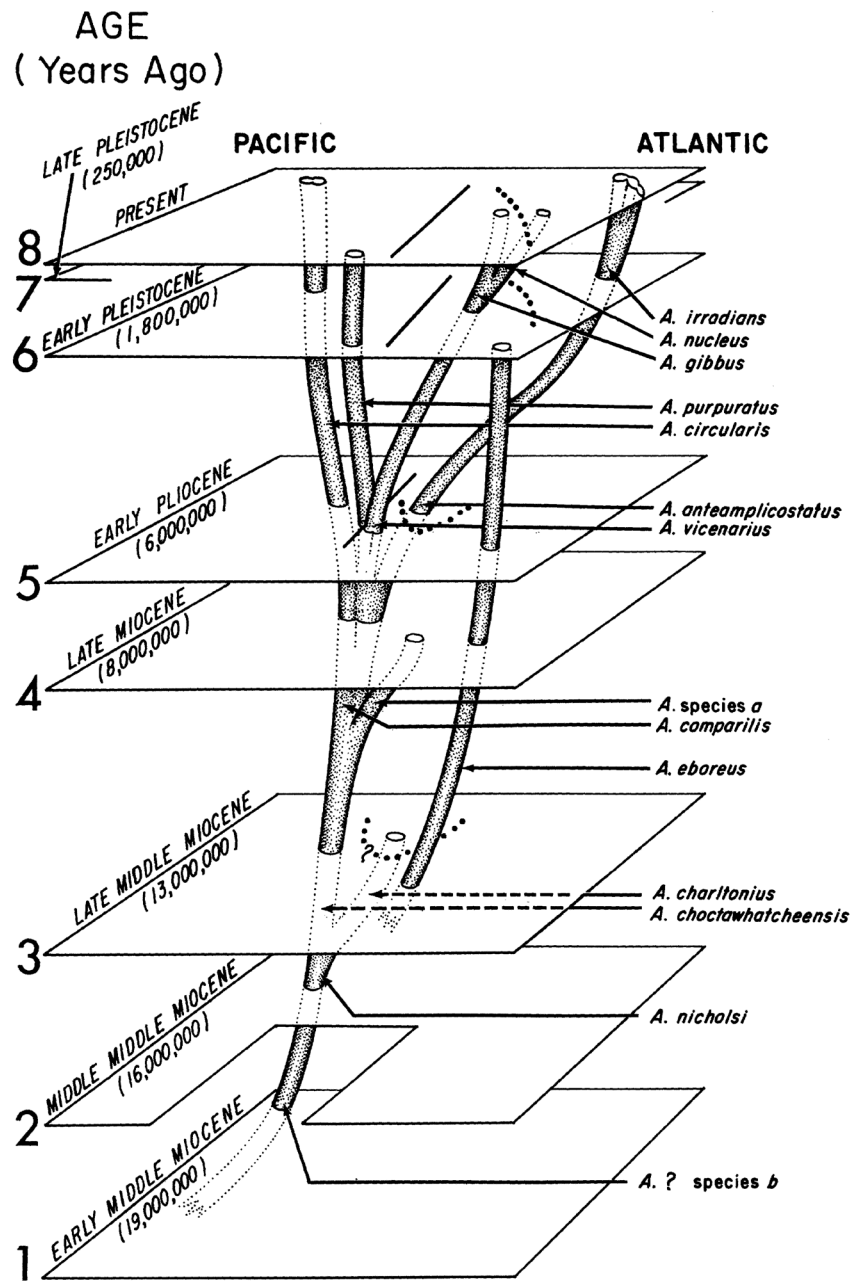


Figura Suplementaria 1. Hipótesis evolutiva del stock *A. gibbus*. a) Relaciones filogenéticas inferidas a partir de la revisión morfológica y ecológica del stock *A. gibbus* por Waller (8). La edad en cada plano fue obtenida a partir de la edad de las formaciones publicadas en diferentes reportes empleados por Waller (8) (ver pág. 25-26). En cada plano, las especies son representadas por círculos u óvalos. La separación de las figuras, entre cada plano, representa una estimación subjetiva de las diferencias morfológicas basada en muchos caracteres. La línea sólida representa una barrera geográfica que separa el Atlántico, Golfo de México y el Caribe del Pacífico posterior al Mioceno; la línea punteada representa barreras ecológicas que separan ambientes de bahía de ambientes marinos abiertos en la izquierda inferior. Figura y descripción extraída de Waller (1969).

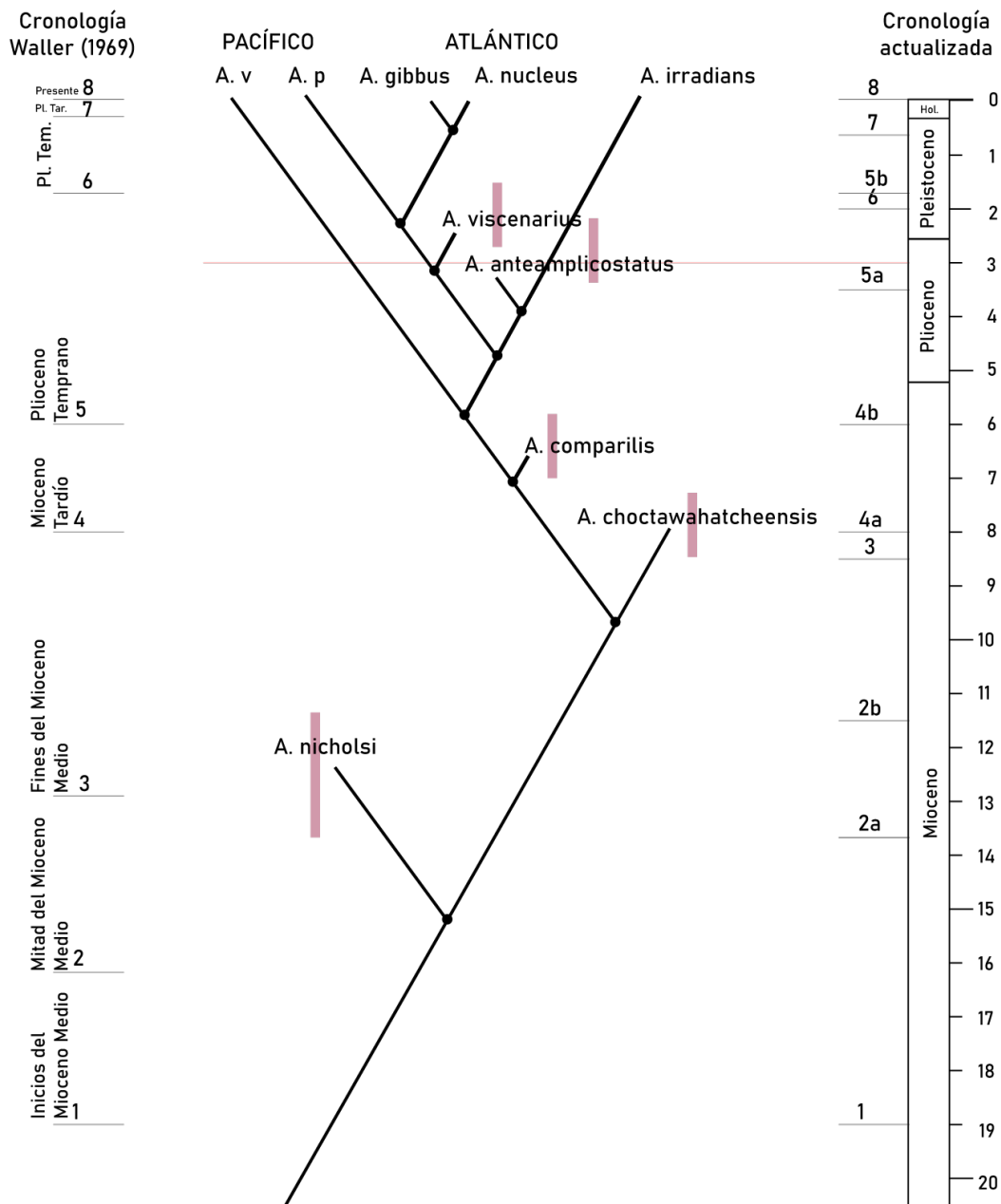


Figura Suplementaria 1 (Continuación). b) Hipótesis evolutiva del stock *A. gibbus* con la edad de las unidades estratigráficas actualizada y contrastada con la cronología elaborada por Waller (1969). Solo se muestran las especies fósiles que guardan una relación filogenética directa con las especies actuales según Waller (1969). Las barras moradas indican gráficamente el rango de edad de los fósiles. Los nodos han sido ubicados arbitrariamente, pues no son considerados en la hipótesis de Waller (1969). *A. v.*: *Argopecten ventricosus*, *A. p.*: *Argopecten purpuratus*.

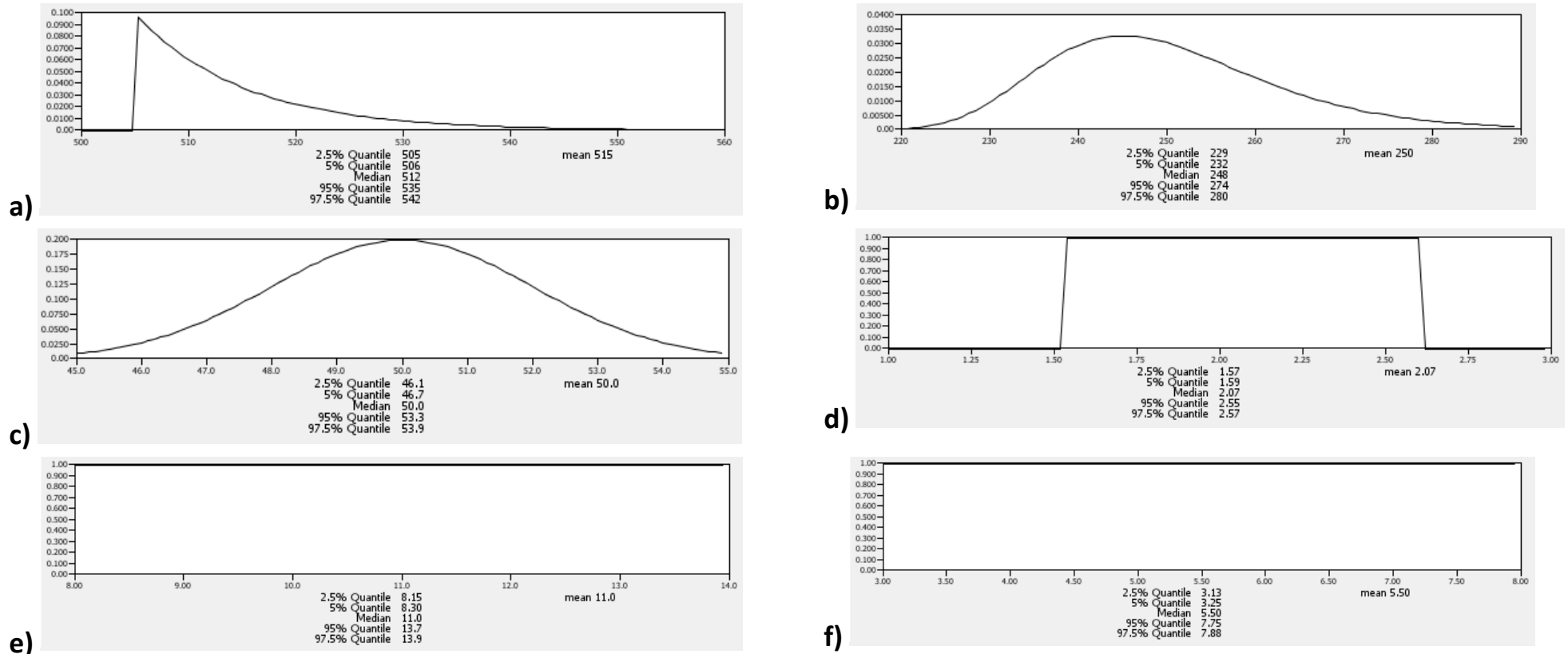
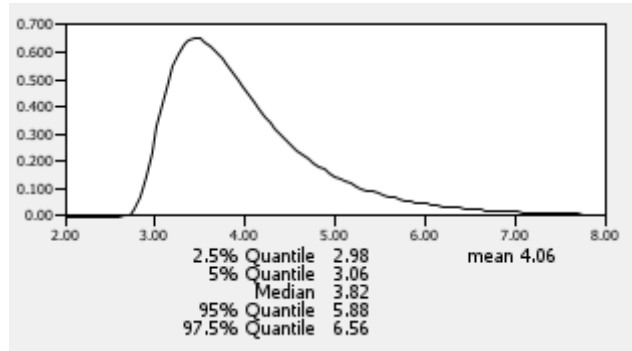
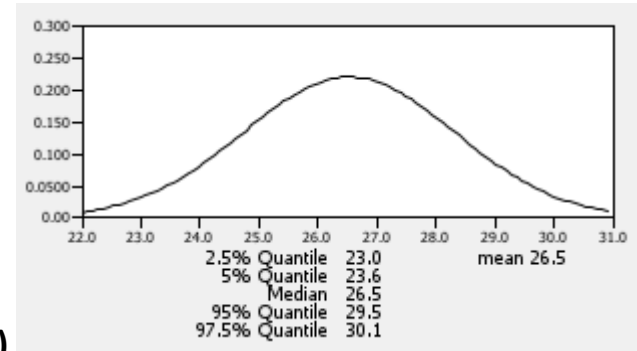


Figura suplementaria 2. Gráficos de distribución *a priori* de los parámetros ingresados en BEAST v2.6.5 a) Distribución exponencial *a priori* del origen del árbol filogenético (*originFBD.t*). b) Distribución logarítmica normal *a priori* de la edad del nodo para el clado de la familia Pectinidae c) Distribución normal *a priori* de la edad del nodo para el clado del género *Argopecten*. d) Distribución uniforme *a priori* del fósil de *Argopecten purpuratus*. e) Distribución uniforme *a priori* del fósil de *Argopecten ventricosus*. f) Distribución uniforme *a priori* del clado *Argopecten purpuratus*.

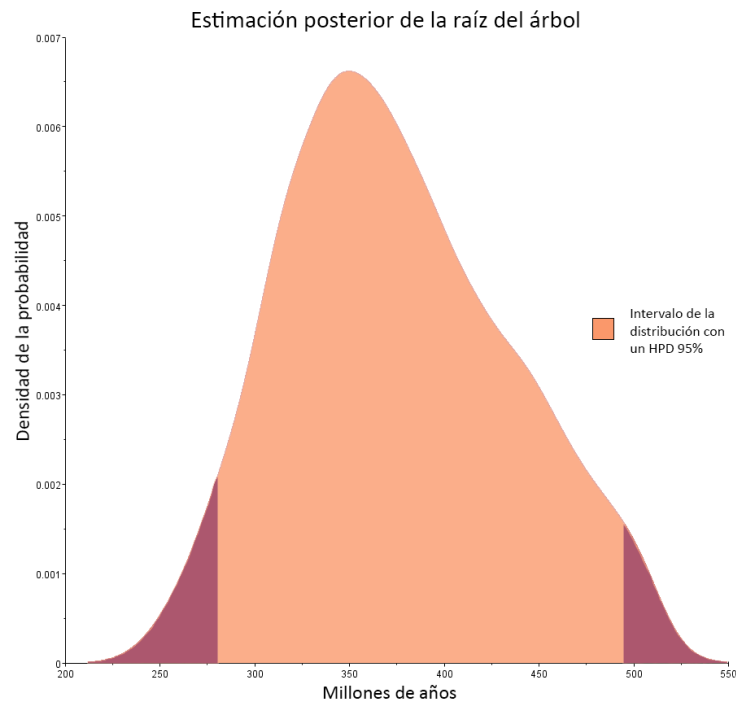


g)

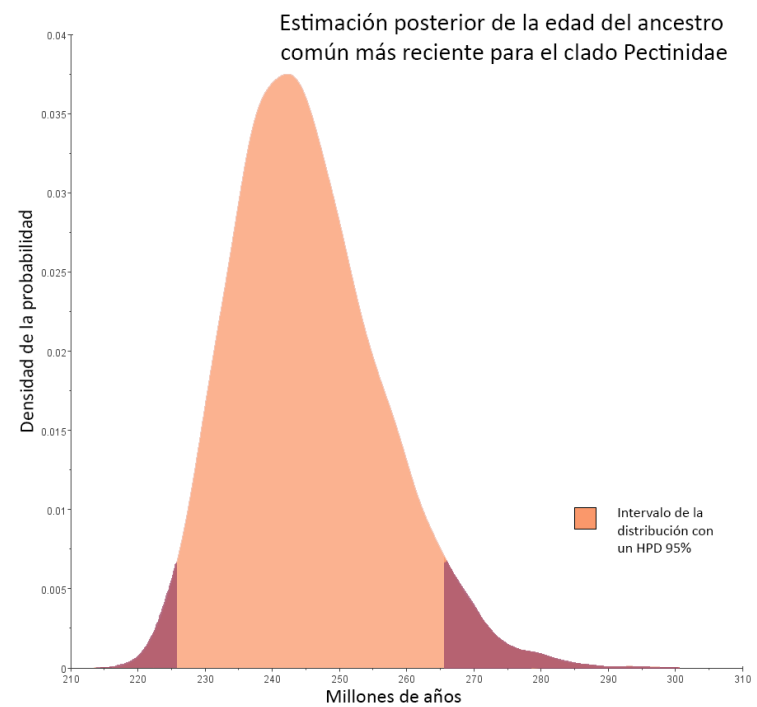


h)

Figura suplementaria 2 (continuación). Gráficos de distribución *a priori* de los parámetros ingresados en BEAST v2.6.5 a) Distribución exponencial *a priori* del origen del árbol filogenético (*originFBD.t*). b) Distribución logarítmica normal *a priori* de la edad del nodo para el clado de la familia Pectinidae c) Distribución normal *a priori* de la edad del nodo para el clado del género *Argopecten*. d) Distribución uniforme *a priori* del fósil de *Argopecten purpuratus*. e) Distribución uniforme *a priori* del fósil de *Argopecten ventricosus*. f) Distribución uniforme *a priori* del clado *Argopecten purpuratus*.

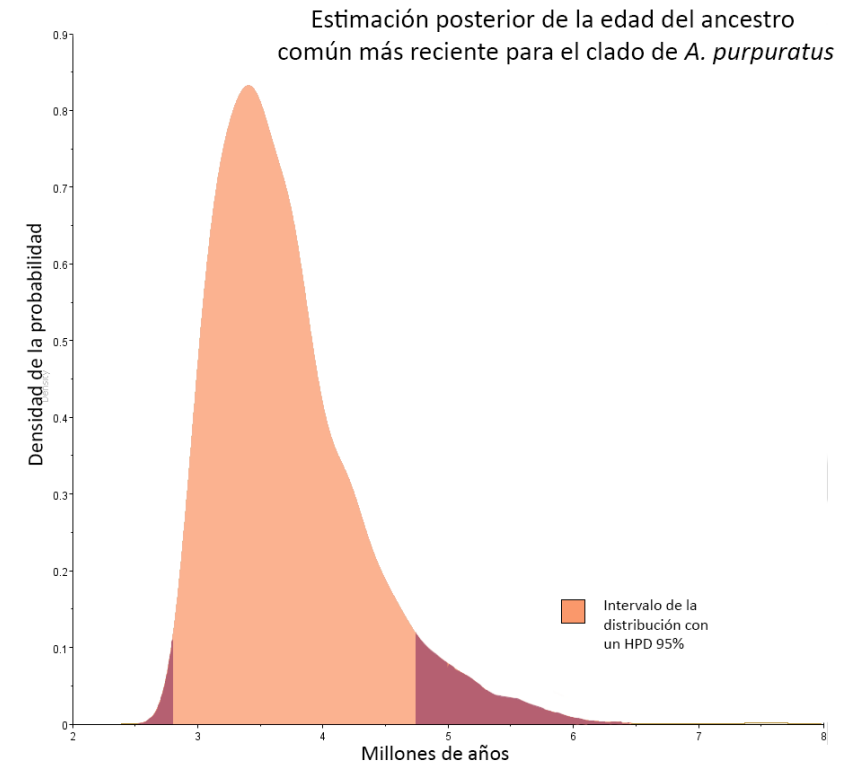
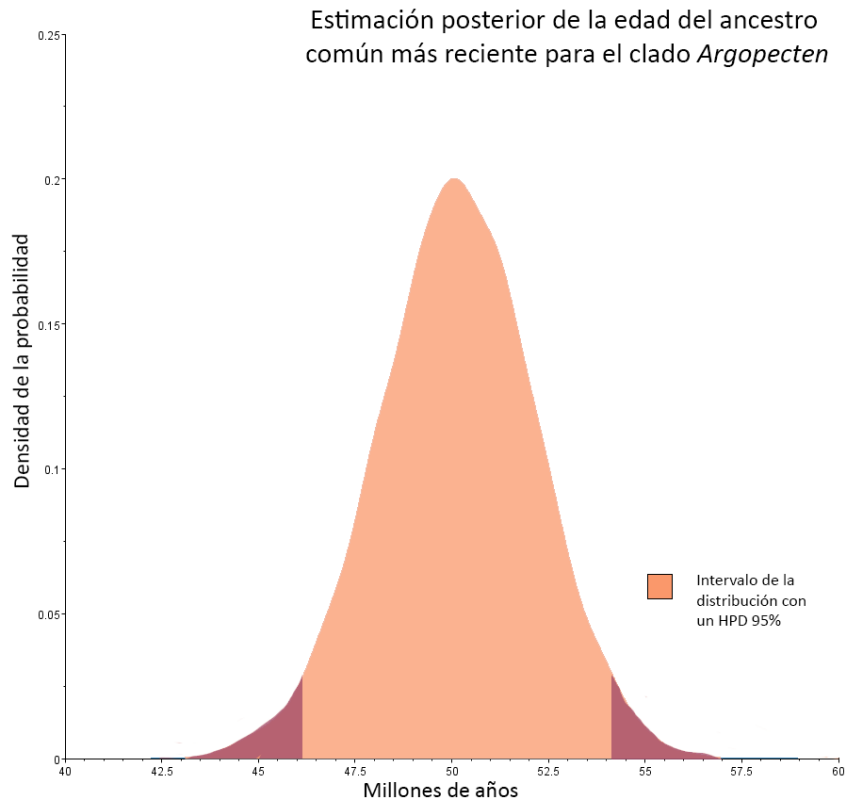


a) Origen de la reconstrucción filogenética



b) Clado Pectinidae

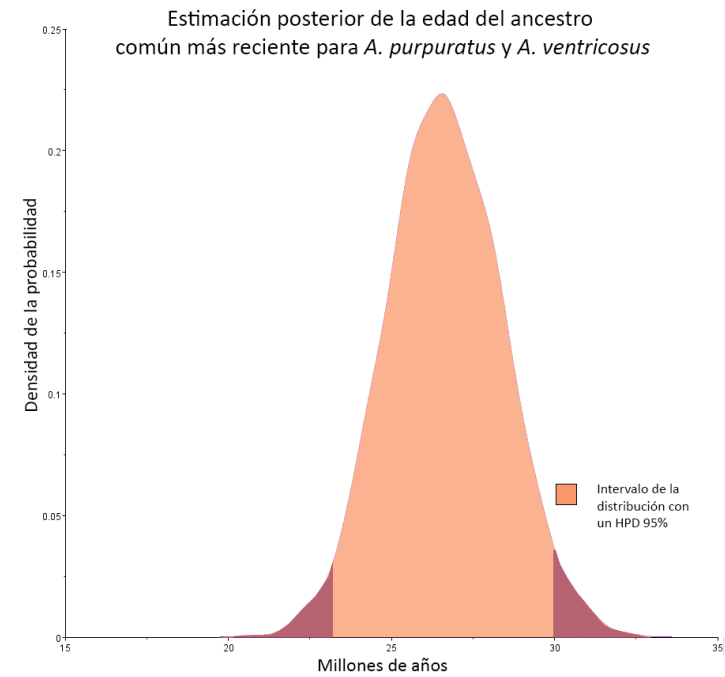
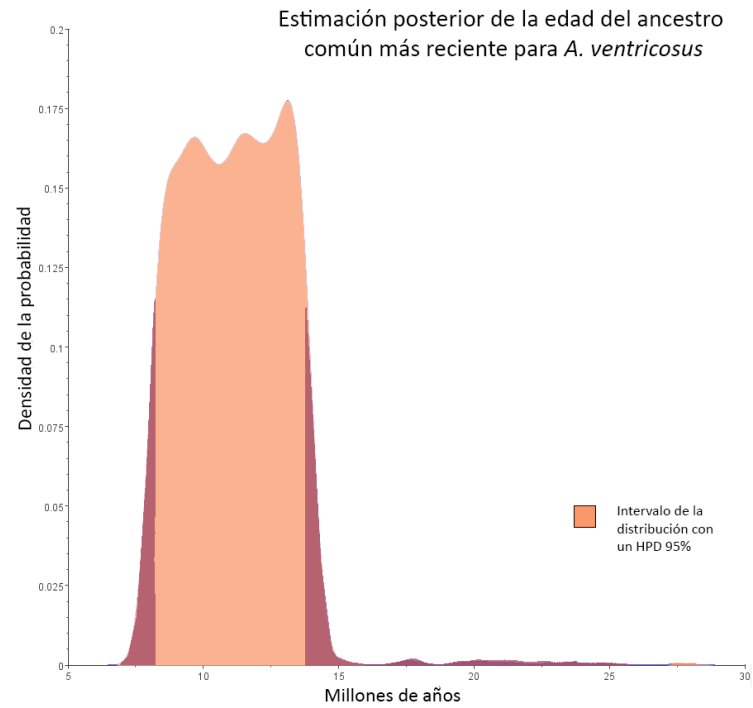
Figura Suplementaria 3. Gráficos de distribución *a posteriori* visualizados en Tracer tras el análisis bayesiano en BEAST v2.6.5, eje vertical indica la densidad de probabilidad (HPD) y eje horizontal la edad en millones de años. a) raíz de la reconstrucción filogenética, b) clado Pectinidae, c) género *Argopecten*, d) *Argopecten purpuratus*, e) *Argopecten ventricosus* y f) la estimación de la distribución *a priori* de *A. purpuratus* y *A. ventricosus*.



c) género *Argopecten*

d) *Argopecten purpuratus*

Figura Suplementaria 3 (continuación). Gráficos de distribución *a posteriori* visualizados en Tracer tras el análisis bayesiano en BEAST v2.6.5, eje vertical indica la densidad de probabilidad (HPD) y eje horizontal la edad en millones de años. a) origen de la reconstrucción filogenética, b) clado Pectinidae, c) género *Argopecten*, d) *Argopecten purpuratus*, e) *Argopecten ventricosus* y f) la estimación de la distribución *a priori* de *A. purpuratus* y *A. ventricosus*.



e) *Argopecten ventricosus*

Figura Suplementaria 3 (continuación). Gráficos de distribución *a posteriori* visualizados en Tracer tras el análisis bayesiano en BEAST v. 2.5, eje vertical indica la densidad de probabilidad (HPD) y eje horizontal la edad en millones de años. a) origen de la reconstrucción filogenética, b) clado Pectinidae, c) género *Argopecten*, d) *Argopecten purpuratus*, e) *Argopecten ventricosus* y f) la estimación de la distribución *a priori* de *A. purpuratus* y *A. ventricosus*.

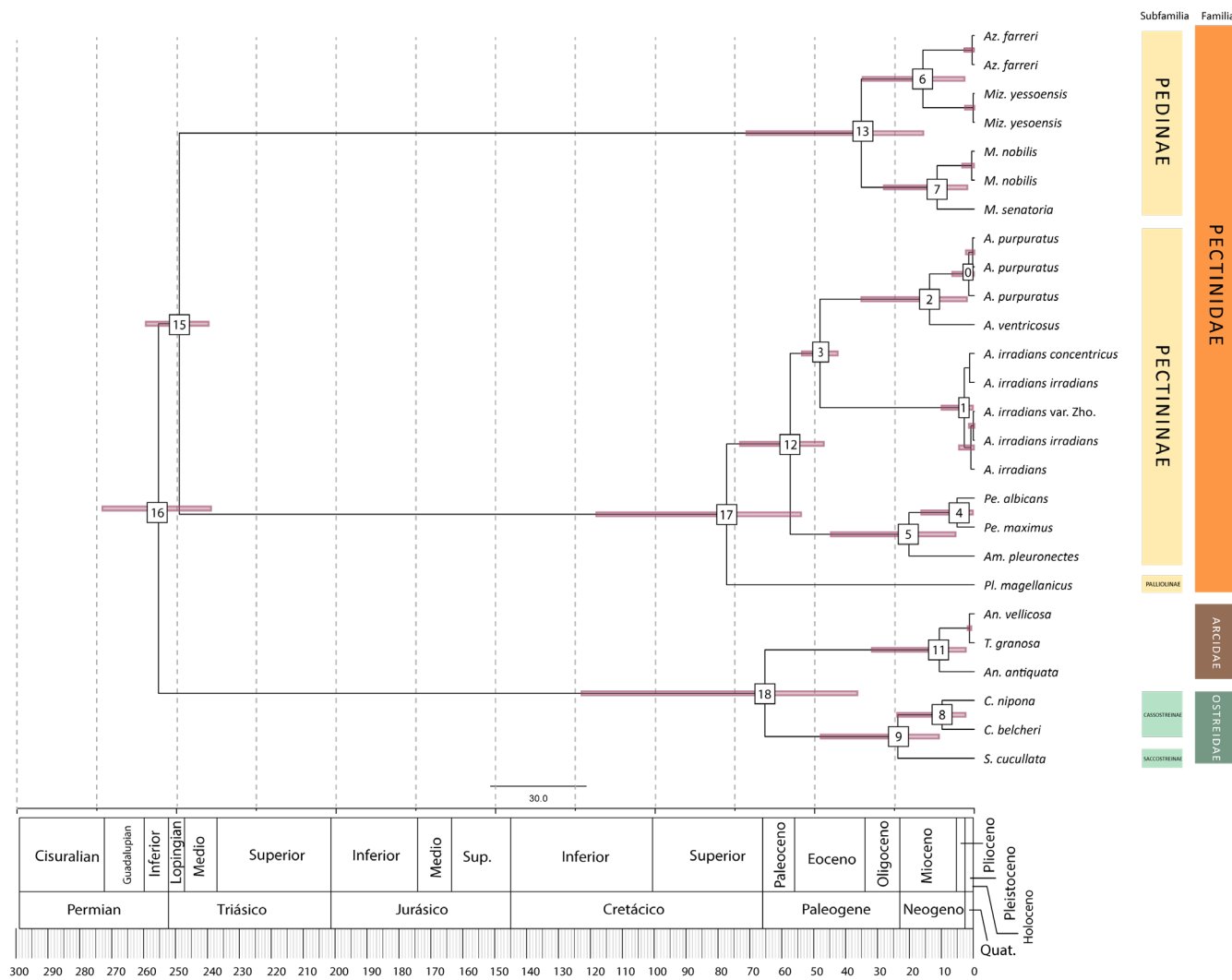


Figura suplementaria 4. Reconstrucción filogenética basada en secuencias mitocondriales completas de la familia Pectinidae y como grupo externo a la familia Arcidae y Ostreidae. Resultado del análisis bayesiano bajo el modelo calibrado de Yule. Se señala el intervalo del 95% HPD para los nodos con buen soporte (>0.95) y están indicadas con barras púrpuras. La escala de tiempo geológica se encuentra debajo. La familia Arcidae no tiene clasificación a nivel de familia. Detalles sobre el clado *Argopecten* se detallan en la **Figura 11**. Medias y rangos del HPD se encuentran en la **Tabla Suplementaria 3**.

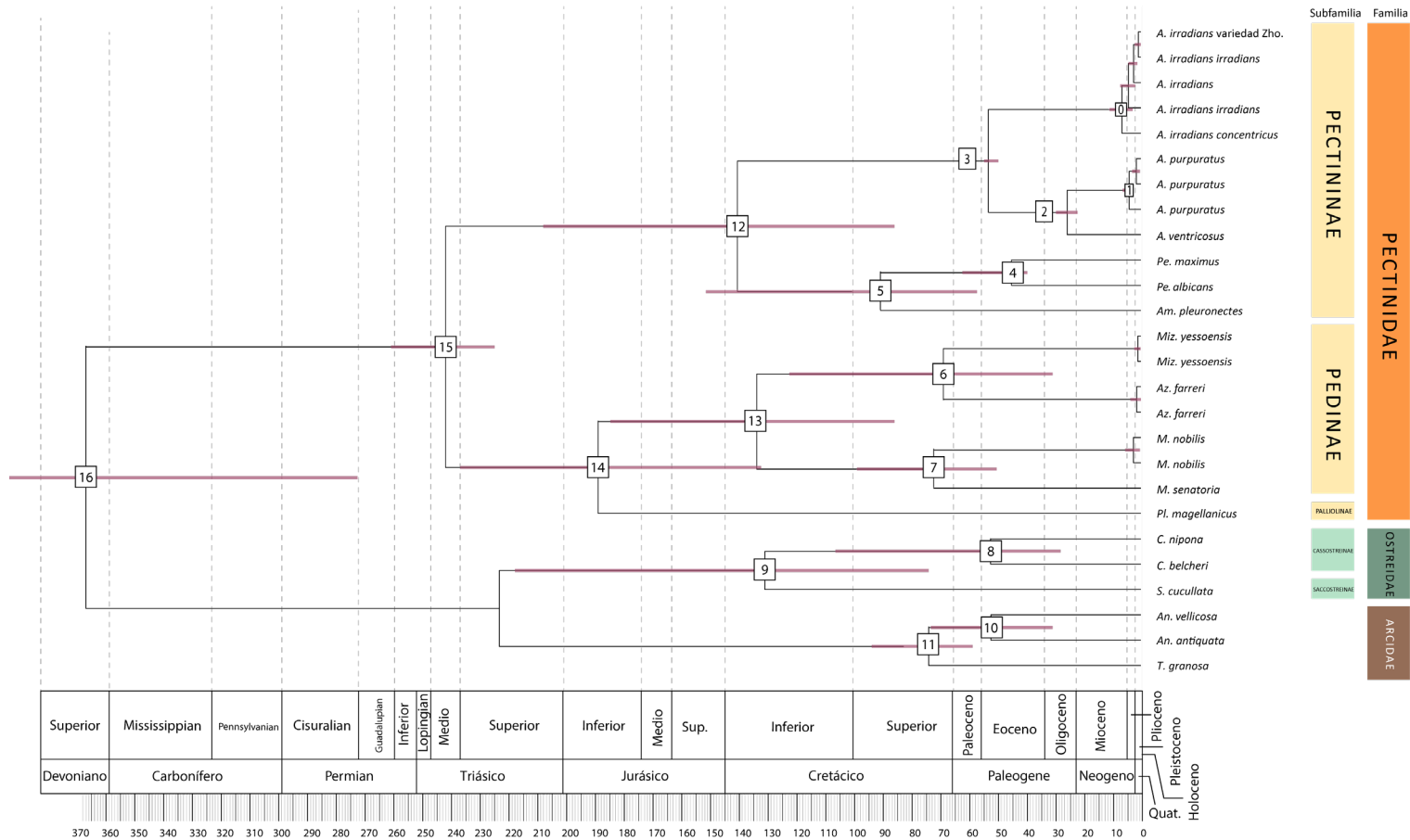


Figura suplementaria 5.

Reconstrucción filogenética de especies existentes basado en datos fósiles y secuencias mitocondriales completas a partir de análisis bayesiano mediante el modelo FBD. Se muestra su clasificación a nivel familia y subfamilia según Dijkstra 2014 en Serb (21). El grupo externo está integrado por la familia Ostreidae y Arcidae. La edad

estimada se señala en los nodos que tienen un buen soporte. Las barras indican el 95% HPD y se señala el intervalo debajo de la edad de los nodos. La escala de tiempo geológico se señala debajo de la filogenia. Medias y rangos del HPD se encuentran en la **Tabla Suplementaria 3**.

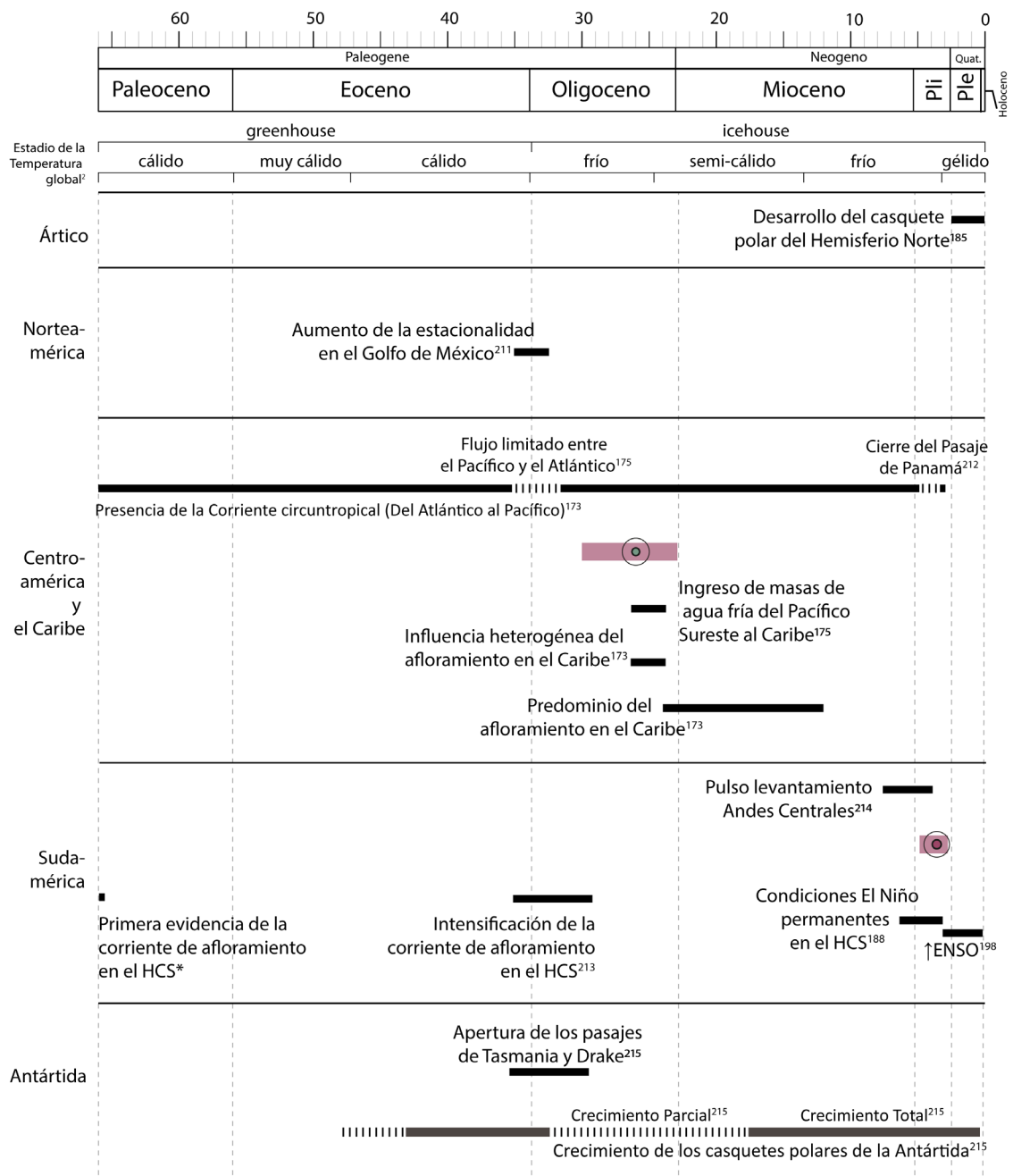


Figura Suplementaria 6. Cambios y procesos geológicos durante el Cenozoico con gran impacto en especies de aguas superficiales. La divergencia de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* (círculo verde) y la divergencia del linaje de *A. purpuratus* (círculo púrpura). Las barras púrpuras representan el 95% HPD para cada estimación. Elaborado a partir de (173), (211), (175), (176), (182), (185), (188), (198), (212), (213), (214) y (215). *2022, correo electrónico entre Ocho D y la autora, no referenciado.

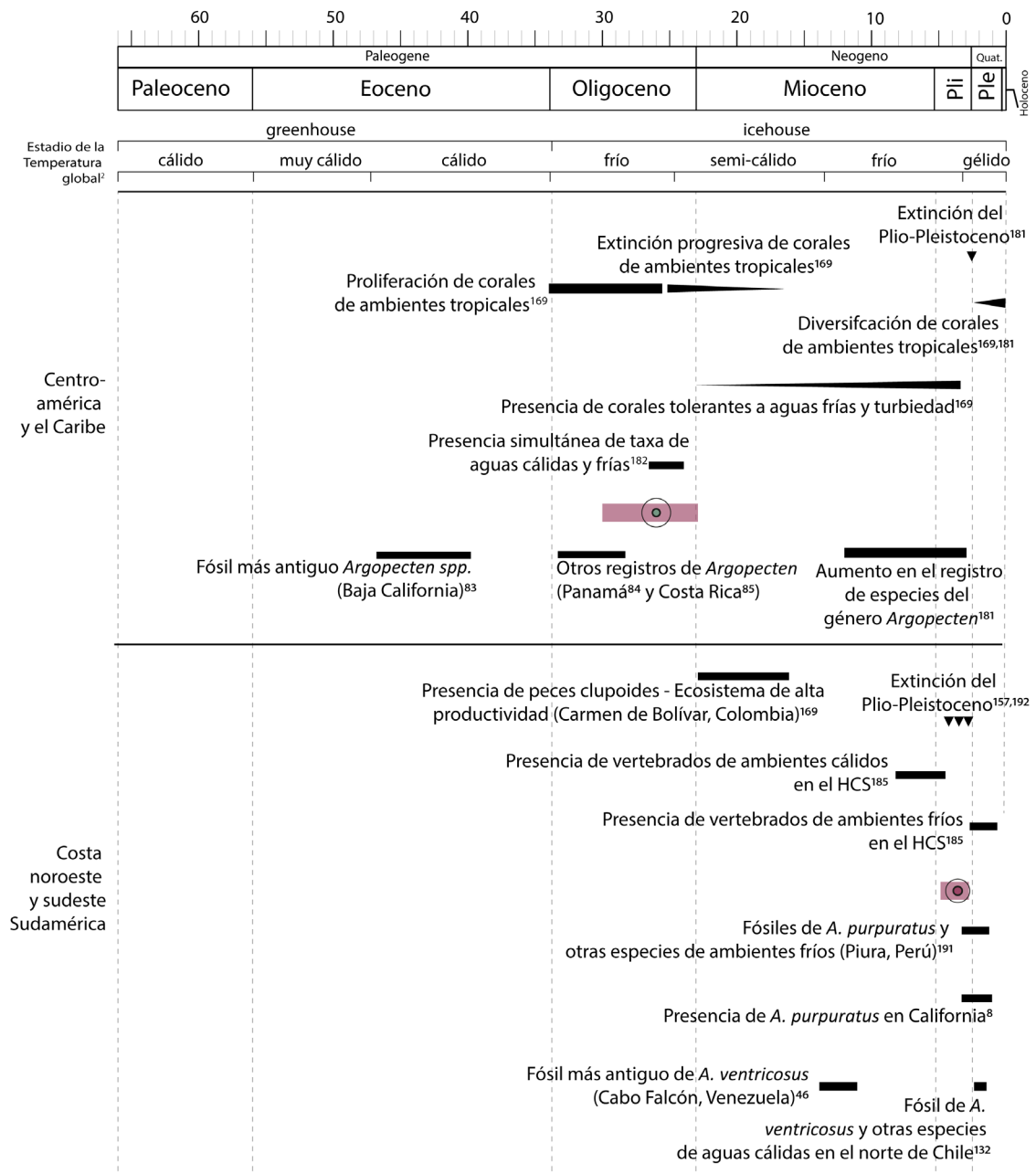


Figura Suplementaria 7. Cambios en la ocurrencia de las especies marinas durante el Cenozoico. La divergencia de *A. purpuratus* y *A. ventricosus* (círculo verde) y la divergencia del linaje de *A. purpuratus* (círculo púrpura). Las barras púrpuras representan el 95% HPD para cada estimación. Elaborado a partir de (8), (46), (83), (84), (85), (132), (157), (169), (181), (182), (184), (185), (191) y (192).

Anexo 3 – Referencias Bibliográficas Suplementarias

Referencias bibliográficas suplementarias 1

Artículos de los mitogenomas publicados e incluidos en la presente investigación:

1. Marín A, Alfaro R, Fujimoto T, Arai K. Mitochondrial genome of the Peruvian scallop *Argopecten purpuratus* (Bivalvia: Pectinidae). *Mitochondrial DNA*. 2015 Sep 3; 26(5):726–7.
2. Xin ZZ, Liu Y, Li CF, Zhang DZ, Jiang SH, Zhang H Bin, et al. Mitochondrial genome of *Argopecten irradians* reveals higher-level phylogenetic relationships in Anisomyaria. *Int J Biol Macromol*. 2018; 117:1089–92.
3. Ren J, Shen X, Jiang F, Liu B. The mitochondrial genomes of two scallops, *Argopecten irradians* and *Chlamys farreri* (Mollusca: Bivalvia): the most highly rearranged gene order in the family Pectinidae. *J Mol Evol*. 2010; 70(1):57–68.
4. Xu K, Kanno M, Yu H, Li Q, Kijima A. Complete mitochondrial DNA sequence and phylogenetic analysis of Zhikong scallop *Chlamys farreri* (Bivalvia: Pectinidae). *Mol Biol Rep*. 2011;38(5):3067–74.
5. Wu X, Xu X, Yu Z, Kong X. Comparative mitogenomic analyses of three scallops (Bivalvia: Pectinidae) reveal high level variation of genomic organization and a diversity of transfer RNA gene sets. *BMC Res Notes*. 2009; 2:1–7.
6. Sato M, Nagashima K. Molecular characterization of a mitochondrial DNA segment from the Japanese scallop (*Patinopecten yessoensis*): Demonstration of a region showing sequence polymorphism in the population. *Mar Biotechnol*. 2001;3(4):370–9.
7. Marín A, Fujimoto T, Arai K. The mitochondrial genomes of *Pecten albicans* and *Pecten maximus* (Bivalvia: Pectinidae) reveal a novel gene arrangement with low genetic differentiation. *Biochem Syst Ecol*. 2015; 61:208–17.
8. La Roche J, Snyder M, Cook DI, Fuller K, Zouros E. Molecular characterization of a repeat element causing large-scale size variation in the mitochondrial DNA of the sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Mol Biol Evol*. 1990;7(1):45–64.
9. Sun S, Kong L, Yu H, Li Q. The complete mitochondrial DNA of *Tegillarca granosa* and comparative mitogenomic analyses of three Arcidae species. *Gene*. 2015a;557(1):61–70.
10. Sun S, Kong L, Yu H, Li Q. Complete mitochondrial genome of *Anadara vellicata* (Bivalvia: Arcidae): A unique gene order and large atypical non-coding region. *Comp Biochem Physiol - Part D Genomics Proteomics*. 2015b; 16:73–82.
11. Pu L, Liu H, Wang G, Li B, Xia G, Shen M, et al. Complete mitochondrial genome of the cockle *Anadara antiquata* (Linnaeus, 1758). *Mitochondrial DNA Part B Resour*. 2019;4(2):2293–4.
12. Yu H, Li Q. Mutation and Selection on the Wobble Nucleotide in tRNA Anticodons in Marine Bivalve Mitochondrial Genomes. *PLoS One*. 2011;6(1):e16147.

13. Gastineau R, Nguyen D-H, Lemieux C, Turmel M, Tremblay R, Nguyen V-D, et al. The complete mitochondrial DNA of the tropical oyster *Crassostrea belcheri* from the Can Gio mangrove in Vietnam. *Mitochondrial DNA*. 2018;3(1):462–3.
14. Volatiana JA, Fang S, Kinaro ZO, Liu X. Mitochondrial DNA: The Journal of DNA Mapping, Sequencing, and Analysis Complete mitochondrial DNA sequences of *Saccostrea mordax* and *Saccostrea cucullata*: genome organization and phylogeny analysis. *Mitochondrial DNA*. 2015;(August 2015):1–2.

Referencias bibliográficas suplementarias 2

Publicaciones donde se incluye la edad fósil de las especies incluidas en la presente investigación:

1. Ortlieb L, Diaz A y Guzman N. A warm interglacial episode during oxygen isotope stage 11 in northern Chile. *Quat Sci Rev*. 1996, 15:857-871.
2. Devries TJ. Lithostratigraphy and biostratigraphy of Pliocene and Pleistocene marine deposits and age of the highest marine terrace from the Sacaco basin and its environs (southern Peru). *Boletín la Soc Geológica del Perú*. 2020;114:20–48.
3. Ochoa D, Devries TJ, Quispe K, Barbosa-Espitia A, Salas-Gismondi R, Foster DA, et al. Age and provenance of the Mio-Pleistocene sediments from the Sacaco area, Peruvian continental margin. *J South Am Earth Sci*. 2022;116:10377.
4. Aguilera O. Tesoros Paleontológicos de Venezuela: Urumaco, Patrimonio Natural de la Humanidad. 1°. Caracas: Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda; 2004. 148 p.
5. Foster H. Geology of Ishigaki-shima Ryukyu-retto. United States Geol Surv Prof Pap. 1965;399(A):1–119.
6. Oishi M, Fujii H, Tagasuri S. Pliocene cetaceans from Shiriuchi-machi, Hachinohe City, Northeast Japan (Part 2). Research report of the “Fossil Hachinohe Whales”, Hachinohe Children’s Science Museum. Vol. Part 2. 2001.
7. Hayasaka S. Summary of the geology and paleontology of the Atsumi Peninsula, Aichi Prefecture, Japan. Science reports of the Tohoku Imperial University. 2nd series, Geology. Tohoku; 1962.
8. Wood S V. Monograph of the Crag Mollusca with descriptions of shells from the upper tertiaries of the east of England. Vol. 4. 1879. p. 1–58.
9. Whitmore F. Cetacea from the Sahabi Formation, Libya. *Neogene Paleontology and Geology of Sahabi*. 1987. 145–151 p.
10. Skwarko S. Mollusca in Indonesian Cenozoic biostratigraphy (a computerised compilation). 1994.
11. Lyngdoh B, Tiwari R, Kachhara R. Miocene Molluscan biostratigraphy of the Garo Hills, Meghalaya, India. *J Paleontol Soc India*. 1999; 44:55–67.
12. Ladd H, Hoffmeister J. Geology of Lau, Fiji. Bernice P. Bish Museum Bull. 1945;181.

Referencias bibliográficas suplementarias 3

1. Hodson F, Hodson HK, y Harris GD. Some Venezuelan and Caribbean Mollusks. *Bull Ame Paleo*. 1927, 13(49):1-160
2. Huddlestun PF y Wright RC. Late Miocene Glacio-Eustatic Lowering of Sea Level: Evidence from the Choctawhatchee Formation, Florida Panhandle [Internet]. *Gulf Coast Asso Geo Soc Trans*. 1977, (27): 299-303. Disponible en: <https://archives.datapages.com/data/gcags/data/027/027001/0299.htm>
3. Missimer TM y Scott TM. (Eds.) GEOLOGY AND HYDROLOGY OF LEE COUNTY, FLORIDA DURWARD H. BOGGESS MEMORIAL SYMPOSIUM. 2001. Tallahassee: FLORIDA GEOLOGICAL SURVEY.

Referencias Bibliográficas Suplementarias 4

1. Woodring W. Geology and Paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. United States Geological Survey Professional Paper. 1957. 306(A).
2. Miller AK. Tertiary nautiloids of the Americas. *Geological Society of America Memoir*. 1947. 23:1-234.
3. Vaughan W, Cooke W, Condit DD, Ross CP, Woodring WP y Calkins CF. A geological reconnaissance of the Dominican Republic. *Geological Survey of the Dominican Republic Memoir*. 1957.
4. Aguilar T. Organismos de un arrecife fósil (Oligoceno Superior-Mioceno Inferior), del Caribe de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 1999, 47(3)
5. Jung P. Fossil mollusks from Carriacou, West Indies. *Bulletins of American Paleontology*. 1971, 61(269):1-262
6. Cooke CW. Tertiary mollusks from the Leeward Islands and Cuba. *Contributions to the geology and paleontology of the West Indies*. Carnegie Institution of Washington. 1919, 105-156
7. Hodson F, Hodson HK, and Harris GD. Some Venezuelan and Caribbean Mollusks. *Bulletins of America Paleontology*. 1927, 13(49):1-160
8. Aguilera OA. Tesoros Paleontológicos de Venezuela. 2004, 1-148
9. Saunders JB, Jung P, y Biju-Duval B. Neogene Paleontology in the Northern Dominican Republic: 1. Field Surveys, Lithology, Environment, and Age. *Bull Amer Paleo*. 1986, 89(323):1-79
10. Pilsbry HA y Olsson AA. A Pliocene fauna from Western Ecuador. *Proceedings of the Natural Sciences of Philadelphia*. 1941, 93:1-79
11. Jordan EK y Hertlein LG. Expedition to the Revillagigedo Islands, Mexico, in 1925, VII. Contribution to the geology and paleontology of the Tertiary of Cedros Island and adjacent parts of Lower California. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. 1926, 15(14):409-464

12. Buczek A, Hendy A, Hopkins M y Sessa J. On the reconciliation of biostratigraphy and strontium isotope stratigraphy of three southern Californian Pliocene-Pleistocene formations. *Geological Society America Bulletin*. 2020.
13. U. S. Grant, IV and H. R. Gale. Catalogue of the Marine Pliocene and Pleistocene Mollusca of California. *Memoirs of the San Diego Society of Natural History* 1:1-1036. 1931.
14. Woodring WP. Geology and paleontology of canal zone and adjoining parts of Panama: Description of Tertiary mollusks (Pelecypods: Propeamussiidae to Cuspidariidae). *United States Geological Survey Professional Paper* 306(F). 1982.
15. Olsson AA. The Miocene of Northern Costa Rica. *Bull Amer Paleol*. 1922, 9(39):1-309.
16. Devries TJ. A review of geological evidence for ancient El Niño activity in Peru. *J Geophys Res*. 1987;92(C13):417–79.
17. Ragaini L, di Celma C, y Cantalamessa G. Warm-water mollusc assemblages from northern Chile (Mejillones Peninsula): new evidence for permanent El Niño-like conditions during Pliocene warmth?. *Jour Geo Soc*. 2008, 165:1075-1084.
18. Ortlieb L, Diaz A, Guzman N. A warm interglacial episode during oxygen isotope stage 11 in Northern Chile. *Quat Sci Rev*. 1996;15:857–71.

Agradecimientos

A mi asesor, Pedro Romero, cuyo entusiasmo y constante ánimo a culminar este proyecto de investigación fueron la fuerza vital para que se vuelva en realidad. A Diana Ochoa, por sus valiosas sugerencias que nutrieron la esencia de este proyecto ahora y siempre.

A los integrantes de los Laboratorios de Biología Marina, Biogeociencias y al grupo de investigadores incorporados cuya labor es fundamental para comprender el pasado y presente de nuestras costas.

A mi familia, por acompañarme en esta ardua etapa, siendo mi fuente de inspiración para continuar adelante y, por supuesto, a Bache, por estar un tiempo más con nosotros.

A todos los que de alguna u otra manera estuvieron involucrados en este proyecto, gracias.