

BIOGEOGRAFÍA DE ESPONJAS MARINAS (PHYLUM PORIFERA); ESTUDIOS EN EL PACÍFICO ORIENTAL

Vega, C.¹, C. J. Hernández-Guerrero^{1,3} & J. A. Cruz-Barraza²

¹Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN. Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, Col. Playa Palo de Santa Rita. La Paz, Baja California Sur, México. C.P. 23090. ²Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Autónoma de México, Unidad Académica Mazatlán. Av. Joel Montes Camarena s/n. Mazatlán, Sinaloa. C.P. 82040. ³Becario COFAA y EDI-IPN. email: cvegaj0801@ipn.mx.

RESUMEN. Las esponjas (Phylum Porifera) constituyen uno de entre grupos y animales acuáticos más biodiversos y abundantes del planeta. En las últimas décadas han adquirido un creciente interés debido a su importancia evolutiva, ecológica y económica (e.g. biotecnológica). Además de estos aspectos, las esponjas también son interesantes desde el punto de vista biogeográfico, debido a que poseen adultos sésiles y larvas que en general presentan dispersión limitada, lo que permite estudiar la historia de su dispersión. Pese a su importancia, el conocimiento sobre sus patrones de distribución ha sido poco desarrollado. Esta revisión tiene como objetivo presentar el estado del conocimiento biogeográfico de los Porifera, así como dar a conocer un panorama actual de su situación en la región del Pacífico oriental. En general, la falta de un buen conocimiento faunístico de los poríferos en esta región, dificulta el establecimiento de sus relaciones biogeográficas. Durante los últimos años, se ha realizado una intensa campaña para ampliar el conocimiento taxonómico básico, sin embargo, el grado de avance aun no es suficiente, por lo que es importante continuar con el desarrollo de trabajos que aborden estudios faunísticos y los patrones de distribución de los poríferos. Sin duda, con la continuidad que se le está dando a esta labor, y la implementación de marcadores moleculares en la sistemática y biogeografía de los poríferos, en poco tiempo será posible utilizarlos dentro de modelos biogeográficos. Ello nos dará una mayor perspectiva de los patrones de distribución y especiación que ocurren en los océanos, y especialmente en la gran región geográfica del Pacífico oriental.

Palabras clave: Pacífico oriental, biogeografía, esponjas.

Biogeography of marine sponges (Phylum Porifera); studies in the Eastern Pacific

ABSTRACT. Sponges (Phylum Porifera) constitute one of the more diverse and abundant aquatic animal groups on the planet. In the last decades they have gained great interest due to their evolutionary, ecology and economic importance (e.g., biotechnology). Besides these features, sponges are of much interest to biogeography, because they have sessile adults and larvae with limited dispersal, which allows studying the history of their dispersal. Despite their importance, the knowledge about sponge distribution patterns remains poorly development. The goal of this review is to introduce the biogeography knowledge state, as well as give an actual panorama of their situation in the eastern Pacific. In general, lack of good knowledge about Porifera fauna in this region difficult to establish biogeographical relationships. During the last years an intense campaign has began in order to develop the basic taxonomic knowledge, however, the progress is not enough, there for it is important to continue the development of studies about the distribution patterns of Porifera. These investigations along with the implementation of molecular markers in the systematics and biogeography of Porifera, allow in the near future use the sponges within biogeographic models. This will give us greater insight about the patterns of distribution and speciation in the oceans, particularly in the geographical region of the eastern Pacific.

Keywords: East Pacific, biogeography, sponges.

Vega, C., C. J. Hernández-Guerrero & J. A. Cruz-Barraza. 2012. Biogeografía de esponjas marinas (Phylum Porifera); estudios en el Pacífico Oriental. *CICIMAR Oceánides*, 27(1): 35-50.

INTRODUCCIÓN

El Phylum Porifera constituye uno de los grupos de invertebrados más biodiversos y abundantes del planeta, con aproximadamente 8,350 especies (Soest *et al.*, 2012) aunque se ha estimado que el número puede superar las 15,000 (Soest, 2007). Las esponjas son un componente importante en una gran variedad de hábitats y ambientes (templado, tropical y polar) (Bergquist, 1978), desde el intermareal hasta las profundidades abisales (Berquist, 1978, Kefalas *et al.*, 2003).

Desde la antigüedad, las esponjas eran utilizadas como enseres domésticos (esponjas de baño, forros de sillas y cascos de batalla), actualmente son cultivadas y comercializadas por

empresas en el área de la cosmética (Vacelet, 1985; Gómez, 2002).

En las últimas décadas, los poríferos han adquirido un creciente interés debido al importante papel ecológico que desempeñan en los ecosistemas acuáticos bentónicos, (véase Diaz & Rützler, 2001; Wulff, 2001; Bell, 2008). Son filtradores eficientes, ya que retiran bacterias y materia orgánica, incrementando la claridad de la columna de agua, además, brindan refugio a una gran variedad de organismos (incluyendo especies de importancia comercial). Otra aplicación en las que destaca el uso de las esponjas es como bioindicadoras de la calidad ambiental, debido a la gran sensibilidad que manifiestan ante algunos factores

estresantes como la excesiva sedimentación o la contaminación (Muricy, 1991; Carballo *et al.*, 1994; 1997; Carballo & Naranjo, 2002). Desde el punto de vista evolutivo, las esponjas son reconocidas como un grupo clave para el entendimiento de la evolución de los metazoarios (Müller *et al.*, 2001; Coutinho *et al.*, 2003, Erpenbeck & Wörheide, 2007). Incluso recientes descubrimientos a partir de fósiles de esponjas sugieren replantear la fecha del surgimiento de los primeros metazoos (National Geographic News, 2012).

Se ha demostrado que las esponjas constituyen una fuente de interesantes y novedosos productos naturales bioactivos (Uriz *et al.*, 1991; Faulkner, 2000; 2001; 2002; Blunt *et al.*, 2003, Narsinh & Müller, 2004), muchos de los cuales presentan propiedades antitumorales, antibacterianas, antivirales, etc., con potencial aplicación farmacológica (Proksch *et al.*, 2002; Donia & Hamann, 2003; Koopmans *et al.*, 2009). También, se ha encontrado que algunas estructuras esqueléticas silíceas poseen propiedades similares a las fibras comerciales utilizadas en telecomunicaciones (fibra óptica) (Bond & McAuliffe, 2003). Además de estas peculiaridades tan relevantes, las esponjas también constituyen un grupo muy interesante desde el punto de vista biogeográfico, debido a que poseen adultos sésiles y la gran mayoría presenta larvas con tiempos de vida relativamente cortos (alrededor de 72 horas), lo que les confiere una capacidad de dispersión muy restringida (Bergquist, 1978). Estas características son aspectos clave que facilitan el estudio de su historia de vida y de su dispersión (Sarà *et al.*, 1992; Soest & Hajdu, 1997).

Pese a la importancia que en los últimos años han adquirido los poríferos, el conocimiento que se tiene sobre aspectos básicos de su reproducción, distribución espacial y afinidades biogeográficas ha sido poco desarrollado (Soest & Hajdu, 1997; Wörheide *et al.*, 2005).

Particularmente en el área del Pacífico oriental, son pocos los estudios sobre biogeografía de esponjas, además, la literatura relacionada se encuentra muy dispersa (Desqueyroux-Faúndez & Moyano, 1987; Soest, 1994, Soest & Hajdu, 1997), y en muchos casos, se basa en trabajos taxonómicos antiguos (Dickinson, 1945; Bakus, 1966).

Este trabajo tiene como objetivo presentar el estado del conocimiento sobre la biogeografía de los Porifera, mostrar los antecedentes históricos sobre el desarrollo del conocimiento de la biodiversidad de esponjas en el Pacífico oriental y resaltar aquellos trabajos relacio-

nados con aspectos biogeográficos sobre el grupo. También se aborda la problemática que presenta el estudio biogeográfico de las esponjas en esta área, así como una perspectiva sobre los recientes avances en el conocimiento de los patrones de distribución de este importante grupo zoológico.

Biogeografía e indicadores biogeográficos: Porifera

La biogeografía es una disciplina de la biología comparada que estudia la distribución espacio-temporal de la biodiversidad a escala geográfica, así como las causas o procesos históricos y ecológicos que la determinan (Martín-Piera & Sanmartín, 1999). Con esto, se busca describir los patrones de distribución de las especies, proponer hipótesis acerca de los procesos que los causaron, y proporcionar un sistema de regionalización biótica del planeta (Morrone, 2004).

En biogeografía, se toman en cuenta varios aspectos para considerar la importancia de grupos como indicadores biogeográficos. Entre estos, la capacidad de movimiento de los organismos, comenzando por sus primeras etapas de vida. La existencia de un periodo larvario planctónico es característica de un gran número de especies bentónicas y la duración de dicho periodo es crítico, debido a que de ello depende la distancia que recorrerán las larvas con el movimiento del agua o por natación. La duración de la vida larvaria puede variar, dependiendo del grupo y según las especies de cada uno (Pedrotti & Fenaux, 1992). Las condiciones de producción de larvas nadadoras, sus migraciones y los requerimientos para su metamorfosis y fijación constituyen el fundamento para interpretar la dispersión de las especies bentónicas (Margalef, 1982).

Desde el punto de vista biogeográfico, los organismos con poca movilidad son mejores indicadores biogeográficos que los que presentan mayor movilidad. Esto se debe a que los primeros representan el área en la que se encuentran. Desde esta perspectiva, por ejemplo, se ha postulado que los crustáceos decápodos son confiables como indicadores biogeográficos por sus hábitos bentónicos en estado adulto (Correa, 1991; 1995). De igual forma, las esponjas son útiles para estudiar sus patrones de distribución (Bergquist, 1978; Carrera & Rigby, 1999), por ser organismos sésiles en su etapa adulta y presentar larvas con dispersión restringida y de rápido asentamiento (Sarà *et al.*, 1992; Soest & Hajdu, 1997).

Este tipo de características también se ha estudiado en organismos terrestres como reptiles, escarabajos y helechos, y en general, or-

ganismos con poca o nula movilidad que han evolucionado en ambientes localizados, y que son indicadores biogeográficos confiables (Pichi-Sermolli *et al.*, 1988; Lanteri, 2001; Vítolo & Pearson, 2003).

Otro de los aspectos importantes a considerar es la posibilidad de contar con información del pasado para evaluar hipótesis de distribución y reconstruir la historia de vida (evolutiva) de las especies. En este sentido, se pueden considerar como mejores indicadores biogeográficos los organismos que han dejado su huella impresa a lo largo del tiempo. En el caso específico de poríferos, su registro fósil data del periodo Verdiano (ca. 580 ma.) (Li *et al.*, 1998). A principios del Cámbrico (ca. 600 ma.) los poríferos ya estaban bien establecidos y para el Devónico (ca. 370 ma.) fueron los principales constructores de arrecifes (Carballo & Gómez, 2002). Además, gracias a recientes hallazgos, se cuenta con un registro fósil de los principales grupos de esponjas, así como de sus áreas de distribución (Wiedenmayer, 1994).

Finalmente, para delimitar regiones o provincias biogeográficas, el grado de conocimiento de los organismos que ahí habitan (e. g. faunístico, la taxonomía, la biología, la ecología y la distribución de los grupos), puede influir directamente en el establecimiento de los mismos. De esta forma, tal como se ha visto a lo largo de la historia de la biogeografía, los límites de reinos y provincias biogeográficas varían conforme se incrementa el conocimiento de las especies. En este caso, grupos de especies como peces, moluscos y crustáceos, se encuentran entre los mejor estudiados debido a su importancia comercial, mientras que grupos como esponjas y otros invertebrados permanecen casi desconocidos en algunos lugares del mundo (Cruz-Barraza, 2004).

Biogeografía de Porifera

Consideraciones para el estudio biogeográfico de las esponjas

Para entender los patrones de distribución de las esponjas, se debe de considerar las características asociadas a su dispersión, reclutamiento, sobrevivencia y tasas de crecimiento. La temperatura del agua es uno de los principales factores que controla su reproducción y su desarrollo, por lo que las isotermas y la profundidad, junto con las masas terrestres son las barreras más importantes para su dispersión (Vethaak *et al.*, 1982; Wapstra & Soest, 1987; Soest, 1994).

Dispersión

Las esponjas presentan gametos y larvas, la mayoría de ellas lecitotróficas (que se alimentan de sus propias reservas) que generalmente son de corta vida (entre 24 y 72 horas) (Uriz, 1982; Maldonado & Young, 1999; Ávila & Carballo, 2006). Consecuentemente, la mayoría de las esponjas presentan un potencial de dispersión muy limitado y restringido a cortas distancias. La falta de flujo genético entre poblaciones distantes trae como resultado altos niveles de diferenciación genética, por lo que las esponjas son muy susceptibles a los procesos de especiación por aislamiento (Lévi *et al.*, 1998). Esto concuerda con la idea generalizada de que las poblaciones regionales tienen altos niveles de endemismo (Lévi *et al.*, 1998).

Las esponjas tienen cuerpos blandos, susceptibles a fragmentarse con facilidad ya sea por causas naturales (tormentas, corrientes) o por la depredación, que además dispersa los fragmentos localmente. La dispersión por medio de la reproducción asexual (clones) es común en la mayoría de las especies de esponjas, principalmente en áreas tropicales, donde la esponja se fragmenta en pequeños propágulos y se re-adhiere al sustrato (Lévi *et al.*, 1998).

Se ha sugerido que existe poca mezcla entre las poblaciones de aguas profundas y las de aguas someras, y es poco probable que las esponjas puedan migrar a mayores profundidades. Igualmente, se postula que la dispersión de los productos sexuales y asexuales pueden ser bloqueados por barreras oceánicas, así las poblaciones de esponjas de aguas someras pueden quedar aisladas y estas especies consecuentemente evolucionar en nuevas formas a través del tiempo (Lévi *et al.*, 1998).

Sobrevivencia y crecimiento

La vida sedentaria de las esponjas no les permite evadir a los depredadores, de tal manera que sintetizan metabolitos secundarios como un mecanismo de defensa química, para evitar el establecimiento y crecimiento de bacterias y otros organismos que alteran su entorno y mantener su disponibilidad de espacio (Becerro, 1997; Arias *et al.*, 2006).

Para algunas especies se ha descrito su tasa de crecimiento, mostrando que en general es más lenta en comparación con otros organismos sésiles. Esto es en parte debido a que son heterótrofas (se alimentan filtrando alimento de la columna de agua) y pueden sobrevivir a fuertes tasas de sedimentación. En algunos hábitats (arrecifes coralinos), las esponjas ob-

tienen algunos de sus nutrientes de los productos fotosintéticos de cianobacterias simbiotes (alga verde-azul), las cuales crecen relativamente rápido, y son los organismos sedentarios dominantes en estos hábitats (Wilkinson, 1987; Lévi *et al.*, 1998).

Biogeografía de esponjas marinas

El estudio sobre distribución de esponjas por mucho tiempo se llevó a cabo de manera rudimentaria, principalmente con la comparación de censos faunísticos (e.g. Boury-Esnault & Lopes, 1985; Desqueyroux-Faúndez & Moyano, 1987). Con la introducción de la metodología cladista (Hennig, 1966) durante la década de los 90'S, se presentó un auge sobre estudios biogeográficos en relación al conocimiento que se tenía de los poríferos (Soest *et al.*, 1991; Soest, 1993; Hooper & Lévi, 1994; Hajdu *et al.*, 1994; Hajdu, 1995, Soest, 1994; Soest & Hajdu, 1997; Soest, 1998, entre otros). En estos trabajos se recopiló el conocimiento faunístico de esponjas en el mundo hasta esas fechas, con la finalidad de corroborar si sus patrones de distribución se correlacionan con los factores ambientales actuales y con la historia geológica de los océanos (Soest & Hajdu, 1997).

Soest (1994) tabuló las distribuciones conocidas de millares de esponjas sobre 35 áreas de endemismos preestablecidas (Briggs, 1974), con lo que se demostró que los patrones de distribución de las esponjas en general coinciden con los de otros organismos bentónicos. Incluso, se ha sugerido que las áreas de endemismos de los poríferos podrían ser mucho más pequeñas, aunque difíciles de reconocer debido a la carencia de información en muchas áreas del mundo (Soest, 1994).

Las áreas de endemismos y la naturaleza de las barreras abióticas indican que la mayoría de las esponjas marinas han divergido en un proceso lento de especiación alopátrica (Palumbi, 1992). Bajo este modelo de especiación geográfica se han realizado varios estudios para analizar la distribución de las esponjas (Soest & Hajdu, 1997).

En términos generales, el patrón de distribución global de las esponjas más reciente a nivel de género fue propuesto por Soest (1994), quien identificó 5 patrones principales: Cosmopolita- presentes en la mayoría o en todas las áreas, sin mostrar un centro de diversidad. Tetiana- presentes en los tres océanos, con centro de diversidad tropical. Indo-Australiana- restringidas al Indo-Pacífico, con un centro de diversidad en esta área. Agua fría- con centro de diversidad en aguas frías, raras o ausentes en

aguas someras tropicales. Distribución amplia-Indo-Pacífico oeste, Mediterráneo-Atlántico, Atlántico-oeste central, Antártico-Antiboreal. Todos estos patrones se ajustan a los de otros organismos bentónicos marinos (Soest 1994). A nivel de especie se han podido identificar 6 patrones de distribución global: Indo-Pacífico oeste, Mediterráneo-Atlántico, Atlántico centro-oeste, Ártico-Boreal, Antártico-Antiboreal, Bipolar, y Anfi-Atlántico (Soest, 1994).

Sin embargo, el interés por el uso de métodos cladísticos en filogenia y biogeografía de esponjas ha sido prácticamente abandonado, debido a los problemas en la sistemática del grupo y a la falta de información sobre su distribución (e.g. Boury-Esnault, 2006; Cruz-Barraza, 2008, véase capítulo siguiente). Actualmente, los estudios relacionados a los patrones de distribución en esponjas se basan principalmente en la comparación de censos faunísticos y la comparación del número de especies y/o géneros (Ej., Kefalas *et al.*, 2003; Xavier & Soest, 2007; Freeman *et al.*, 2007) (Tabla 1).

El uso reciente de marcadores moleculares en estudios filogenéticos, biogeográficos y filogeográficos ha tenido un interesante impacto en grupos poco conocidos como las esponjas. Entre los primeros trabajos que se presentaron sobre este grupo, se utilizaron principalmente análisis de aloenzimas (véase Solé-Cava & Boury-Esnault, 1999). Sin embargo, estas técnicas proporcionan menos resolución que técnicas a nivel de ADN (Parker *et al.*, 1998) las cuales, debido a su capacidad de detectar polimorfismo, provoca que las estimaciones de variabilidad genética tienden a ser más robustas (Hartl & Clark, 1997).

Durante la última década, han proliferado distintos estudios basados en secuencias de ADN, que además de generar hipótesis filogenéticas y filogeográficas de algunos grupos, reflejan patrones biogeográficos generales (Usher *et al.*, 2004; Duran *et al.*, 2004a; 2004b; Wörheide *et al.*, 2002; 2005; 2008; Nichols & Barnes, 2005; Blanquer & Uriz, 2010; Xavier *et al.*, 2010, entre otros). En general, estos trabajos coinciden en que la diferenciación genética y los procesos de especiación en el grupo ocurren a escalas espaciales mucho más pequeñas que las consideradas con base en análisis tradicionales (Wörheide *et al.*, 2008), apoyando las hipótesis más recientes sobre las capacidades limitadas de dispersión que se ha sugerido en muchas especies de esponjas. Además, han facilitado la detección de especiación críptica, en especies que de acuerdo con sus características morfológicas, anteriormente habían sido consideradas una misma (Klautau *et al.*, 1999; Blanquer & Uriz, 2007; 2008).

Tabla 1. Principales estudios sobre la distribución de esponjas marinas en el mundo.

Table 1. Main studies on the worldwide marine sponges distribution.

	Autor	Localidad	Grupo
Comparación de censos	Desqueyroux-Faúndez & Moyano, 1987	Chile	Demospongiae
	Sará <i>et al.</i> , 1992	Antártica	Demospongiae
	Desqueyroux-Faúndez & Soest, 1997	Islas Galápagos	Demospongiae
	Carballo <i>et al.</i> , 1997	Mar Mediterráneo	Demospongiae
	Kefalas <i>et al.</i> , 2003	Mar Egeo	Demospongiae
	Xavier & Soest, 2007	Atlántico noreste	Demospongiae
	Freeman <i>et al.</i> , 2007	Georgia, EU	Demospongiae
Comparación de géneros o especies	Soest <i>et al.</i> , 1991	Áreas tropicales y subtropicales	Poecilosclerida-Acarnus
	Soest, 1993	Isla Cabo Verde y África tropical (oeste)	Demospongiae
	Hooper & Lévi, 1994	Indo-Pacífico oeste	Microcionidae, Raspailiidae, Axinellidae
	Hajdu <i>et al.</i> , 1994	Atlántico norte	Poecilosclerida
	Hajdu, 1995	Mundial	Poecilosclerida
	Soest, 1994	Mundial	Demospongiae
	Soest & Hajdu, 1997	Mundial	Demospongiae
	Soest, 1998	Mundial	Demospongiae
	Nichols & Barnes, 2005	Circuntropical	Placospongia
	Vacelet <i>et al.</i> , 2007	Mediterráneo	Demospongiae
Freeman <i>et al.</i> , 2007	Georgia, este EU	Demospongiae	

Entre algunos de los estudios realizados en el área del Mediterráneo y Atlántico destacan con la especie *Crambre crambe*, donde los resultados revelan estructura genética y una baja tasa de flujo genético entre poblaciones cercanas (Duran *et al.*, 2004a). También sugieren que la especie pudo haber sido recientemente introducida al Mediterráneo, posiblemente mediada por transportación humana, debido a que los patrones observados no son el resultado de una relación biogeográfica natural entre estas zonas (Duran, *et al.*, 2004b).

En el Indo-Pacífico también se han realizado estudios para explicar los patrones filogeográficos de algunas esponjas, como en el caso de *Leucetta chagosensis* (véase Wörheide, 2006; Wörheide *et al.*, 2002; 2008), que las poblaciones actuales provienen de eventos de fundador y de vicarianza que se llevaron a cabo durante el plioceno y pleistoceno, provocando una divergencia antigua, y dando como resultado altos niveles de aislamiento regional, sugiriendo la presencia de especies crípticas. De acuerdo a los autores, la diversidad genética y la biodiversidad de especies del Indo-Pacífico tropical ha sido sustancialmente subestimada ya que los altos niveles de divergencia genética no son necesariamente manifestados a nivel morfológico en las esponjas (Wörheide *et al.*, 2008).

En el área del Caribe también se han realizado recientes aportaciones; en investigaciones con las especies *Xestospongia muta* y *Callyspongia vaginalis*, al igual que en los casos anteriores, se presentan escenarios de estructura genética de las poblaciones y bajo flujo genético entre poblaciones cercanas (véase DeBiase *et al.*, 2009; López-Legentil & Pawlik, 2009).

Problemática en el estudio biogeográfico de Porifera

Entre los principales problemas a los que se enfrenta el estudio biogeográfico de los Porifera, se encuentra la inestabilidad sistemática (clasificación taxonómica y filogenética) que ha sufrido el grupo y la dificultad que se presenta a la hora de identificar a las especies. La falta de características morfológicas estables ha dado como resultado numerosas hipótesis filogenéticas, que van cambiando en pocos años (Borchellini *et al.*, 2004; Nichols, 2005; Morrow *et al.*, 2012). No hace más de un par de década, se consideraba a los Porifera dentro de 5 clases, actualmente solo tres son válidas. Sin embargo, datos moleculares apuntan a la naturaleza no-monofilética del grupo a distintos niveles taxonómicos, incluso excluyendo algunos grupos del mismo Phylum (grupo polifilético) (para una mejor revisión véase Borchellini *et al.*, 2004; Nichols, 2005; Morrow *et al.*, 2012).

En la actualidad, si bien existe un gran número de esponjas descritas y actualizadas bajo los criterios más recientes de clasificación (Soest *et al.*, 2012), aún quedan muchas especies y áreas que fueron tratadas bajo los esquemas de clasificación utilizados anteriormente y que resultan actualmente obsoletos. Para realizar un estudio biogeográfico adecuado, es necesario considerar el estatus taxonómico actual de las especies, (*i.e.* ponerlas en el mismo esquema de clasificación), lo que en muchos casos resulta muy complicado, debido a la falta de información taxonómica básica en las descripciones antiguas (Cruz-Barraza, 2008).

Otro problema que se presenta, es la idea extendida que se tuvo del supuesto cosmopolitismo de muchas especies (véase Boury-Esnault *et al.*, 1999; Plotkin & Boury-Esnault, 2004). En este sentido, estudios recientes han encontrado altos niveles de divergencia genética, tanto entre formas alopátricas como simpátricas de especies de esponjas supuestamente cosmopolitas (Solé-Cava *et al.*, 1991; Klautau *et al.*, 1994; Plotkin & Boury-Esnault, 2004). Además, gracias al conocimiento que se tiene sobre la reproducción y la dispersión de las esponjas, se ha demostrado que la supuesta distribución cosmopolita en las esponjas es el resultado de agrupaciones de especies morfológicamente similares, pero que en realidad corresponden a distintos linajes evolutivos (Klautau *et al.*, 1999; Wörheide *et al.*, 2005). De esta forma, la idea consensuada de hace tiempo sobre el cosmopolitismo ha sido el resultado de una sistemática conservadora del grupo (Klautau *et al.*, 1999; Xavier *et al.*, 2010).

Además de los aspectos considerados anteriormente, otro problema que dificulta los estudios biogeográficos de esponjas, es el nivel de conocimiento tan bajo que se tiene del grupo. Si bien existen áreas que por tradición histórica cuentan con un conocimiento relativamente bien desarrollado de su fauna, como el Caribe, el Mediterráneo, el Atlántico europeo, algunas zonas del Indo-Pacífico y Australia; en muchas áreas del mundo el conocimiento faunístico de los poríferos es muy pobre, incluso inexplorado. De hecho, el Pacífico oriental ha sido catalogado entre las zonas menos conocidas del mundo en lo que a poríferos se refiere (Soest, 1994; Soest & Hajdu, 1997; Soest, 2007). Es indiscutible que la falta de un buen conocimiento taxonómico en la zona, afecta profundamente cualquier intento de estudio biogeográfico.

Biogeografía de esponjas del Pacífico oriental

La gran región del Pacífico oriental

El Pacífico oriental se extiende desde Punta Barrow (71°N) hasta el estrecho de Magallanes (55°S) (Fig. 1). En general presenta una plataforma costera bastante estrecha y se extiende hasta profundidades de 200 m. Esta amplia región, puede ser dividida en tres subregiones, dos de aguas templado-frías y templado-cálidas, una al norte y otra al sur, y una de aguas tropicales-subtropicales en el centro (Espinosa-Pérez & Hendrickx, 2006; Spalding *et al.*, 2007). Las condiciones ambientales de estas subregiones están directamente relacionadas con los patrones climáticos y las corrientes oceánicas y costeras que prevalecen en la región (Longhurst, 1998). Entre las principales barreras que la delimitan se encuentran la masa terrestre de América. Al lado opuesto se encuentra “La Barrera del Pacífico Oriental”, que cuenta con 4000-7000 km de aguas profundas ininterrumpidas entre el Pacífico oriental y central, y constituye la mayor barrera biogeográfica para los organismos marinos tropicales (Ekman, 1953; Briggs, 1961; Grigg & Hey, 1992).

Para conocer el origen de la fauna de esponjas en el Pacífico oriental, es necesario retomar la historia geológica de su formación y evolución. Como hasta ahora no existe información integrada sobre la distribución de los Porifera en el área, es necesario considerar la distribución que han tenido otros grupos de invertebrados bentónicos con características un tanto similares, presentes en el Pacífico oriental.

Desde el Mesozoico, numerosos eventos geofísicos han moldeado la biota marina. El cierre del mar de Tetis, el establecimiento de la surgencia de Benguela y el cierre del Istmo de Panamá aislaron al Atlántico del Indo-Pacífico occidental (Lessios, 2008).

Por su parte, se considera que la gran barrera del Pacífico oriental ha existido posiblemente desde el principio del Cenozoico (Grigg & Hey, 1992). Las biotas de aguas someras del Indo-Pacífico y Pacífico oriental son prácticamente distintas y algunas pocas especies tropicales bentónicas y demersales presentan distribuciones disjuntas-transpacíficas (Briggs, 1974). Estas distribuciones, a menudo se asume que reflejan saltos de dispersión relativamente recientes a través de esta barrera originada en el Indo-Pacífico (Ej., Briggs, 1961; Emerson, 1991).

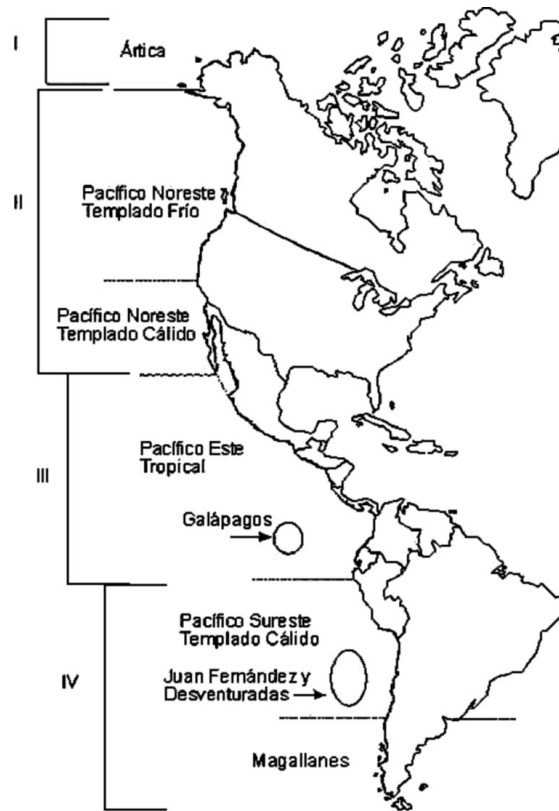


Figura 1. Reinos y provincias del Pacífico oriental (división basada en Spalding *et al.*, 2007). I: Ártico. II: Pacífico noreste templado. III: Pacífico este tropical. IV: América del sur templado

Figure 1. Kingdoms and provinces of the Eastern Pacific (division based on Spalding *et al.* 2007). I: Artic. II: Northwestern Temperate Pacific. III: Eastern Tropical Pacific. IV: Temperate South America

Si bien distintos eventos geológicos han intervenido a nivel local o regional en los patrones de dispersión y evolución de la biota del Pacífico oriental, sin duda uno de los capítulos más importantes en la historia geológica de esta área fue el levantamiento del istmo de Panamá. El cual también fue un evento crucial en la distribución actual de la biota terrestre y marina de América, debido a que el mar Caribe fue separado del Pacífico oriental (3.7-3 ma.), a finales del Plioceno (Duque-Caro, 1990; Coates & Obando, 1996; Lessios, 2008). Antes de que se cerrara esta vía, existía una gran cantidad de biota que se distribuía en el Pacífico-Atlántico tropical (anfiamericanas). Posterior al cierre, las poblaciones fueron divididas y especies con tasas de evolución rápida generaron eventos de vicarianza, evolucionando en su propia dirección. Actualmente se sugiere que esta biota anfiamericana podría ser el predecesor de muchas de las especies similares, reconocidas en la región del Caribe y Pacífico oriental. Algunas estimaciones sugieren que del 5 al 40% de las especies de invertebrados en el Pacífico oriental tropical pueden tener análogos en el Atlántico

(Brusca, 1980). Además, se han presentado datos considerables en los cuales se muestra las relaciones zoogeográficas entre Pacífico oriental y Caribe tropical (Jones, 1972). Por ejemplo, Lessios (2008) realizó una comparación de ADN entre invertebrados del Caribe y del Pacífico oriental; encontró que 34 de los clados obtenidos pudieron haber sido separados en las etapas finales de la terminación del istmo, 73 se separaron antes y 8 mantuvieron contacto genético después de la clausura.

Esto se ve reflejado en las esponjas, ya que se han citado en el Pacífico oriental especies como *Cliona amplicavata* Rützler, 1974, *C. flavifodina* Rützler, 1974 y *Haliclona (Gellius) caerulea* (Hechtel, 1965) que fueron descritas originalmente en el Atlántico tropical (Wulff, 1996; Carballo *et al.*, 2004). También se han encontrado especies muy similares como *Mycale (Carmia) cecilia* de Laubenfels, 1936 en el Pacífico oriental y golfo de California, y *M. (C.) microsigmatosa* (Arndt, 1927) en el Atlántico tropical (Hajdu & Rützler, 1998). Probablemente estas dos especies tuvieron un ancestro anfiamericano común que existió antes del

cierre de Panamá.

En el Pacífico oriental se han realizado una serie de trabajos para caracterizar regiones biogeográficas a diferentes escalas y para examinar patrones latitudinales en diversidad y abundancia de algún taxón en particular (Eckman, 1953; Sanders, 1968; Glemarec, 1973; Gaines & Lubchenco, 1982; Gee & Warwick, 1996). Aunque estos estudios han cubierto buena parte a escala espacial, también han sido principalmente descriptivos y basados en datos de presencia/ausencia (Blanchette *et al.*, 2008). Estos trabajos han llevado a la clasificación de las provincias biogeográficas principales, las cuales han sido sujetas a ligeros cambios conforme se desarrolla el conocimiento de las faunas (Ej., Espinoza-Pérez & Hendrickx, 2006; Spalding *et al.*, 2007).

Recientemente, Spalding *et al.* (2007) publicaron una clasificación biogeográfica global basada en aguas costeras y de la plataforma, combinada con biotas bentónicas y neríticas. Esta nueva clasificación divide al Pacífico oriental en cuatro reinos, y ocho provincias (Fig. 1) (para mayor detalle ver Spalding *et al.*, 2007). Este sistema provee una resolución espacial considerablemente mejor que anteriores sistemas globales, conserva muchos elementos comunes y se puede referenciar a muchas clasificaciones de regiones biogeográficas (Spalding *et al.*, 2007).

Poríferos del Pacífico oriental

El conocimiento sobre la fauna de esponjas que se tiene en el Pacífico oriental es todavía muy incipiente (Soest, 2007). Sin embargo, en la última década se ha producido un considerable avance en el estudio taxonómico de los poríferos en el norte (Ej., Lehnert *et al.*, 2006), en el Pacífico mexicano (Ej., Sará *et al.*, 2001; Carballo *et al.*, 2008; Cruz-Barraza & Carballo, 2006; Carballo & Cruz-Barraza, 2010; Bautista *et al.*, 2006; Ávila & Carballo, 2009; Cruz-Barraza *et al.*, 2011) y en el sur (Ej., Hajdu *et al.*, 2006).

Los estudios biogeográficos realizados en el Pacífico oriental han sido aun más escasos. Entre las aproximaciones más concretas se encuentran los estudios de Desqueyroux-Faúndez & Moyano (1987) y Desqueyroux-Faúndez (1994) quienes mediante un análisis de similitud y posteriormente un análisis de parsimonia de endemismos (PAE), analizaron los patrones de distribución de esponjas a lo largo de la costa chilena, y Tierra de Fuego entre otras áreas aledañas. Entre sus resultados principales, las esponjas se agruparon en cinco áreas discretas, Isla de Pascua, Archipiélago de Juan

Fernández, Norte de Chile (entre 33°S-41°S) y Sur de Chile (al sur a partir de los 42°) incluyendo Tierra de Fuego (Desqueyroux-Faúndez 1994). El área sur de Chile formó una unidad más cercanamente relacionada con la fauna de la Antártica y las de las islas Malvinas, mientras que la isla de Pascua y el archipiélago de Juan Fernández se mostraron como grupos aislados, aunque los autores destacaron la falta de conocimiento sobre el grupo en estas áreas.

Soest *et al.* (1991) compararon la distribución del género *Acarnus* en áreas tropicales y subtropicales del Pacífico oriental. Los autores concluyen que las distribuciones disjuntas del género no parecen ser producto de intercambio faunístico (reciente), ya que las especies involucradas no son conocidas de áreas intermedias. Otra posibilidad es una explicación vicariante, ya que todas las áreas donde los miembros del género estuvieron presentes fueron adyacentes o al menos estuvieron unidas por mares someros en el Mesozoico. Desqueyroux-Faúndez y Soest (1997) compararon 70 especies de esponjas de las Islas Galápagos; encontraron que más de la mitad (37 especies) son endémicas. En este estudio reconocen dos áreas de endemismos a lo largo de la costa chilena. Concluyen que, mientras que en la distribución a nivel de especie la mayor afinidad se encuentra entre la costa tropical y templada del Pacífico oriental, a nivel de comunidad existe mayor afinidad con el Pacífico norte templado y las costas del Ártico, lo cual indica su posible origen no-Tetiano. Estos resultados podrían ser útiles para definir áreas de endemismos, pero no para analizar relaciones históricas entre áreas de endemismos.

Además de estas aproximaciones biogeográficas, se han realizado algunas notas generales sobre la distribución de algunos poríferos a partir de áreas geográficas, grupos específicos, o en los que se mencionan aspectos biogeográficos generales (Dickinson, 1945; Bakus, 1966; Desqueyroux-Faúndez & Soest, 1997).

Hacia el estudio biogeográfico de los poríferos en el Pacífico oriental

La gran dificultad en el estudio sistemático del Phylum Porifera por mucho tiempo generó poco interés por parte de la comunidad científica, causando incluso una falta de especialistas en el mundo. Sin embargo, la importancia que recientemente se ha encontrado en el grupo (ver Introducción) ha generado que los poríferos sean foco de atención en distintas líneas de investigación, lo cual ha contribuido a un mayor desarrollo en el conocimiento básico (Uriz, 1982; Rützler, 1990; Uriz *et al.*,

2003; entre otros). Además, ha facilitado el incremento del número de especies registradas, así como el desarrollo de censos faunísticos más completos. Esto a su vez ha permitido la proliferación de trabajos relacionados con su biogeografía, principalmente comparación de afinidades faunísticas o grupos de especies (Tabla 1).

Como se ha mencionado, en el Pacífico oriental, se han presentado estudios a partir de áreas geográficas y grupos específicos (vease capítulo anterior). Además de estos avances, se han realizado distintas aproximaciones, principalmente tesis (terminadas y en proceso) de las cuales aun no se ha publicado sus resultados. Éstas abordan algunos grupos interesantes como en el caso de las esponjas capaces de destruir sustratos calcáreos (e.g., estructuras de coral) (Cruz-Barraza, 2008); o bien, áreas de distribución específicas en arrecifes coralinos (Vega, en proceso).

En las últimas décadas, los avances en biología molecular; han facilitando la obtención de secuencias de ADN, las cuales pueden ser utilizadas para inferir las relaciones evolutivas de los seres vivos, en la interpretación de filogenias, discriminación de especies y el entendimiento de los patrones de distribución de especies y poblaciones.

Los estudios moleculares dirigidos al estudio filogenético y biogeográfico de los porífera aun son escasos (Ej., Usher *et al.*, 2004; Nichols & Barnes, 2005; Wörheide *et al.*, 2005; Blanquer & Uriz, 2007; Xavier *et al.*, 2010; entre otros). Sin embargo, el incremento de secuencias de ADN de diferentes especies distribuidas en distintas áreas, permitirá robustecer la base de datos de secuencias genéticas, lo que dará paso a desarrollar un panorama más completo sobre los patrones de dispersión y distribución de las esponjas en el Pacífico oriental.

El uso de herramientas moleculares en filogenia y biogeografía de esponjas del Pacífico oriental ha sido pobremente explorado. La información hasta ahora existente proviene de un par de trabajos donde se ubica la posición filogenética de algunas especies con base en sus secuencias de ADN (Heim & Nickel, 2010; Ereskovsky *et al.*, 2011). Un trabajo más completo donde además de la representación filogenética, se presentan aspectos relacionados con la biogeografía histórica, es el caso del estudio con el género *Placospongia*, en el cual fueron secuenciados fragmentos ITS's (ADNn) de varios individuos recolectados en costas del Pacífico mexicano y de Panamá. Entre sus resultados resalta el hecho de que varios linajes que se encontraron, se distribuyen simpátri-

camente, pero son morfológicamente indistinguibles corroborando la hipótesis aceptada de que las esponjas son más diversas de lo que su morfología o taxonomía sugieren. Sin embargo, las divergencias entre los linajes no fueron consistentes con procesos oceanográficos históricos o recientes (Nichols & Barnes, 2005). Además, sus resultados son consistentes con la hipótesis de que las esponjas marinas presentan capacidad de dispersión limitada.

Una de las aportaciones más completas es la que se ha realizado en torno al género *Aplysina*, en la cual ha sido posible establecer una hipótesis biogeográfica con base en la reconstrucción filogenética del grupo (Schmitt *et al.*, 2005; Cruz-Barraza, sometido). En esta se sugiere que el género *Aplysina* pudo tener un origen tetiano que posteriormente fue dividido, resultando en un clado Mediterráneo y uno Caribe-Pacífico oriental (Schmitt *et al.*, 2005). Para el área del Pacífico oriental los resultados sugieren la radiación de las especies presentes a partir de un solo linaje ancestral que pudo quedar separado del Caribe después del levantamiento del Istmo de Panamá cuando las faunas anfiamericanas fueron separadas (Cruz-Barraza, sometido).

Dentro del grupo correspondiente al Pacífico oriental, las especies utilizadas en el estudio también fueron separadas a nivel específico, contribuyendo de esta forma a la discriminación entre las especies presentes y facilitando el reconocimiento de nuevas especies que, desde solo el punto de vista morfológico, hubiera sido difícil determinar. Además de la descripción de nuevas especies, se muestra un panorama que permite dilucidar algunos de los aspectos más importantes, como dispersión y procesos de especiación que ha tenido el género en esta área geográfica (Cruz-Barraza, sometido).

La continua descripción e identificación de especies, así como la aplicación de nuevas herramientas en la Sistemática de Porífera (métodos moleculares), sin duda permitirán en un lapso de tiempo corto, la realización de estudios biogeográficos más especializados, completos y fiables. Resultando en el entendimiento de la evolución, procesos de especiación y patrones de distribución que han llevado a las faunas a su distribución actual en esta importante área geográfica.

CONCLUSIONES

Los poríferos constituyen un grupo idóneo para establecer relaciones biogeográficas, debido a su carácter sésil y a su restringida dispersión. Sin embargo, la falta de estudios en el

Pacífico mexicano y en general en el Pacífico oriental, dificulta las relaciones biogeográficas verídicas entre la fauna de esponjas del área.

Aunque durante los últimos años se ha iniciado una intensa campaña para el reconocimiento de la fauna de esponjas en el Pacífico oriental, el grado de avance aun no es suficiente para intentar establecer relaciones biogeográficas. Por lo que es importante continuar con el desarrollo de trabajos que abordan algunos grupos o áreas faunísticas específicas (tesis en desarrollo), intentando así establecer los patrones de distribución de los poríferos en esta importante área geográfica.

Con la continuidad que se le está dando al trabajo, y la introducción de nuevas herramientas para estudios de sistemática y biogeografía de los Porifera; sin duda, en un futuro cercano será posible utilizar a las esponjas dentro de modelos biogeográficos. Ello nos dará una mayor perspectiva de los patrones de distribución y especiación que ocurren en los océanos, particularmente en la gran región geográfica del Pacífico oriental.

AGRADECIMIENTOS

Cristina Vega agradece al Instituto Politécnico Nacional por el apoyo económico otorgado (beca posgrado y PIFI). A la Sra. M. Clara Ramírez (ICMyL, Mazatlán) por su valiosa ayuda.

REFERENCIAS

- Arias, J., S. Zea, F. Newmark & M. Santos-Acedo. 2006. Determinación de la capacidad antiepibiótica de los extractos orgánicos crudos de las esponjas marinas *Cribrochalina infundibulum* y *Biemna cribaria*. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 35: 91-101.
- Ávila, E. & J.L. Carballo. 2006. Habitat selection by larvae of the symbiotic sponge *Haliclona caerulea* (Hechtel, 1965) (Demospongiae, Haplosclerida). *Symbiosis*, 41: 21-29.
- Ávila, E. & J.L. Carballo. 2009. A preliminary assessment of the invasiveness of the Indo-Pacific sponge *Chalinula nematifera* on coral communities from the tropical Eastern Pacific. *Biol. Invasions*, 11: 257-264.
- Bakus, G. 1966. Marine poeciloscleridan sponges of the San Juan Archipelago. Washington. *J. Zool.*, 149: 415-531.
- Bautista, E., J.L. Carballo, J.A. Cruz-Barraza & H. Nava. 2006. New coral reef boring sponges (Hadromerida, Clionaidae) from the Mexican Pacific Ocean. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 86:963-970.
- Becerro, M.A., M.J. Uriz & X. Turon. 1997. Chemically-mediated relations in benthic organisms: the chemical ecology of *Crambe crambe* (Porifera, Poecilosclerida). *Hydrobiol.*, 185: 77-89.
- Bell, J.J. 2008. The functional roles of marine sponges. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 79: 341-353.
- Bergquist, P.R. 1978. *Sponges*. Hutchinson, London. 268 p.
- Blanchette, C.A., C.M. Melissa-Miner, P.T. Raimondi, D. Lohse, K.E.K. Heady & B.R. Broitman. 2008. Biogeographical patterns of rocky intertidal communities along the Pacific coast of North America. *J. Biogeogr.*, 35: 1593-1607.
- Blanquer, A. & M.J. Uriz. 2007. Cryptic speciation in marine sponges evidenced by mitochondrial and nuclear genes: A phylogenetic approach. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 45: 392-397
- Blanquer, A. & M.J. Uriz. 2008. 'A posteriori' searching for phenotypic characters to describe new cryptic species of sponges revealed by molecular markers (Dictyonellidae: Scopalina). *Invertebr Syst.*, 22: 489-502. DOI:10.1071/IS07004.
- Blanquer A. & M.J. Uriz. 2010. Population genetics at three spatial scales of a rare sponge living in fragmented habitats. *BMC Evol. Biol.*, 10:13.
- Blunt, J.W., B.R. Copp, W.P. Hu, M.H.G. Munro, P.T. Northcote & M.R. Prinsep. 2009. Marine natural products. *Nat. Prod. Rep.*, 26:170-244.
- Bond, R. & J.C. McAuliffe. 2003. Silicon biotechnology: New opportunities for carbohydrate science. *Aust. J. Chem.*, 56:7-11.
- Borchiellini C, Chombard C, Manuel M, Alivon E, Vacelet J et al. 2004. Molecular phylogeny of Demospongiae: implications for classification and scenarios of character evolution. *Mol. Phylo. Evol.*, 32: 823-837.

- Boury-Esnault, N. 2006. Systematics and evolution of demospongiaes. *Can. J. Zool.*, 84:205-224.
- Boury-Esnault, N. & T. Lopes. 1985. Les Démospouges littorales de l' Archipel des Açores. *Anns. Inst. Océanogr.*, 61(2):149-225.
- Boury-Esnault, N., M. Klautau, C. Bézac, J. Wulff & A.M. Solé-Cava. 1999. Comparative study of putative conspecific sponge populations from both sides of the Isthmus of Panama. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 79:39-50.
- Briggs, J.C. 1961. East Pacific Barrier and distribution of marine shore fishes. *Evolution*, 15: 545-554.
- Briggs, J.C. 1974. *Marine Zoogeography 1. Marine faunal Geographical distribution*: Mc Graw-Hill Book Company, New-York, 461 p.
- Brusca, R.C. 1980. *Common intertidal invertebrates of the gulf of California*. (Second ed.). University of Arizona Press, Tucson, Arizona, EUA, 513 p.
- Carballo, J.L. & J.A. Cruz-Barraza. 2010. A revision of the genus *Mycale* (Poecilosclerida: Mycalidae) from the Mexican Pacific Ocean. *Contrib. Zool.*, 79(4):165-191.
- Carballo, J.L., J.A. Cruz-Barraza & P. Gómez. 2004. Taxonomy and description of clionaid sponges (Hadromerida, Clionaidae) from the Pacific Ocean of Mexico. *Zool. J. Linn. Soc.*, 141:353-397.
- Carballo, J.L., J.A. Cruz-Barraza, H. Nava & E. Bautista-Guerrero. 2008. *Esponjas perforadoras de sustratos calcáreos. Importancia en los ecosistemas arrecifales del Pacífico este*. CONABIO. México, 183 p.
- Carballo, J.L. & P. Gómez. 2002. Las esponjas marinas de Sinaloa: un recurso desconocido en nuestro litoral, 117-125. En: Cifuentes, J.L. & J. Gaxiola. (Eds.) *Atlas de la biodiversidad de Sinaloa*. Colegio de Sinaloa, 442 p.
- Carballo, J.L. & S. Naranjo. 2002. Environmental assessment of a large industrial marine complex based on a community of benthic filter-feeders. *Mar. Poll. Bull.*, 44:605-610.
- Carballo, J.L., S. Naranjo & C. García-Gómez. 1997. Where does the Mediterranean Sea begin? Zoogeographical affinities of the littoral sponges of the Straits of Gibraltar. *J. Biogeogr.*, 24:223-232.
- Carballo, J.L., J.E. Sánchez-Moyano & J.C. García-Gómez. 1994. Taxonomic and ecological remarks on boring sponges (Clionidae) from the Straits of Gibraltar (Southern Spain): Tentative Bioindicators? *Zool. J. Linn. Soc.*, 112: 407-424.
- Carrera, M.G. & J.K. Rigby. 1999. Biogeography of Ordovician sponges. *J. Paleontol.*, 73:26-37.
- Coates, A.G. & J.A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American Isthmus. En: Jackson, J.B.C., A.F. Budd & A.G. Coates (Eds.). *Evol. Environ. Trop. Am.*, 21-56.
- Correa, S.F. 1991. *Catálogo y bibliografía de los cangrejos (Brachyura) del golfo de California*. Departamento de Acuicultura. Comunicaciones Académicas. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. México, 117 p.
- Correa, S.F. 1995. *Biogeografía de los cangrejos (Brachyura) del golfo de California. Temas de Oceanografía Biológica en México*. Volumen II. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, BC, México, 203 p.
- Coutinho, C.C., R.N. Fonseca, J.J.C. Mansure & R. Borojevic. 2003. Early steps in the evolution of multicellularity: deep structural and functional homologies among homeobox genes in sponges and higher metazoans. *Mech. Develop.*, 120:429-440.
- Cruz-Barraza, J.A. 2004. *Taxonomía y distribución de las esponjas marinas (Porifera: Demospongiae) del margen continental del golfo de California*. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, 359 p.
- Cruz-Barraza, J.A. 2008. *Taxonomía y distribución de las esponjas marinas (Porifera: Demospongiae) del Pacífico mexicano*. Tesis de Doctorado. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, 571 p.

- Cruz-Barraza, J.A. & J.L. Carballo. 2006. A new species of *Haliclona* (Demospongiae: Haplosclerida) living in association with *Geodia media* Bowerbank (Mexican Pacific coast). *Zootaxa*, 1343:43-54.
- Cruz-Barraza, J.A., J.L. Carballo, E. Bautista-Guerrero, H.H. Nava. 2011. New species of excavating sponges (Porifera:Demospongiae) on coral reefs from the Mexican Pacific Ocean. *J. Mar. Biol. As. UK.*, 91(5):999-1013.
- DeBiasse M.B., V.P. Richards & M.S. Shivji. 2009. Genetic assessment of connectivity in the common reef sponge, *Callyspongia vaginalis* (Demospongiae: Haplosclerida) reveals high population structure along the Florida reef tract. *Coral Reefs*, DOI 10.1007/s00338-009-0554-0.
- Desqueyroux-Faúndez, R. 1994. Biogeography of Chilean marine sponges (Demospongiae), 183-189. En: Soest, R.W.M. van, T.M.G. Kempen van & J.C. Braekman. (Eds.) *Sponges in time and space*. Proceedings of the IVth International Porifera Congress, Amsterdam/Netherlands: Balke-ma/ Rotterdam/ Brookfield, 515 p.
- Desqueyroux-Faúndez, R. & Moyano H. 1987. Zoogeografía de demospongas chilenas. *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 58:39-66.
- Desqueyroux-Faúndez, R. & R.W.M. Soest van. 1997. Shallow water Demosponges of the Galápagos Islands. *Rev. Suisse Zool*, 104(2):379-467.
- Diaz, M.C. & K. Rützler. 2001. Sponges: An essential component of Caribbean coral reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 69(2):535-546.
- Dickinson, M.G. 1945. Sponges of the Gulf of California. *Allan Hancock Pacific Expedition*, 11(1):1-251.
- Donia, M. & M.T. Hamann. 2003. Marine natural products and their potential applications as anti-infective agents. *Lancet Infect. Dis.*, 3: 338-348.
- Duque-Caro, H. 1990. The Choco block in the NW corner of South America: structural tectonostratigraphic and paleogeographic implications. *J. S. Am. Earth Sci.*, 3:71-84.
- Duque-Caro, H. 1990. The Choco block in the NW corner of South America: structural tectonostratigraphic and paleogeographic implications. *J. South Am. Earth Sci.*, 3: 71-84.
- Duran, S., M. Pascual & X. Turon. 2004a. Low levels of genetic variation in mtDNA sequences over the western Mediterranean and Atlantic range of the sponge *Crambe crambe* (Poecilosclerida). *Mar. Biol.*, 144:31-35.
- Duran, S., G. Giribet & X. Turon. 2004b. Phylogeographical history of the sponge *Crambe crambe* (Porifera, Poecilosclerida): range expansion and recent invasion of the Macaronesian islands from the Mediterranean Sea. *Mol. Ecol.*, 13:109-122.
- Eckman, S. 1953. *Zoogeography of the sea*. Sidgwick and Jackson, London.
- Emerson, W.K. 1991. 1st records for *Cymatium mundum* (Gould) in the eastern Pacific Ocean, with comments on the zoogeography of the tropical trans-Pacific tonnage and non-tonnage gastropods with Indo-Pacific faunal affinities in West American waters. *Nautilus*, 105: 62-80.
- Ereskovsky, A.V., D.V. Lavrov, N. Boury-Esnault, & J. Vacelet. 2011. Molecular and morphological description of a new species of *Halisarca* (Demospongiae: Halisarcida) from Mediterranean Sea and a re-description of the type species *Halisarca dujardini*. *Zootaxa*, 2768:5-31.
- Erpenbeck, D. & G. Wörheide. 2007. On the molecular phylogeny of sponges. *Zootaxa*, 1668:107-126.
- Espinosa-Pérez, M.C. & M.E. Hendrickx. 2006. A comparative analysis of biodiversity and distribution of shallow-water marine isopods (Crustacea: Isopoda) from polar and temperate waters in the East Pacific. *Belg. J. Zool.*, 136 (2):219-247.
- Faulkner, D.J. 2000. Marine natural products. *Nat. Prod. Rep.* 17:7-55.
- Faulkner, D.J. 2001. Marine natural products. *Nat. Prod. Rep.* 18:1-49.
- Faulkner, D.J. 2002. Marine natural products. *Nat. Prod. Rep.* 19:1-48.
- Freeman, C.J., D.F. Gleason, R. Ruzicka, R.W.M. Soest van, A.W. Harvey & G. McFall. 2007. A biogeographic comparison of sponge fauna from Gray's Reef National Marine Sanctuary and other hard-bottom reefs of coastal Georgia, U.S.A. En: Custódio, M.R, G. Lôbo-Hajdu, E. Hajdu & G. Muricy. (Eds.) *Porifera research: biodiversity*,

- innovation and sustainability*. Série Livros 28, Museu Nacional, Rio de Janeiro, 684 p.
- Gaines, S.D. & J. Lubchenco. 1982. An unified approach to marine plant-herbivore interactions. II. Biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 13:111-138.
- Gee, J.M. & R.M. Warwick. 1996. A study of global biodiversity patterns in the marine motile fauna of hard substrata. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 76:177-184.
- Glemarec, M. 1973. The benthic communities of the European North Atlantic continental shelf. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 11: 263-289.
- Gómez, P. 2002. *Esponjas marinas del golfo de México y el Caribe*. AGT Editores, México, 131 p.
- Grigg, R.W. & R. Hey. 1992. Paleoceanography of the tropical eastern Pacific Ocean. *Science*, 255: 172-178.
- Hajdu, E. 1995. *Macroevolutionary patterns within the Demospongiae order Poecilosclerida*. Thesis, University of Amsterdam, 173 p.
- Hajdu, E. & K. Rützler. 1998. Sponges, genus *Mycale* (Poecilosclerida: Demospongiae: Porifera), from a Caribbean mangrove and comments on subgeneric classification. *Proc. Biolog. Soc. Wash.*, 111(4): 737-773.
- Hajdu, E., R. Desqueyroux-Faúndez & P. Wilenz. 2006. *Clathria* (*Cornulotrocha*) *rosetafordica* sp. nov. from a south-east Pacific fjord (Chilean Patagonia) (Microcionidae: Poecilosclerida: Demospongiae: Porifera). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 86:957-961.
- Hajdu, E., W.H. Weerd & R.W.M. Soest van. 1994. Affinities of the "Mermaid's Glove" sponge *Isodictya palmate*, with a discussion on the synapomorphic value of value of chelae microscleres, 123-139. En: Soest, R.W.M. van, Th.M.G. Kempen & J.C. Braekman. (Eds.) *Sponges in Time and Space*, Balkema, Rotterdam. 515 p.
- Hartl, D.L. & A.G. Clark. 1997 *Principles of Population Genetics*. 3th edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 542 p.
- Heim, I. & M. Nickel. 2010. Description and molecular phylogeny of *Tethya leysae* sp.nov. (Porifera, Demospongiae, Hadromerida) from the Canadian Northeast Pacific with remarks on the use of microtomography in sponge taxonomy. *Zootaxa*, 2422:1-21
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. (English Translation). Urbana: University of Illinois Press
- Hooper, J.N.A. & C. Lévi. 1994. Biogeography of Indo-west Pacific sponges: Microcionidae, Raspailiidae, Axinellidae, 191-212. En: Soest, R.W.M., van, Th.M.G. Kempen & J.C. Braekman. (Eds.) *Sponges in Time and Space*. Balkema, Rotterdam. 515 p.
- Jones, M.L. 1972. The Panamic Biota: some observations prior to a sea-level canal *Bull. Biolog. Soc. Wash.*, 2:1-270.
- Kefalas, E., G. Tsirtsis & J. Castritsi-Catharios. 2003. Distribution and ecology of Demospongiae from the circalittoral of the islands of the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Hydrobiol.*, 499:125-134.
- Klautau, M., C.A.M. Russo, C. Lazoski, N. Boury-Esnault, J.P. Thorpe & A.M. Solé-Cava. 1999. Does cosmopolitanism result from over conservative systematics? A case study using the marine sponge *Chondrilla nucula*. *Evolution*, 53(5): 1414-1422.
- Klautau, M., A.M. Solé-Cava & R. Borojevic. 1994. Biochemical systematics of sibling sympatric species of *Clathrina* (Porifera: Calcarea). *Biochem. Syst. Ecol.*, 22:367-375.
- Koopmans, M., D. Martens & R.H. Wijffels. 2009. Towards commercial production of sponge medicines. *Mar. Drugs*, 7(4): 787-802.
- Lanteri, A.A. 2001. Biogeografía de las islas Galápagos: principales aportes de los estudios filogenéticos. En: Llorente, J. & J.J. Morrone. (Eds.) *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. México: Instituto de Ecología Ecosur, UNAM, 277 p.
- Lehnert, H, R. Stone & W Heimler. 2006. New species of Poecilosclerida (Demospongiae, Porifera) from the Aleutian islands, Alaska, USA. *Zootaxa*, 1155: 1-23
- Lessios, H.A. 2008. The great American schism: divergence after the rise of the Central American Isthmus. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 39: 63-91.
- Lévi, C., P. Laboute, G. Bargibant & J.L. Menou. 1998. *Sponges of the New Caledonian Lagoon*. Éditions de l'Orstom. Paris, 214 p.

- Li, C.W., J.Y. Chen & T.E. Hua. 1998. Precambrian sponges with cellular structures. *Science*, 279: 879-882.
- Longhurst, A. 1998. *Ecological geography of the sea*. Academic Press, San Diego, 398 p.
- López-Legentil, S. & J.R. Pawlik. 2009. Genetic structure of the Caribbean giant barrel sponge *Xestospongia muta* using the I3-M11 partition of COI. *Coral Reefs*, 28(1):157-165.
- Maldonado, M. & C.M. Young. 1999. Effects of the duration of the larval life on post-larval stages of the demosponge *Sigmadocia caerulea*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 232(1): 9-21.
- Margalef, R. 1982. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, España, 951 p.
- Martín-Piera, F. & I. Sanmartin. 1999. Biogeografía de áreas y biogeografía de artrópodos holárticos y mediterráneos. *Bol. SEA*, 26:535-560.
- Morrone, J.J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Rev. Bras. Entomol.*, 48(2):149-162.
- Morrow, C.C., B.E. Picton, D. Erpenbeck, N. Boury-Esnault, C.A. Maggs, A.L. Allcock. 2012. Congruence between nuclear and mitochondrial genes in Demospongia: A new hypothesis for relationships within the G4 clade (Porifera: Demospongia). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 62(1):174-190.
- Müller, W.E.G., H.C. Schröder, A. Skorokhod, C. Bünz, I.M. Müller & V.A. Grebenjuk. 2001. Contribution of sponge genes to unravel the genome of the hypothetical ancestor of Metazoa (Urmetazoa). *Gene*, 276:161-173.
- Muricy, G. 1991. Structure des peuplements de spongiaires autour de l'égout de Cortiu (Marseille, France). *Vie Milieu*, 41(4):205-221.
- Narsinh, T. & E.G. Müller. 2004. Biotechnological potential of marine sponges. *Curr. Sci.*, 86(11):1506-1512.
- National Geographic News. 2012. Oldest Animal Discovered—Earliest Ancestor of Us All? <http://news.nationalgeographic.com/news/2012/120207-oldest-animals-sponges-earliest-science-evolution/>
- Nichols, S.A. 2005. An evaluation of support for order-level monophyly and interrelationships within the class Demospongiae using partial data from the large subunit rDNA and cytochrome oxidase subunit I. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 34: 81-96.
- Nichols, S. & P.A.G. Barnes. 2005. A molecular phylogeny and historical biogeography of the marine sponge genus *Placospongia* (Phylum Porifera) indicate low dispersal capabilities and widespread cryptic speciation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 323:1-15.
- Palumbi, S.R. 1992. Marine speciation on a small planet. *Trends Ecol. Evol.*, 7:114-118.
- Parker, P.G., A.A. Snow, M.D. Schug, G.C. Borton & P.A. Fuerst. 1998. What molecules can tell us about populations: choosing and using a molecular marker. *Ecology*, 79:361-382.
- Pedrotti, M.L. & L. Fenaux. 1992. Dispersal of echinoderm larvae in a geographical area marked by upwelling (Ligurian Sea, NW Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86:217-227.
- Pichi-Sermolli R.E.G., L. España & A.E. Salvo. 1988. El valor biogeográfico ibérico. *Lazaroa*, 10:187-205.
- Plotkin, A. & N. Boury-Esnault. 2004. Alleged cosmopolitanism in sponges: the example of a common Arctic *Polymastia* (Porifera, Demospongiae, Hadromerida). *Zoosystema*, 26(1):13-20.
- Proksch, P., R. A. Edrada & R. Ebel. 2002. Drugs from the seas—current status and microbiological implications. *Applied Microbiol. Biotechnol.*, 59:125-134.
- Rützler, K. 1990. Associations between Caribbean sponges and photosynthetic organisms, 455-466. En: Rützler, K. (Ed.) *New Perspectives in Sponge Biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 533 p.
- Sanders, H.L. 1968. Marine benthic diversity – a comparative study. *Am. Nat.*, 102:243-282.
- Sarà, M., A. Balduzzi, M. Barbieri, G. Bavestrello & B. Burlando. 1992. Biogeographic traits and checklist of Antarctic demossponges. *Polar Biol.*, 12:559-585.
- Schmitt, S., U. Hentschel, S. Zea, T. Dandekar & M. Wolf. 2005. ITS-2 and 18S rRNA Gene Phylogeny of Aplysinidae (Verongida, Demospongiae).

- ospongiae). *J. Mol. Evol.*, 60:327-336.
- Soest, R.W.M. van. 1993. Affinities of the marine demosponge fauna of the Cape Verde Islands and Tropical West Africa. *Courier Forsch. Inst. Senckenberg*, 159:205-219.
- Soest, R.W.M. van. 1994. Demospongiae distribution patterns, 213-223. En: Soest, R.W.M. van, T.M.G. Kempenn van & J.C. Braekman. (Eds.) *Sponges in Time and Space: Biology, chemistry, paleontology*. A.A. Balkema, Rotterdam, 515 p.
- Soest, R.W.M. van. 1998. *Biogeographic scenarios of marine Demospongiae. International conference on sponge science*. Springer-Verlag Tokyo, 81 p.
- Soest, R.W.M. van. 2007. Sponge biodiversity. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 87:1345-1348.
- Soest, R.W.M. van, N. Boury-Esnault, J.N.A. Hooper, K. Rützler, N.J. de Voogd, B. Alvarez de Glasby, E. Hajdu, A.B. Pisera, R. Manconi, C. Schöenberg, D. Janussen, K.R. Tabachnick, M. Klautau, B. Picton, M. Kelly & J. Vacelet. 2012. World Porifera database. <http://www.marinespecies.org/porifera>. Consultado el 15-02-12.
- Soest, R.W.M. van & E. Hajdu. 1997. Marine area relationships from twenty sponge phylogenies: A comparison of methods and coding strategies. *Cladistics*, 13:1-20.
- Soest, R.W.M. van, J.N.A. Hooper & F. Hiemstra. 1991. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the marine sponge genus *Acamus* (Porifera: Poecilosclerida). *Beaufortia*, 43(3):49-88.
- Solé-Cava, A.M. & N. Boury-Esnault. 1999. Patterns of intra and interspecific genetic divergence in marine sponges. *Mem. Queensland Mus.*, 44: 591-602.
- Solé-Cava, A.M., M. Klautau, N. Boury-Esnault, R. Borojevic & J.P. Thorpe. 1991. Genetic evidence for cryptic speciation in allopatric populations of two cosmopolitan species of the calcareous sponge genus *Clathrina*. *Mar. Biol.*, 11:381-386.
- Spalding, M.D., H. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdana, M. Finlayson, B.S. Halperin, M.A. Jorge, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A. Recchia & J. Robertson. 2007. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 7:573-583.
- Usher, K.M., D.C. Sutton, S. Toze, J. Kuo & J. Fromont. 2004. Biogeography and phylogeny of *Chondrilla* species (Demospongiae) in Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 270:117-127.
- Uriz, M.J. 1982. Morfología y comportamiento de la larva parenquímula de *Scopalina lophyropoda* Schmidt, 1982 (Demospongia, Halichondrida) y formación del rhagon. *Invest. Pesq.*, 46(2): 313-322.
- Uriz, M.J., D. Martin, X. Turon, E. Ballesteros, R. Hughes & C. Acebal. 1991. An approach to the ecological significance of chemically mediated bioactivity in Mediterranean benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 70:175-188.
- Uriz, M.J., X. Turon, M.A. Becerro & G. Agell. 2003. Siliceous spicules and skeleton frameworks in sponges: Origin, diversity, ultrastructural patterns, and biological functions. *Micros. Res. Techniq.*, 62: 279-299.
- Vacelet, J. 1985. Bases historiques et biologiques d'une éventuelle spongiculture. *Océanis*, 11(6): 551-584.
- Vacelet, J., G. Bitar, S. Carteron, H. Zibrowius & T. Perez. 2007. Five new sponge species (Porifera: Demospongiae) of subtropical or tropical affinities from the coast of Lebanon (eastern Mediterranean). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 87(6):1539-1552.
- Vethaak, A.D., R.J.A. Cronie & R.W.M. Soest van. 1982. Ecology and distribution of two sympatric, close related sponge species, *Halichondria panicea* (Pallas, 1766) and *H. bowerbanki* Burton, 1930 (Porifera, Demospongiae), with remarks on their speciation. *BijdrDierkd.*, 52:82-102.
- Vítolo, A. & D.L. Pearson. 2003. Escarabajos tigre (Coleoptera:Cicindelidae) de Colombia. *Biota Colombiana*, 4(2):167-174.
- Wapstra, M. & R.W.M. Soest van. 1987. Sexual reproduction, larval morphology and behaviour in demosponges from the southwest of the Netherlands 281-307. En: Vacelet, J. & N. Boury-Esnault. (Eds.) *Taxonomy of Porifera*. Nato Asi Series Vol. G13. Springer-Verlag, Berlin, 332 p.
- Wiedenmayer, F. 1994. *Contributions to the knowledge of post-Palaeozoic neritic and archibenthal sponges (Porifera). The stratigraphic record, ecology, and global distribu-*

- tion of intermediate and higher taxa.* Kommission der Schweizerischen Paläontologischen Abhandlungen, Basel, 147 p.
- Wilkinson, C.R. 1987. Inter ocean differences in size and nutrition of coral reef sponge populations. *Science*, 236:1654-1657.
- Wörheide, G. 2006. Low variation in partial cytochrome oxidase subunit I (COI) mitochondrial sequences in the coralline demosponge *Astrosclera willeyana* across the Indo-Pacific. *Mar. Biol.*, 148:907-912.
- Wörheide, G., J.N.A. Hooper & B.M. Degnan. 2002. Phylogeography of western Pacific *Leucetta 'chagosensis'* (Porifera: Calcarea) from ribosomal DNA sequences: Implications for population history and conservation of the Great Barrier Reef World Heritage Area (Australia). *Mol. Ecol.*, 11:1753-1768.
- Wörheide, G., A.M. Solé-Cava & J.N.A. Hooper. 2005. Biodiversity, molecular ecology and phylogeography of marine sponges: patterns, implications and outlooks. *Integr. Comp. Biol.*, 45:377-385.
- Wörheide, G., L.S. Epp & L. Macis. 2008. Deep genetic divergences among Indo-Pacific populations of the coral reef sponge *Leucetta chagosensis* (Leucettidae): Founder effects, vicariance, or both? *BMC Evolutionary Biol.*, 8:24 doi:10.1186/1471-2148-8-24.
- Wulff, J.L. 1996. Do the same sponge species live on both the Caribbean and eastern Pacific sides of the Isthmus of Panama? *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg*, 66:165-173.
- Wulff, J.L. 2001. Assessing and monitoring coral reef sponges: why and how? *Bull. Mar. Sci.*, 69(2):831-864.
- Xavier, J.R., P.G. Rachello-Dolmen, F. Parra-Velandia, C.H.L. Schönberg, J.A.J. Breeuwer & R.W.M. Soest van. 2010. Molecular evidence of cryptic speciation in the "cosmopolitan" excavating sponge *Cliona celata* (Porifera, Clionidae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 56:13-20.
- Xavier, J. & R.W.M. Soest van. 2007. Demosponge fauna of Ormonde and Gettysburg Seamounts (Gorringe Bank, northeast Atlantic): diversity and zoogeographical affinities. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 87:1643-1653.