

REVISIÓN DE ALGUNOS ASPECTOS DE LAS PRIMERAS FASES DE VIDA EN LOS PECES MARINOS Y SUS IMPLICACIONES EN LA DISTRIBUCIÓN BIOGEOGRÁFICA

Aceves Medina, Gerardo^{1*}, Emilio A. Inda-Díaz², Oscar Ubisha Hernández Almeida² & Indra Álvarez Ramírez¹

¹ Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Avenida Instituto Politécnico Nacional s/n, Colonia Playa Palo de Santa Rita, La Paz, Baja California Sur, 23096. México. ² Laboratorio de Oceanografía Biológica, Universidad Autónoma de Nayarit. Ciudad de la Cultura s/n, Colonia Centro, Tepic, Nayarit, 63000. México., * Autor de correspondencia: gaceves@ipn.mx

RESUMEN. El objetivo de este trabajo fue realizar una revisión sobre los aspectos del ictioplancton utilizados como argumento en la biogeografía marina para explicar la distribución de los peces, desarrollando los siguientes cuestionamientos: ¿Qué determina la distribución de las larvas de peces en el medio pelágico? y ¿Cómo afecta la distribución de las larvas a la distribución general de la especie?. Estas preguntas se analizaron de acuerdo con las hipótesis basadas en los requisitos ecológicos de las larvas, sus características morfológicas y funcionales, así como la fidelidad que muestran algunas especies de peces a las áreas de reproducción, enfatizando las implicaciones que representan para la dispersión vs. vicarianza. El análisis realizado muestra la importancia de la inclusión del estudio de huevos y larvas a la ictiogeografía contemporánea, debido a su potencial para establecer áreas de distribución geográfica con límites más claros, así como a la posibilidad de establecer rutas de dispersión de los estadios planctónicos de muchas especies. Aunque las hipótesis de la dispersión de huevos y larvas de los peces no han mostrado valor predictivo en la amplitud de su distribución, procesos como la colonización *de novo* en islas volcánicas aisladas, en conjunto con el uso de marcadores moleculares para la estimación de relaciones evolutivas y tiempos de divergencia entre linajes, ha vuelto a poner de manifiesto el papel de la dispersión en la distribución espacial de la diversidad biológica y a estimular la integración de un modelo de dispersión-vicarianza que permita comprender la evolución de la distribución de los peces.

Palabras clave: Larvas de peces, huevos de peces, dispersión, ictioplancton, vicarianza.

Review of some aspects of the early life history of marine fish and their implications in the biogeographic distribution

ABSTRACT. The objective of this work was to carry out a review about the aspects of ichthyoplankton used as argument in marine biogeography to explain the fish distribution, by developing the following questions: What determines the distribution of fish larvae in the pelagic environment?, How fish larvae distribution affect the general distribution of the species? These questions were analyzed according to the hypothesis about the larval ecological requirements, their morphological and functional characteristics, as well as their fidelity to the reproduction areas, emphasizing the implications they represent for dispersal vs. vicariance. This review out highlight the importance of including the study of fish egg and larvae in contemporary ichthyogeography, because its potential to establish the geographic distribution areas with clearer limits, as well as the possibility of establishing dispersal routes of the planktonic stages of many species. Although the fish egg and larvae dispersal hypotheses have not shown predictive value in the amplitude of their distribution, processes such as *de novo* colonization in isolated volcanic islands, together with the use of molecular tracers to estimate evolutionary relationships and times of divergence between lineages, has highlighted once again the role of dispersal in the distribution of biological diversity and stimulated the integration of a dispersal-vicariance model that allow us to understand the evolution of fish distribution.

Keywords: Fish larvae, fish eggs, dispersion, ichthyoplankton, vicariance.

Aceves Medina, G., E. A. Inda-Díaz, O.U. Hernández Almeida & I. Álvarez Ramírez. 2020. Revisión de algunos aspectos de las primeras fases de vida en los peces marinos y sus implicaciones en la distribución biogeográfica. CICIMAR Océánides. 35(1-2): 1-18.

INTRODUCCIÓN

La biogeografía estudia la distribución de los seres vivos, así como las características de la biodiversidad de paisajes y regiones, su evolución, dinámica actual y los factores causales en diferentes escalas de tiempo (Lomolino, 2020). Por su parte, la distribución de los peces marinos es el tema central de la ictiogeografía marina en un contexto actual e histórico, lo cual implica delimitar de manera clara su área de distribución. En general, la delimitación de las áreas de distribución de los peces es un tema complicado debido a la continuidad del medio marino, a la falta de información para establecer límites precisos entre ecosistemas y a la complejidad

de los procesos oceanográficos que determinan la distribución de los peces (Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Cowen *et al.*, 2006). Como consecuencia, la biogeografía de peces marinos es un campo poco explorado, que ha sido más desarrollado en especies costeras que en especies meso- y batipelágicas. Esto es debido a que, aunque se han elaborado propuestas recientes de biogeografía de la zona mesopelágica (Sutton *et al.*, 2017; Reygondeau *et al.*, 2018), las muestras debajo de los 200 m son difíciles de obtener (Smith & Brown, 2002) y aún existen grandes vacíos de información (Sutton *et al.*, 2017).

Otro aspecto importante en biogeografía es que el área de reproducción, para muchas especies se

Fecha de recepción: 02 de septiembre 2019

Fecha de aceptación: 30 de noviembre de 2020

considera el área crítica de la distribución, ya que ésta suele mantenerse con poca variación espacial en periodos largos de tiempo y en muchas ocasiones da indicios de las áreas antiguas de distribución en especies con filopatria y establece los puntos geográficos a partir de donde se inicia la dispersión (Serrato *et al.*, 2013). En este sentido, la información del ictioplancton marino es relevante porque: 1) la distribución de huevos y larvas refleja las áreas de reproducción de cada especie, 2) el área de reproducción de numerosas especies usualmente está mejor definida que la de los adultos y normalmente presenta características ambientales muy específicas (Agostini & Bakun, 2002); 3) la fidelidad de algunas especies al sitio de desove (filopatria) sugiere la ubicación de sus antiguos centros de distribución (DiBacco *et al.*, 2006); 4) la mayor parte de los teleósteos tiene una fase planctónica pelágica susceptible de ser transportada a sitios remotos por las corrientes marinas debido a su limitada capacidad natatoria (Lasker, 1981).

A pesar de las ventajas que representa el estudio del ictioplancton para conocer la distribución biogeográfica de los peces, existen fuertes limitaciones debido, entre otros factores, a que las descripciones taxonómicas de los estadios de huevos y larvas son aún insuficientes (Kendall & Matarese, 1994). Además, solo representan información parcial de su distribución, ya que en muchas especies migratorias el área de reproducción es apenas una fracción del área de distribución completa de la especie (Morais & Daverat, 2016). Otra limitante es la falta de información acerca del comportamiento, capacidad de movimiento y orientación de las larvas, así como la duración de la fase planctónica, lo cual dificulta el entendimiento del acoplamiento de su distribución con los procesos físicos especialmente relevantes en las especies con fases larvales prolongadas y que definen las rutas de dispersión de huevos y larvas (Lester & Ruttenberg, 2005; Leis *et al.*, 2013).

El objetivo de este trabajo fue realizar una revisión del estado del conocimiento de las primeras fases de vida de los peces marinos con implicaciones en el análisis biogeográfico desarrollando los siguientes cuestionamientos: ¿Qué determina la distribución de las larvas de peces en el medio pelágico? y ¿Cómo afecta la distribución de las larvas a la distribución general de la especie? Estas preguntas se analizaron en función de los requerimientos ecológicos de las larvas, sus características morfológicas y funcionales, las principales hipótesis sobre deriva larval y la fidelidad a las áreas de reproducción, haciendo referencia a las implicaciones que éstas representan en las principales corrientes del pensamiento biogeográfico.

Dispersión vs. Vicarianza

En general, las ideas para explicar la distribución actual de las especies se basan en dos princi-

pales escuelas de pensamiento. La biogeografía dispersionista, que se fundamenta en el desplazamiento de las especies desde un centro de origen (único para cada especie) a través de barreras físicas pre-existentes, donde la dispersión sucede por una combinación del azar y de las capacidades de dispersión de cada taxón (Bueno-Hernández & Llorente-Bousquets, 2000).

En contra parte, la biogeografía de la vicarianza integra dos supuestos principales: el de especies ancestrales de amplia distribución y el de la fragmentación de biotas mediante eventos vicarios (Wicander & Monroe, 2016). Los argumentos principales en contra del dispersionismo han sido que sus hipótesis no son verificables puesto que recurren a eventos de dispersión únicos e irrepetibles para explicar las distribuciones disyuntas y que la ubicación de los centros de origen está basada en criterios subjetivos y variables, en función de los *taxa* analizados (Bueno-Hernández & Llorente-Bousquets, 2000). Por su parte, la biogeografía de la vicarianza propone que, los patrones generales de distribución de las biotas actuales se explican por los cambios geográficos que subdividieron a las biotas ancestrales. La fusión de esta idea con la tectónica de placas permitió el desarrollo de métodos analíticos de reconstrucción biogeográfica, que le dieron a los vicariancistas la ventaja de postular hipótesis susceptibles de probarse (Serrato *et al.*, 2013).

Briggs (1974) redefinió los centros de origen como áreas donde ha ocurrido la mayor parte de la historia evolutiva de un grupo (centro evolutivo o centro de radiación evolutiva) en las que se encuentra una alta diversidad de especies y un máximo de competencia interespecífica a partir de donde las especies se dispersan y se establecen en áreas menos diversas (Briggs & Bowen, 2012; 2013).

Aunque el interés en los enfoques actuales de la biogeografía histórica se ha desplazado hacia la búsqueda de patrones de interrelación del endemismo, la elaboración de narrativas *ad hoc* sobre el origen y la dispersión de grupos particulares se está desvaneciendo (Bueno-Hernández & Llorente-Bousquets, 2000). Sin embargo, la existencia de procesos como la colonización *de novo* en islas volcánicas aisladas, que encuentran la explicación más plausible en la biogeografía dispersionista (MacArthur & Wilson, 2001), así como el uso de marcadores moleculares para la estimación de relaciones evolutivas y tiempos de divergencia entre linajes ('reloj molecular'), ha vuelto a poner de manifiesto el papel de la dispersión en la distribución espacial de la diversidad biológica. Además sugiere que reducir nuestras explicaciones exclusivamente a la vicarianza es erróneo, y que una visión más correcta sería la integración de un modelo de dispersión-vicarianza que permita comprender la evolución de la distribución de los peces (Sanmartín, 2012; Morrone, 2015).

Generalidades de la biogeografía de peces marinos

Aunque la biota marina comenzó a explorarse extensiva y formalmente con los viajes del Challenger (1872-1876), fue Ekman (1953) quien sintetizó la información y dividió las plataformas continentales en 6 regiones: Ártica, Antártica, Boreal, Antiboreal, Templado-Cálida y Tropical. Años después, Briggs (1974), con un énfasis muy marcado en la ictiología, propuso cuatro grandes regiones con características faunísticas contrastantes que denotaron la sucesión de especies tropicales, templada-cálidas, templada-frías y árticas (Indo-Pacífico Oeste, Pacífico Este, Atlántico Oeste y Atlántico Este). Estas a su vez fueron subdivididas en provincias considerando un endemismo de al menos el 10%. Actualizaciones a esta regionalización fueron realizadas por Briggs & Bowen (2012; 2013), quienes redefinieron la regionalización, incorporando la Cordillera del Atlántico Medio, el Océano Austral, el Pacífico Oriental Tropical y el Pacífico Nororiental.

El conocimiento biogeográfico de los peces de la zona oceánica ha tenido un menor desarrollo debido a la extensión de los océanos y a las dificultades que representa el muestreo de estos organismos (Briggs, 2017). Debido a la mayor facilidad para recolectar plancton y a que muchos organismos marinos presentan una fase planctónica, las regionalizaciones de la biota de mares profundos se basaron en estos estadios pelágicos (Brinton, 1962; Haedrich & Judkins, 1979; Van der Spoel & Pierrot-Bults, 1979 entre otros). En ellas resaltó la similitud entre los patrones de distribución del zooplancton y la circulación oceánica por lo que se planteó que cada masa de agua podía considerarse una región faunística. Costello *et al.* (2017) a partir de la distribución de 65 especies de animales (incluyendo peces) y algas describe 12 regiones oceánicas, en su mayoría asociadas a una masa de agua.

Al igual que para todos los seres vivos, la distribución de los peces está relacionada con las características de su entorno (p. ej. temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, luz, tipo de fondo, tipo y disponibilidad de alimento), que cambian con la profundidad y la distancia a la costa (Wootton, 2012). La mayor diversidad de peces se encuentra sobre la plataforma continental debido a la alta productividad, mayor cantidad de alimento disponible y a una mayor heterogeneidad ambiental, que se traduce en mayor cantidad de nichos ecológicos (Lalli & Parsons, 1997). En la capa mesopelágica (abajo de los 200 m y hasta los 1000 m de profundidad) y batipelágica (hasta los 4000 m) se ha registrado una mucho menor diversidad que se estima entre un 10 y 15% del total de especies de peces en el mundo (Díaz de Astarloo & Mabragna, 2018). Sin embargo, en estas zonas se encuentra la mayor abundancia y biomasa de organismos, donde son comunes los Phosichthyidae y Myctophidae (Irigoien *et al.*, 2014; Davison *et*

al., 2015; Milligan & Sutton 2020). Como resultado del incremento en la estabilidad ambiental de la zona batipelágica, parece existir un incremento de la diversidad en la zona batipelágica después de los 1000 m de profundidad (Sutton *et al.*, 2010).

Otro aspecto conocido es que la riqueza de especies oceánicas y costeras se incrementa de los polos a los trópicos, donde existen ecosistemas maduros con tramas tróficas complejas y una alta competencia inter- e intraespecífica (Wiens & Donoghue, 2004). En la franja tropical, hay dos centros de muy alta diversidad; el Indo-Pacífico Occidental y el Atlántico Occidental (Hughes *et al.*, 2002).

Un fenómeno importante al respecto es la existencia de especies aparentemente originadas en el Indo-Pacífico que se encuentran en el Pacífico Oriental, así como especies cuyo origen es el Atlántico Occidental que están presentes en el Atlántico Oriental. Briggs (1974) y Briggs & Bowen (2013) atribuyeron el fenómeno a la dispersión pasiva de huevos y larvas a través de la contracorriente ecuatorial y la corriente ecuatorial subsuperficial (Rosenblatt & Waples, 1986).

Aunque durante algún tiempo se supuso que la colonización estaba determinada principalmente por la dirección de las corrientes dominantes, Briggs & Bowen (2013) y Briggs (2017) sugirieron que en los mares tropicales el grado de competencia intra- e interespecífica es un factor fundamental en la dispersión de los animales costeros. En este contexto, la colonización exitosa de más de 70 especies que lograron trasladarse desde el Indo Pacífico hasta el Pacífico Oriental (especies transpacíficas) a través de una amplia serie de trincheras profundas en el límite Oeste de la placa del Pacífico (barrera del Pacífico), debió ser impulsada también por la diferencia en el grado de competencia biológica entre ambos extremos de este océano (Briggs & Bowen, 2013); dicha colonización siguió patrones contrarios al movimiento de las corrientes dominantes, al igual que como ocurrió entre el Atlántico Oeste y Este (Kritzer & Sale, 2006). No obstante, se han registrado al menos 22 especies de peces costeros del Pacífico oriental tropical y las islas Hawaianas, que han atravesado la barrera de Pacífico en dirección Este a Oeste (Briggs, 2015).

En contraposición a esta visión dispersionista, se ha planteado que las especies transpacíficas o anfpacíficas tuvieron una amplia distribución, separándose de una población original continua, que a pesar del aislamiento geográfico y el tiempo transcurrido no se han diferenciado (Castro-Aguirre *et al.*, 1999). En el caso específico del Océano Pacífico tropical, han sido propuestas tres hipótesis para explicar la distribución de los organismos: (1) la dispersión selectiva; (2) la extinción diferencial y (3) las especies relictas del Mar de Tethys.

La dispersión selectiva (Springer, 1982) postula

que la reducción abrupta de *taxa* de peces neríticos desde el margen del Indo-Pacífico hacia el Este, resultó de diferencias en la capacidad de desplazamiento a través de una barrera física constituida por una serie de trincheras profundas en el límite Oeste de la placa del Pacífico. Esto impide la dispersión de los adultos pero que no es totalmente efectiva para su fase planctónica, además, este corredor debe ser reciente dado que la biota de la placa del Pacífico aún conserva su identidad, siendo sólo cuestión de tiempo para que otras especies puedan dispersarse.

La extinción diferencial (Vermeij, 1986; Newman, 1986) toma como evidencia el registro fósil de moluscos y crustáceos que sugieren una extinción masiva en el Oriente del Pacífico y supone que el descenso al Este, en el número de *taxa*, resultó de la extinción diferencial en el mioceno de una fauna anteriormente extendida. La elevada productividad de las Islas y el margen continental al Oeste amortiguaron el efecto ambiental funcionando como áreas de refugio. Springer (1982) no encontró evidencias de peces fósiles y sugirió que los moluscos y crustáceos fueron más susceptibles a la extinción por ser predominantemente sedentarios con poca capacidad para evadir condiciones adversas.

La hipótesis de los relictos del Mar de Tethys se fundamenta en el hecho de que durante el periodo Terciario existió un inmenso cuerpo de agua (Mar de Tethys) que separaba a un continente norteño de otro meridional y unía al océano Pacífico Oriental, Occidental e Índico, Atlántico Central y Mar Mediterráneo. De esta manera es lógica la similitud entre los componentes ictiofaunísticos de la zona tropical de estos océanos (Castro-Aguirre *et al.*, 1995). Asume que las especies presentes en ambas costas del Pacífico penetraron al Mar de Tethys en dirección Este-Oeste a través del paso entre Laurasia y Gondwana hasta el Mioceno, cuando el canal se interrumpió (Ma *et al.*, 2016). Rosenblatt y Waples (1986), encontraron que la distancia genética entre una muestra de 12 especies anfipacíficas era menor que entre las anfiamericanas, lo cual sugiere cierta evidencia de flujo genético indicando que la barrera del Pacífico Oriental es probablemente atravesada por algunas especies por procesos de dispersión. No obstante, Ma *et al.* (2016) aportan datos filogenéticos de la familia Epinephelidae que concuerdan con una dispersión en todos los mares tropicales a mediados del Mioceno, coincidente con los principales eventos geológicos en el mar de Tethys.

Aunque la hipótesis de la dispersión utiliza el transporte pasivo de huevos y larvas para explicar la distribución de los peces tropicales, los datos de varias campañas oceanográficas (Ahlstrom, 1972) no muestran evidencia de larvas de especies costeras en la barrera del Pacífico Oriental (entre 500 y 1200 Km de distancia de la costa), con excepción de larvas de *Diodon hystrix* Linnaeus 1758 *Lactoria* sp. y *Thalassoma* spp. Además, la presencia de larvas

no es en sí un elemento concluyente de dispersión exitosa, ya que si bien denota la posibilidad de que esta exista, no asegura el éxito en la colonización de ambientes nuevos (Shanks, 2020).

Debido a la falta de información directa, la factibilidad y capacidad de dispersión de huevos y larvas ha intentado determinarse indirectamente con diversos argumentos: (1) los requerimientos ecológicos de las larvas, (2) sus adaptaciones morfológicas y funcionales a la vida pelágica, (3) la duración del estadio planctónico, (4) las estrategias de desove y (5) la dinámica de las corrientes.

Requerimientos ecológicos de las larvas. Esta aproximación se basa en la hipótesis de selección del hábitat (Johnson, 1980), la cual explica que las diferencias ecológicas entre sitios dictan la naturaleza de las asociaciones de especies presentes en cada uno. De esta forma, los factores bióticos y abióticos determinan que una especie se establezca o no en una región. Una vez asentada, la especie modifica el medio y se convierte a su vez en un condicionante para el establecimiento de nuevas especies (Lasker, 1981).

Debido a que los huevos y larvas de la mayor parte de los peces marinos se encuentran en la capa epipelágica (Helfman *et al.*, 1997), se asume que las características de la dinámica oceánica y la duración de la fase planctónica determinan la distancia a la que son llevadas, pudiendo llegar incluso más allá de las áreas de distribución de los adultos, pero son las características del ecosistema al que llegan (grado de madurez, complejidad, competencia intra- e interespecífica, etc.) las que determinan su establecimiento, incluso “empujándola” a colonizar nuevos ambientes (Leis & McCormick, 2002). Sin embargo, para muchas especies se ha observado una estrecha sincronización de los desoves con la formación y evolución de estructuras hidrográficas de mesoescala (remolinos o frentes oceánicos) que retienen a las larvas o las transportan a sitios favorables para su desarrollo y que determinan el éxito del reclutamiento, disminuyendo la distribución al azar de las larvas (Leis, 1991).

Para las especies neríticas en general, la temperatura parece ser el factor que limita en una mayor proporción la sobrevivencia de los huevos y larvas de peces (MacPherson *et al.*, 2009; Gaylord & Gaines, 2000), y los frentes térmicos la estructura que los mantiene en una zona en particular (Grothues *et al.*, 2002). Aunque los adultos de dichas especies sean euritérmicos, su reproducción y el desarrollo de huevos y larvas normalmente sucede en un rango de temperatura específico menor al que se encuentran los adultos (Aceves-Medina *et al.*, 2018). De esta forma, mientras que a escalas menores (intra-regionalmente) la distribución de los adultos no se ve afectada por la de las larvas, a escalas mayores en las que el hábitat es determinante para la sobrevi-

vencia y el asentamiento de los juveniles, ésta se convierte en un factor determinante que limita los intervalos geográficos de los adultos (Leis, 1991).

Adaptaciones morfológicas y funcionales de las larvas de peces a la vida pelágica

La premisa fundamental de esta hipótesis es que, si las larvas están más especializadas a la vida pelágica, tendrán una distribución más amplia. Las larvas logran mantenerse en el estrato epipelágico debido a su comportamiento (migraciones verticales) y a una serie de adaptaciones anatómicas y fisiológicas que les permiten mayor flotabilidad (Moser, 1981). Si las especies cuentan con adaptaciones más eficientes que favorecen la flotación de las larvas en el medio, tendrán por lo tanto una distribución más amplia que aquellas que no presentan dichas características ya que esto les permite ser arrastradas por las corrientes de forma más eficiente (Leis, 2007; Leis *et al.*, 2013).

Entre las adaptaciones morfológicas de las larvas, las especializaciones del esqueleto son las de mayor variabilidad (Moser, 1981). La elongación de radios y espinas de las aletas, común en muchas especies, incrementa la superficie de contacto y reduce la tasa de hundimiento (Osse & Boogaart, 1999). En *Loweina rara* Lütken 1892, los pliegues de la aleta dorsal y anal son muy amplios (Fig. 1a), mientras que en *Eutaeniophorus festivus* (Bertelsen & Marshall, 1956) la aleta caudal en forma de cinta puede incrementar hasta dos veces la longitud del cuerpo (Fig. 1b). En los géneros *Bothus* y *Engyophrys* (Figs. 1c-d), el incremento de la longitud de los pterigióforos de los radios de la aleta dorsal y ventral junto con el de la musculatura epi- e hipoaxial, dan a éstas especies forma de hoja (Moser, 1981).

Una de las transformaciones más radicales en los pleuronectiformes es la migración del ojo. Esta etapa pone fin a la vida planctónica ya que los cambios anatómicos obligan a los juveniles a asentarse en el suelo (Moser, 1981). Se ha establecido como regla general que la longitud total al momento de la metamorfosis es directamente proporcional a su distribución batimétrica (Saldierna-Martínez *et al.*, 2005) así como al tiempo que pasa una larva en el ambiente pelágico (Moser, 1981). Especies de distribución somera y fases larvianas cortas (p. ej. *Achirus*), son menores a 5 mm al momento de la metamorfosis; mientras que *Microstomus pacificus* Lockington 1879, pasa en promedio un año en el plancton y al momento de la metamorfosis mide unos 60 mm (Ortiz-Galindo *et al.*, 1990; Butler *et al.*, 1996).

Otras adaptaciones relacionadas con las estrategias de alimentación y el sistema digestivo se encuentran en especies lecitotróficas que tienen una mayor cantidad de vitelo compuesto de una sustancia menos densa que el agua de mar, facilitando su flotabilidad y transporte en superficie (Hurst *et al.*,

2009). En contraste, las larvas de especies planctotróficas tienen fases larvianas cortas y una flotabilidad ligeramente menor (Zambonino-Infante *et al.*, 2008).

La anguila europea *Anguilla anguilla* Linnaeus 1758, tiene una fase planctónica de uno a tres años, tiempo durante el cual las larvas leptocéfalas atraviesan el Mar de los Sargazos para regresar a las áreas de distribución de los adultos en Europa (Westerberg *et al.*, 2018). Las larvas leptocéfalas tienen poco desarrollado el sistema digestivo y carecen de lumen, pero su cuerpo está cubierto de un epitelio externo con proyecciones filamentosas parecidas que sugieren la absorción cutánea de nutrientes lo que les permite sobrevivir a periodos largos de transporte aún en zonas con baja disponibilidad de alimento (Pfeiler, 1986).

El comportamiento de las larvas también es importante para su permanencia en la capa epipelágica. Las larvas pueden desplazarse verticalmente con movimientos ondulatorios del cuerpo para mantener o cambiar su posición en profundidad (Fisher, 2005), este comportamiento les ayuda a permanecer cerca del área de desove y/o ser transportadas hacia zonas diferentes a las del desove (Aceves *et al.*, 2008). La dirección del transporte horizontal de las larvas depende de su posicionamiento en la columna de agua ya que las corrientes en un mismo punto geográfico pueden tener diferente dirección e intensidad al cambiar la profundidad (Muhling, 2006). Por ejemplo, algunas larvas neríticas pueden estar en superficie durante el día y ser transportadas lejos de la costa disminuyendo así la depredación, luego migran a zonas más profundas en la noche donde las corrientes las acercan a la costa para alimentarse (Grioche *et al.*, 2000; Aceves-Medina *et al.*, 2008).

El principal problema con esta hipótesis es que el término “más especializado” es poco concreto y no es posible construir una escala clara de especialización entre *taxa*. Otro problema es que muchas especies que han logrado atravesar las barreras del Pacífico Oriental y Atlántico Central carecen de estas adaptaciones y otras que, aun presentando dichas adaptaciones, no han podido atravesar tales barreras. Por ejemplo, las especies *Stethojulis bandanensis* Bleeker 1851 y *Xyrichtys pavo* Valenciennes 1840, distribuidas en el Indo Pacífico y Pacífico Oriental, presentan larvas con tallas muy pequeñas (7 y 11 mm respectivamente), tienen estadios pelágicos cortos (≈ 1 mes y ≈ 24 días respectivamente) y no incluyen adaptaciones que pudieran esperarse en una larva capaz de derivar por largas distancias en el ambiente pelágico (Fig. 2a). El mismo caso se observa en larvas de *Thalassoma* (Fig. 2b), una de las pocas especies observadas en más de una ocasión en la barrera del Pacífico Oriental (Sponaugle *et al.*, 2006).

Duración del estadio pelágico larval.

Esta hipótesis sostiene que especies con esta-

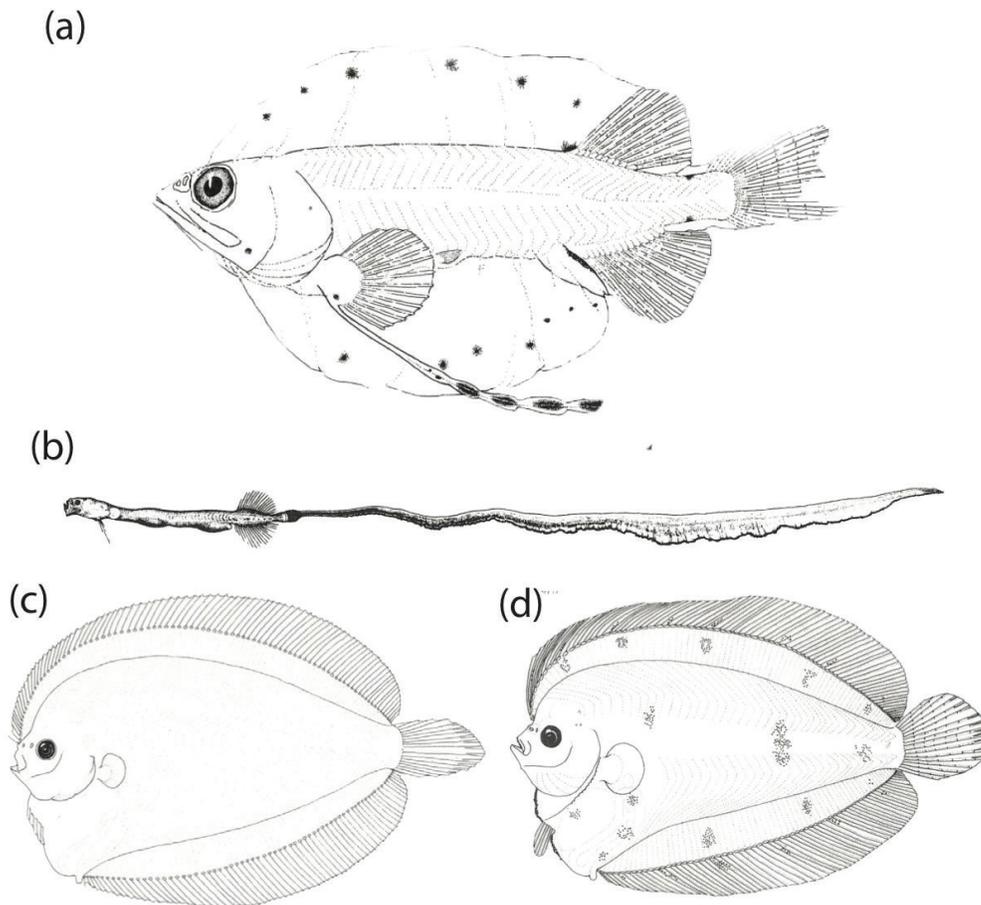


Figura 1. Características morfológicas de larvas de: a) *Lowenia rara*, b) *Eutaenioforus festivus*, c) *Bothus* sp. y d) *Engyophrys* sp. Figuras obtenidas de Moser (1996).

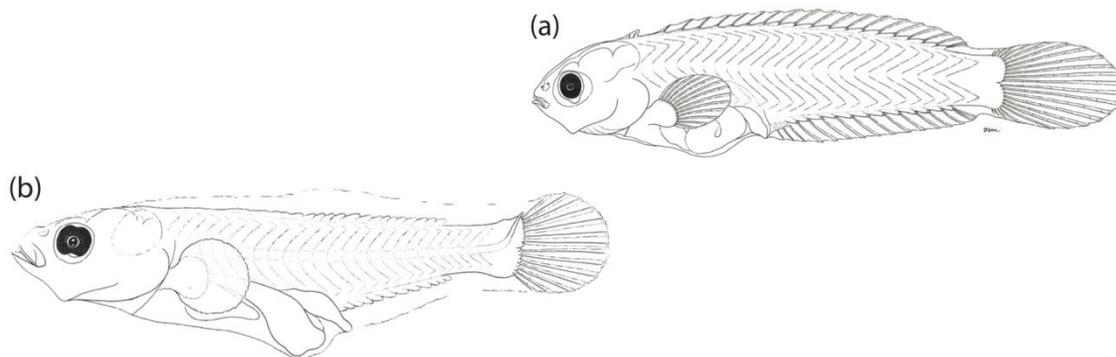


Figura 2. Características morfológicas de las larvas de: a) *Xyrichthys pavo* y b) *Thalassoma* sp. Figuras obtenidas de Moser (1996).

dios planctónicos prolongados tendrán una distribución más amplia que las de estadios cortos (Hurst *et al.*, 2009; Lester & Ruttenberg, 2005). El periodo que pasa una larva en el plancton es diferente en cada especie, pero algunas pueden alargar el periodo hasta encontrar un ambiente favorable para su asentamiento, resultando también en una variación intraespecífica del periodo larval. El lenguado *Microstomus pacificus* Lockington 1879 permanece en el plancton un año en promedio, pero en condiciones adecuadas puede reducir su periodo planctónico a sólo 14 días o mantenerse hasta dos años como larva planctónica (Butler *et al.*, 1996).

A pesar de parecer obvio que la duración de la fase larvaria pelágica está directamente relacionada con la amplitud de la distribución geográfica, estudios en peces de arrecife y zonas costeras no muestran estos patrones (Leis, 1991; Victor, 1991; Thresher, 1991) ya que es evidente la presencia de muchas especies con fase planctónica larga y distribución restringida al Pacífico Occidental, y algunas especies endémicas como por ejemplo, *Halichoeres discolor* Bussing 1983 (endémica de la Isla de Coocos) que presentan periodos larvarios más prolongados que sus congéneres cosmopolitas (Victor, 1991). De acuerdo a Leis (1991), solo una baja proporción de la variación observada en la distribución de peces arrecifales puede relacionarse a la duración del estadio planctónico por lo que esta variable no tiene valor predictivo para inferir el intervalo geográfico de distribución.

La mayor cantidad de datos sobre este tema proviene de estudios en Labridae, Pomacanthidae y Pomacentridae. En los últimos dos grupos, la única relación fue que géneros con periodos cortos en el plancton tienden a presentar menor amplitud (Wellington & Victor, 1989). Mientras que las especies de Labridae restringidas al Pacífico Occidental presentan periodos larvarios cortos respecto de aquellas que llegan hasta Hawaii o a las costas de América Central (Victor, 1991).

Las estrategias del desove

En esta hipótesis, Thresher (1991) propone que alternativamente a la duración de periodo larval, deben analizarse las estrategias de desove para determinar la capacidad de dispersión de cada especie, reconociendo dos tipos de estrategias de desove en especies arrecifales: (1) los desovadores pelágicos, cuyos huevos son expulsados directamente a la columna de agua y (2) los desovadores demersales, con huevos adhesivos, más densos que el agua y a los que ocasionalmente se les profieren cuidados parentales. Estos últimos pueden diferenciarse a su vez en: (a) desovadores demersales tipo Tetraodontidae y Balistidae, con cuidados parentales de corto tiempo, ya que las larvas eclosionan rápidamente como estadios vitelinos planctónicos; y (b) desovadores demersales típicos, los cuales incuban y cuidan los

huevos por periodos prolongados, y cuyas larvas son grandes al momento de la eclosión. En general los desovadores demersales típicos, desovan en áreas protegidas cercanas a la costa y sus larvas tienden a permanecer por menos tiempo en el plancton (15 a 20 días), mientras que los desovadores demersales tipo Balistidae y los desovadores pelágicos, presentan estadios planctónicos más prolongados (Floeter & Gasparini, 2000).

De acuerdo a Thresher (1991), los gradientes en cuanto a la riqueza específica en estos grupos muestran que la proporción de especies de desovadores demersales típicos es mayor en las costas (particularmente en el Indo-Pacífico Occidental) y disminuye hacia las islas centrales del Pacífico y Atlántico; que la proporción de desovadores pelágicos se incrementa significativamente desde los márgenes continentales hacia las islas centrales del Pacífico y el Atlántico; y que la proporción de desovadores tipo Balistidae permanece casi constante, tanto en las regiones costeras como en las centrales del Pacífico y Atlántico. De esta forma, los patrones de distribución en estos grupos muestran que la dispersión varía de manera directa en función a las estrategias de desove. Sin embargo, la presencia de desovadores demersales típicos con periodos larvarios particularmente cortos en las islas del Pacífico Central constituyen un argumento en contra. Por ejemplo, la familia Gobiidae, una de las cuatro de mayor riqueza específica en las Islas Hawaii e Isla de Pascua (Hourigan & Reese, 1987; Tornabene *et al.*, 2015).

Dirección y velocidad de las corrientes oceánicas.

Con base en la estimación de la capacidad natatoria particularmente pobre del bacalao y del arenque en el Norte (Blaxter & Dickson, 1959), hasta hace algunos años era aceptado que las larvas de peces derivaban pasivamente y que su distribución dependía de las corrientes oceánicas (Leis & Carson-Ewart, 1998). Estudios más recientes en especies arrecifales, han mostrado la importancia del comportamiento y capacidad de natación de las larvas para reclutarse en los mismos sitios donde fueron desovados (Cushing, 1990; Houde, 2008). Por ejemplo, las larvas en postflexión de las familias Apogonidae, Sparidae, Carangidae, Mugilidae, y Pomacentridae son capaces de nadar durante varias horas a velocidades mayores que las del medio circundante para desplazarse decenas de kilómetros (Leis & Stobutzki, 1997, Leis & Carson-Ewart, 1999; Rossi *et al.*, 2019a). Más aún, ellas pueden controlar la profundidad de natación y la dirección del movimiento no parece ser al azar, pues algunas especies pueden detectar áreas de asentamiento a distancias de 1 a 2 Km (Leis *et al.*, 1996), aunque la capacidad de orientación varía entre especies (Leis *et al.*, 2015; Rossi *et al.* 2019b).

En lagunas costeras y ensenadas, se ha encon-

trado que las larvas en flexión de *Etropus* y *Achirus* llevan a cabo movimientos hacia el fondo para evitar ser transportadas hacia el exterior de las lagunas incluso durante eventos intensos de reflujo de marea (Aceves-Medina *et al.*, 2008). En el caso de las anguilas, se ha encontrado que el movimiento de regreso hacia los ríos es al menos en parte una migración activa de las larvas leptocéfalas (McDowall, 1988). Si bien estos resultados limitan el alcance de la hipótesis de la dispersión larval pasiva a grandes distancias, aún puede plantearse la posibilidad de la dispersión pasiva durante el periodo que comprende desde el huevo hasta las larvas en flexión (Leis & Carson-Ewart, 1998; Smith, 2000).

La fidelidad de las especies a los sitios de desove

La filopatría es un comportamiento animal que se manifiesta en la tendencia de regresar a los mismos sitios de reproducción a través de muchas generaciones (Cury, 1994). Este proceso depende de un mecanismo denominado impronta que se desarrolla durante las primeras horas después del nacimiento, consistente en la grabación de las características ambientales del sitio de nacimiento (Hill & Wyse, 2006).

La filopatría está documentada principalmente en especies anádromas y catádromas como los salmones (Pettersson, 2015) y la anguila europea y americana (Feunteun, 2002; Baltazar-Soares *et al.*, 2014) y se estima en un número cercano a las 115 especies, pero de acuerdo con estudios realizados en especies arrecifales y estuarinas este número podría estar subestimado (Palumbi, 1999; Thorrold *et al.*, 2001).

Uno de los ejemplos mejor estudiados es el salmón, en el que los experimentos de marcado muestran que la tasa de individuos extraviados o vágiles es menor al 10% (Quinn *et al.*, 1987). Pero estudios más recientes han probado que existe una tendencia de algunas especies arrecifales a regresar o permanecer en los sitios de desove (Swearer *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2018), con estimaciones de retorno de entre el 15 y el 60% en *Pomacentrus amboinensis* (Bleeker, 1868) (Jones *et al.*, 1999). Por otro lado, Thorrold *et al.* (2001) encontraron en la especie estuarina *Cynoscion regalis* Bloch & Schneider 1801, un grado de retorno entre el 60 y 81%.

En especies epipelágicas marinas es difícil determinar la filopatría, pero algunos trabajos sugieren de manera indirecta éste fenómeno. Por ejemplo, en escalas cortas de tiempo existe una tendencia a que los desoves de los peces epipelágicos menores se presenten una baja variación de lugares y temporadas en los que ocurren (Cushing, 1969), las áreas en las cuales el desove tiene lugar son muy pequeñas y existen poblaciones relativamente cercanas entre sí, pero que ecológicamente y muy probablemente reproductivamente están aisladas. Además, dentro de cada población existe una sincronización de la ma-

duración sexual y de los desoves, pero entre poblaciones no está necesariamente sincronizada (Wyatt *et al.*, 1991).

LOS PECES DE LA ZONA OCEÁNICA

Actualmente los patrones de distribución propuestos para peces oceánicos están basados en muestreos muy escasos y espaciados, particularmente cuando se considera el enorme volumen y área en la que se encuentran (Haedrich, 1997; Woolley *et al.*, 2016). Mientras que la diversidad de especies epipelágicas oceánicas disminuye abruptamente a partir de los 200 m (Smith & Brown, 2002), la mayor diversidad de especies mesopelágicas ocurre entre los 400 y los 2000 m de profundidad (Gray, 1997; Sutton *et al.*, 2017).

En general, muchos de los peces meso y batipelágicos son de amplia distribución, existiendo poco endemismo, por lo que la mayor parte de los esquemas biogeográficos propuestos están basados más en las características de las comunidades (principalmente asociaciones) que en especies particulares (Haedrich, 1997). A diferencia de las especies neríticas, la distribución de las oceánicas está más influenciada por el patrón de corrientes y la distribución de las masas de agua (Haedrich & Judkins, 1979), lo que ha permitido establecer que las masas de agua y los principales giros oceánicos son las unidades zoogeográficas primarias del ambiente oceánico (Fasham & Angel, 1975) y de las especies meso- y batipelágicas (Barnett, 1984; Backus, 1986; Costello *et al.*, 2017).

Aunque se ha observado una estrecha relación entre las características termohalínicas de cada masa de agua con la distribución de los organismos meso y batipelágicos (Brinton, 1962; Fager & McGowan, 1963; entre otros) y en el caso de los peces, es posible diferenciar las regiones Polares (Ártica y Antártica), Boreales, Templadas, Subtropicales y Tropicales, existen trabajos que encuentran una relación más significativa entre la composición y abundancia de especies con los niveles de producción de cada región, que con la densidad de las masas de agua (Barnett, 1984; Irigoien *et al.*, 2014). Por esta razón, actualmente es más aceptado que la magnitud y variación temporal de la productividad es el factor más relacionado con la distribución de las especies de los peces meso y batipelágicos (McClain *et al.*, 2017).

En el giro central anticiclónico del Océano Pacífico Norte, el agua queda semi-aislada al centro, favoreciendo el hundimiento de la termoclina, la tasa de advección de agua de la circulación periférica es baja, al igual que la tasa de entrada de nutrientes y de productividad primaria (Lalli & Parsons, 1997). Por el contrario, en el ecuador se observa un complejo sistema de contracorrientes (superficiales y subsuperficiales) y un sistema de surgencias que mantienen una alta entrada de nutrientes y de productividad primaria (Barnett, 1984; Zhao *et al.*,

2016). Debido a esto, las especies batipelágicas *Cyclothone signata* Garman 1899, *Cyclothone acclinidens* Garman 1899 y *Sternoptyx obscura* Garman 1899 son muy abundantes en el ecuador, pero muy raras o ausentes en los giros centrales oligotróficos. Sin embargo, éstas especies también son muy abundantes en la Corriente de California y la Corriente de Perú (Ebeling *et al.*, 1970; Aceves *et al.*, 2018), regiones donde aunque la temperatura superficial es más baja que en el ecuador, a nivel subsuperficial son esencialmente idénticas, incluyendo su alto valor de productividad.

El caso de *Hygophum proximum* Becker 1965 los adultos están presentes solo en el ecuador, pero sus larvas son abundantes en el ecuador y en la porción norte del Pacífico Central (Moser, 1981), lo que sugiere que las larvas son organismos transportados expatriados por las corrientes, pero su supervivencia es baja dadas las condiciones ambientales. El fenómeno de expatriación es muy común en las especies oceánicas. A diferencia de las especies neríticas, las larvas epipelágicas de organismos meso- y batipelágicos parecen seguir de manera constante los patrones de corrientes de forma que llegan comúnmente a áreas donde los adultos no pueden desarrollarse y aunque las poblaciones de especies expatriadas son sanas y morfológicamente similares a las autóctonas, están formadas por adultos incapaces de reproducirse (Haedrich & Judkins, 1979).

Es importante señalar que la expatriación constante de larvas implica que ciertas áreas permanezcan como zonas de transición entre regiones faunísticas, este parece ser el caso de muchas poblaciones de los mictófidios del género *Lobianchia*, *Diaphus*, *Benthosema glaciale* Reinhardt 1837 y *Myctophum punctatum* Rafinesque 1810, que se distribuyen en una área de traslape en la costa Este de Estados Unidos, entre la masa de agua al sur de Nueva Inglaterra y la masa más fría del Atlántico Noroeste (Zurbrigg & Scott, 1972). La expatriación también lleva algunas larvas a zonas donde mueren por falta de alimento o por incapacidad fisiológica para resistir las condiciones ambientales. De tal modo que la dispersión de las especies mesopelágicas parece ser un proceso común en los océanos y podría considerarse que el elemento que determina los patrones biogeográficos actuales sería la sobrevivencia diferencial de las especies condicionada por el ambiente (Haedrich & Judkins, 1979; Lasker, 1981).

Otro aspecto que es importante mencionar también es la hidrotectónica, concepto desarrollado por Johnson & Van der Spoel (1986), el cual considera que la separación de masas de agua, de manera análoga y paralela a la separación del supercontinente Pangea, fue un factor importante que modeló la biogeografía pelágica de la zona oceánica. White (1994) señala que existe en los sedimentos evidencia fósil (foraminíferos principalmente) que sugiere una distinción biogeográfica entre altas y bajas lati-

tudes durante el Eoceno (hace 55 millones de años aproximadamente), aunque durante el Oligoceno (hace 33 millones de años aproximadamente) las asociaciones prácticamente fueron cosmopolitas. El cambio en la distribución de las especies durante el Cenozoico, fue resultado de cuatro eventos tectónicos (Okolodkov, 2010) que incluyeron la apertura del paso de Tasmania; la apertura al flujo de agua profunda entre la Antártida y América del Sur a través del Canal de Drake; el cierre del paso de Indonesia y; la aparición del Istmo de Panamá. Dichos eventos tectónicos favorecieron el desarrollo de las actuales masas de agua y su fauna característica.

En este contexto, *Stomias boa* Risso 1810 y *Stomias gracilis* Garman 1899, especies endémicas de la región templada del Pacífico Sur y del Subantártico/Antártico respectivamente, parecen más relacionadas entre sí que con *Stomias atriaventer* Garman 1899. Esta separación puede explicarse mediante dos eventos principales, el hundimiento del paso de Tasmania durante el Eoceno-Oligoceno, que aisló la población de *S. atriaventer* un ancestro común con *S. boa* y *S. gracilis*, y la apertura del Canal de Drake durante el Oligoceno-Mioceno (hace 33-23 millones de años aproximadamente), que separó a las poblaciones ancestrales de *S. boa* y *S. gracilis* (White, 1994). De igual modo, los cladogramas de área construidos con base al registro fósil de *Stomias* y *Evermannella* son congruentes con la evidencia filogenética de radiolarios, nanoplancton calcáreo, diatomeas y foraminíferos (White, 1994). Desafortunadamente, en peces son pocos los ejemplos, más por la insuficiencia de datos que por cualquier otra variable.

Como puede verse, la distribución de las larvas es un factor que merece especial consideración en el análisis biogeográfico de las especies de peces meso- y batipelágicas. Desafortunadamente, los análisis de distribución de estas especies han sido enfocados a los adultos y el conocimiento de la ecología de las larvas es aún insuficiente.

DISCUSIÓN

En esta revisión se han expuesto los diferentes enfoques del uso del ictioplancton en el análisis biogeográfico de los peces bajo la premisa de que la distribución de huevos y larvas es un factor determinante en la distribución de los adultos. La zoogeografía ha experimentado cambios importantes en las visiones dispersionista y vicariancista, que han tratado de explicar la distribución actual de las especies mediante procesos de dispersión diferencial o bien como consecuencia de eventos geológicos o ambientales que fragmentaron la fauna de un lugar. Un elemento fundamental en las discusiones entre ambas escuelas en el caso de los peces ha sido la factibilidad o no de la dispersión en grandes distancias a través de barreras físicas por diversos *taxa* distribuidos en el océano.

En el caso de los peces con movimiento horizontal limitado y de distribución anfiapacífica o anfiamericana, la posibilidad de traspasar barreras que limitan su distribución depende de la capacidad de dispersión de sus estadios planctónicos. Desafortunadamente, el nivel de conocimiento acerca de la taxonomía y distribución de los primeros estadios de vida de los peces es aún escaso y limita la posibilidad de obtener pruebas concretas de la factibilidad de los eventos de dispersión y la eficiencia de colonización posterior a estos procesos.

La insuficiencia en el conocimiento taxonómico, biológico y de la capacidad de dispersión de las larvas ha determinado que la ictiogeografía se base prácticamente en estudios de distribución de peces adultos, lo cual dificulta la delimitación de fronteras faunísticas debido al amplio traslape de la distribución de las especies.

Del total de las especies de peces descritas en todo el océano, hasta 1984 la identificación a nivel de especie sólo era posible en el 4% de los huevos y el 10% de las larvas (Richards, 1985). Esta estimación no ha cambiado significativamente en la actualidad. Por ejemplo, el porcentaje de larvas descritas a especie es de 82% en el Atlántico Noreste y Pacífico Noreste, 71% en el Atlántico Noroeste, 59% en el Atlántico Sureste, 63% en el Mediterráneo, 51% en el Antártico y en regiones como las costas de América del Sur, el Pacífico Oriental Tropical, la costa Oeste de África y el Indo-Pacífico, alcanza cerca del 10% de las especies (Kendall & Matarese, 1994). No contamos con una estimación actualizada del porcentaje total de especies descritas a nivel de huevos y larvas para todos los océanos. Sin embargo, para el Indo-Pacífico por ejemplo, la gran mayoría de las familias tienen menos del 50% de las especies con sus larvas descritas, y solo una pequeña proporción de estas muestran series de desarrollo completas de las larvas (Leis, 2015). Esta problemática es más evidente si se considera que solo de algunas de las larvas que pueden identificarse a nivel especie se conocen aspectos básicos de su ecología y su biología.

En este contexto, es de suma importancia la inclusión del conocimiento sobre la biología de huevos y larvas a la ictiogeografía contemporánea en tres aspectos principales:

1) Las larvas de numerosas especies son estenócoras en comparación con los adultos, ya que sus áreas y épocas de reproducción son menores en extensión que la distribución total de la especie. Considerar esta relación podría permitir, en teoría, establecer áreas de distribución geográfica con límites más claros. Algunos trabajos han sido conducidos en este sentido y ciertamente muestran una buena definición en la distribución de faunas en diferentes zonas de la Corriente de California (Moser *et al.*, 1987; Moser & Smith, 1993).

2) Establecer áreas de distribución de huevos, larvas en preflexión, flexión y postflexión junto con análisis ambientales y el uso de modelos, empieza a permitir evaluar indirectamente las rutas de dispersión de los estadios planctónicos de muchas especies. No obstante, este tipo de análisis no posibilita la evaluación del éxito de colonización por la posible expatriación de organismos hacia zonas en las que no pueden reproducirse, por lo que este aspecto debe ser complementario con los datos de distribución de los adultos.

3) Debido a que el área de reproducción de algunas especies se mantiene con poca variación en espacio y tiempo, puede establecerse que su ubicación espacial, delimitada con base en la distribución de huevos y larvas en preflexión, proporcione indicios de las rutas de colonización que han seguido éstas a lo largo de la historia.

Los datos que se han obtenido del estudio de los huevos y larvas de peces han sido utilizados para analizar la capacidad de dispersión de las diferentes especies, tratando de probar hipótesis biogeográficas relacionadas con las estrategias de desove, la duración del estadio larval pelágico, requerimientos ecológicos, adaptaciones morfológicas y funcionales a la vida pelágica, así como los procesos de transporte de las mismas. No obstante, hasta el momento ninguno de los análisis ha mostrado valor predictivo en la amplitud de la distribución de las especies, en buena parte debido a datos insuficientes que se espera con el avance de las investigaciones puedan mostrar diferentes resultados.

Si bien algunas de las hipótesis para comprobar la dispersión poseen potencial de ser repetibles de manera formal, la mayoría siguen siendo elementos narrativos que se ajustan a cada caso particular. Sin embargo, tomando en cuenta la capacidad natatoria de las larvas, su habilidad de orientación para encontrar las zonas con características ambientales adecuadas para su asentamiento y particularmente la filopatría, podemos reflexionar sobre algunos aspectos:

1) La dispersión larval a grandes distancias, (concepto utilizado constantemente para explicar la distribución actual de los peces), es mucho menor a lo que se había pensado.

2) Aún aceptando la deriva larval, los patrones generales de distribución observados, muestran que la dirección de dispersión de una especie no es del todo azarosa al menos en todos los casos, sino que éstas pueden ser recurrentes y seguir una dirección definida que lleva a las larvas a las áreas de asentamiento y distribución de los adultos, culminando en algunos casos, con la llegada de nuevos reclutas a las áreas de reproducción originales.

3) Aunque la dispersión de las larvas fuera al azar, la filopatría presente en algunas especies im-

plica que los organismos con este comportamiento tienden a regresar a los mismos sitios de reproducción.

Para los dispersionistas, la capacidad natatoria y de orientación de las larvas de algunas especies, así como el comportamiento filopátrico de otras, resulta en una capacidad diferencial al ser transportadas por las corrientes. Con este argumento, se explica de manera parcial la baja correlación entre las variables utilizadas hasta ahora (duración del estadio pelágico planctónico, estrategias de desove, etc.) con la amplitud de la distribución de las especies. Es de esperarse que la capacidad de natación y orientación de las larvas, así como el grado de filopatría exhibida, pueden apuntarse como líneas de investigación que permitan explicar mejor la amplitud de la distribución de las especies estudiadas hasta ahora.

A diferencia de variables poco tangibles como el grado de especialización de las larvas a la vida pelágica o la dirección de las corrientes oceánicas, tanto las capacidades de natación como el grado de filopatría exhibida, son variables medibles en términos concretos (velocidad promedio, velocidad sostenida, porcentaje de retorno, etc.) que pueden ayudar a establecer relaciones numéricas y pueden asociarse a otras ya utilizadas, tales como la duración del estadio larval o las estrategias de desove. Si bien es evidente la dificultad que representa la medición de estas variables a nivel larval, su factibilidad es patente en los trabajos ya realizados y sólo parece cuestión de tiempo para afinar y estandarizar los métodos a seguir.

Aunque las escasas larvas de especies neríticas encontradas en la zona oceánica permitan considerar la posibilidad de la dispersión, no son concluyentes por sí mismas ya que esto no implica que puedan asentarse, sobrevivir y posteriormente colonizar áreas nuevas. Además, la reproducción y colonización exitosa dependen de una densidad poblacional mínima. De ésta manera, la baja correlación entre la capacidad de dispersión de las larvas con respecto a la amplitud de la distribución de las especies refleja la inconsistencia de la hipótesis dispersionista.

La filopatría por su parte, muestra una evidencia importante que apoya la hipótesis vicariante. Por ejemplo: *Anguilla anguilla* ha utilizado la misma área de reproducción desde su aparición como especie, la expansión del Océano Atlántico provocó su separación y posterior especiación en las formas europea y americana (*A. rostrata*), pero las condiciones de las áreas de reproducción de ambas especies son similares (Baltazar-Soares *et al.*, 2014). Parece razonable pensar que la distribución de algunas especies con similares características haya sido modelada por procesos vicariantes, asumiendo que dichos procesos estarían influenciados por los requerimientos para la reproducción y sobrevivencia de cada especie, sobre todo al inicio de la vida larvaria, cuando

se improntan las características de los sitios a donde regresarán los adultos a desovar. En este contexto, el estudio de las áreas de distribución de las larvas es una pieza clave para explicar la distribución de diversas especies de difícil interpretación cuando se examina sólo la distribución de los adultos.

El análisis de la distribución, del comportamiento y de la ecología de huevos y larvas puede aportar elementos significativos para establecer áreas de distribución de las especies, pero es más importante aún el desarrollo del conocimiento de la biología de las larvas, la cual es una fuente potencial de información para poder plantear y sostener hipótesis biogeográficas contrastables para ambas corrientes de pensamiento.

AGRADECIMIENTOS

A la Secretaría de Investigación y Posgrado del Instituto Politécnico Nacional por el apoyo a través de la beca de Estímulos al Desempeño a la Investigación y financiamiento a la investigación del proyecto 2020086 y SIP 20211337. A la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas del IPN por el apoyo a través de la Beca de Exclusividad.

REFERENCIAS

- Aceves-Medina G., R. Saldierna-Martínez, A. Hinojosa-Medina, S. P. A. Jiménez-Rosenberg, M. E. Hernández-Rivas & R. Morales-Avila. 2008. Vertical structure of fish larvae assemblages during circadian cycles of summer and winter. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 76: 889-901. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.08.016>
- Aceves-Medina G., S. Jiménez-Rosenberg, R. J. Saldierna-Martínez, R. Durazo, A. T. Hinojosa-Medina, M. E. Hernández-Rivas & G. Gaxiola-Castro. 2018. Distribution and abundance of the ichthyoplankton assemblages and its relationships with the geostrophic flow along the southern region of the California Current. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 46(1), 104-119. DOI: <http://dx.doi.org/10.3856/vol46-issue1-fulltext-12>.
- Agostini V. N., & A. Bakun. 2002. 'Ocean triads' in the Mediterranean Sea: physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with an example application to European anchovy *Engraulis encrasicolus*). *Fish. Oceanogr.*, 11 (3): 129-142. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2002.00201.x>.
- Ahlstrom E. H. 1972. Kinds and abundance of fish larvae in the eastern tropical Pacific on the second multivessel EASTROPAC survey, and observations on the annual cycle of larval abundance. *Fish. Bull.*, 70 (4): 1153-1242.
- Backus R. H. 1986. Biogeographic boundaries in

- Backus R. H. 1986. Biogeographic boundaries in the open ocean. 9-13, *In: Pierrrot-Bults A.C., S. Van der Spoel, B.J. Zahuranec & R.K. Johnson (Eds). Pelagic biogeography, proceedings of an international conference.* UNESCO Technical Papers in Marine Sciences 49:
- Baltazar-Soares M., A. Biastoch, C. Harrod, R. Hanel, L. Marohn, E. Prigge & C. Eizaguirre. 2014. Recruitment collapse and population structure of the European eel shaped by local ocean current dynamics. *Curr. Biol.*, 24(1), 104-108. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.11.031>
- Barnett M. A. 1984. Mesopelagic fish zoogeography in the central tropical and subtropical Pacific Ocean: species composition and structure at representative locations in three ecosystems. *Mar. Biol.*, 82: 199-208. <https://doi.org/10.1007/BF00394103>
- Blaxter J. H. S. & W. Dickson. 1959. Observations on the swimming speeds of fish. *J. Conseil.*, 24 (3): 472-479. <https://doi.org/10.1093/icesjms/24.3.472>
- Briggs J. C. 1974. *Marine zoogeography*. McGraw Hill Book Co. New York, USA. 475 p. <https://doi.org/10.2307/1442613>
- Briggs J. C. 2015. Reef fish biogeographical regions. 265-266, *In: Mora, C. (Ed). Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Cambridge University Press. UK.
- Briggs J. C. 2017. Ocean Biogeography. *International Encyclopedia of Geography: People, the Earth, Environment and Technology*, 1-5. <https://doi.org/10.1002/9781118786352.wbieg0177>
- Briggs J.C. & B.W. Bowen. 2012. Marine biogeographic provinces: a realignment with particular reference to fish distributions. *J. Biogeogr.*, 39, 12-30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02613.x>
- Briggs J. C. & B. W. Bowen. 2013. Marine shelf habitat: biogeography and evolution. *J. Biogeogr.*, 40: 1023-1035. <https://doi.org/10.1111/jbi.12082>
- Brinton E. 1962. The distribution of Pacific euphausiids. *B. Scripps Instit. Oceanogr.*, 8 (2): 51-270.
- Bueno-Hernández A. & J. Llorente-Bousquets. 2000. Una visión histórica de la biogeografía dispersionista con críticas a sus fundamentos. *Caldasia*, 22 (2): 161-184.
- Butler J. L., K. A. Dahlin & H. G. Moser. 1996. Growth and duration of the planktonic phase and a stage-based population matrix of Dover sole *Microstomus pacificus*. *B. Mar. Sci.*, 53: 29-43.
- Castro-Aguirre J. L., E. F. Balart & J. Arvizu-Martínez. 1995. Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 5 (1-2): 57-78.
- Castro-Aguirre J. L., H. S. Espinoza-Pérez & J. J. Schmitter-Soto. 1999. *Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México*. Limusa. México D.F., 711 p.
- Costello M. J., P. Tsai, P. S. Wong, A. K. L. Cheung, Z. Basher & C. Chaudhary. 2017. Marine biogeographic realms and species endemism. *Nat. Commun.*, 8(1), 1057. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01121-2>
- Cowen R. K., C. B. Paris & A. Srinivasan. 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 311 (5760): 522-527. <https://doi.org/10.1126/science.1122039>
- Cury P. 1994. Obstinate nature: An ecology of individuals. Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 1664-1673. <https://doi.org/10.1139/f94-167>
- Cushing D. H. 1969. The regularity of the spawning season of some fishes. *J. Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 33: 81-92. <https://doi.org/10.1093/icesjms/33.1.81>
- Cushing D. 1990. Hydrographic containment of a spawning group of plaice in the Southern Bight of the North Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 58(3), 287-297. <https://doi.org/10.3354/meps058287>
- Davison P., A. Lara-Lopez & J. A. Koslow. 2015. Mesopelagic fish biomass in the southern California current ecosystem. *Deep-Sea Res. Pt II*, 112, 129-142. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.10.007>
- Díaz de Astarloa J. M., & E. Mabragna, 2018. Los peces de aguas profundas. *CONICET Digital*. 27 (160): 51-57.
- Dibacco C, Levin LA, Sala E. 2006. Connectivity in marine ecosystems: the importance of larval and spore dispersal. 184-212, *In: Crooks KR & M, Sanjayan (Eds). Connectivity conservation*. Cambridge University Press. UK. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754821.009>
- Ebeling A. W., R. M. Ibara, R. J. Lavenberg & F. J. Rohlf. 1970. Ecological groups of deep-sea animals off southern California. *Sci. Bull. Nat. History Museum of Los Angeles County*, 6: 1-43.
- Ekman S. 1953. *Zoogeography of the sea*. Sidwick and Jackson Ltd. London, UK. 417 p. <https://doi.org/10.2307/1439946>

- Fager E. W. & J. A. McGowan. 1963. Zooplankton species groups in the North Pacific. *Science*, 140: 453-460. <https://doi.org/10.1126/science.140.3566.453>
- Fasham M. J. R. & M. V. Angel. 1975. The relationship of the zoogeographic distributions of the planktonic ostracods in the North-east Atlantic to the water masses. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 55 (03): 739-757. <https://doi.org/10.1017/S0025315400017380>
- Feunteun E. 2002. Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): an impossible bargain. *Ecol. Eng.*, 18(5):575-591. [https://doi.org/10.1016/S0925-8574\(02\)00021-6](https://doi.org/10.1016/S0925-8574(02)00021-6)
- Fisher R. 2005. Swimming speeds of larval coral reef fishes: Impacts on self-recruitment and dispersal. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 285: 223-232. <https://doi.org/10.3354/meps285223>
- Floeter S. R. & J. L. Gasparini. 2000. The southwestern Atlantic reef fish fauna: composition and zoogeographic patterns. *J. Fish Biol.*, 56(5):1099-1114. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02126.x>
- Gaylord B. & S. D. Gaines. 2000. Temperature or transport? Range limits in marine species mediated solely by flow. *Am. Nat.* 155 (6): 769-789. <https://doi.org/10.1086/303357>
- Gray J. S. 1997. Marine biodiversity: patterns, threats, and conservation needs. *Biodivers. Conserv.* 6 (1): 153-175. <https://doi.org/10.1023/A:1018335901847>
- Grioche A., X. Harlay, P. Koubbi & L. F. Lago. 2000. Vertical migrations of fish larvae: Eulerian and Lagrangian observations in the Eastern English Channel. *J. Plank. Res.*, 22(10): 1813-1828. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.10.1813>
- Grothues T. M., R. K. Cowen, L. J. Pietrafesa, F. Bignami, G. L. Weatherly & C. N. Flagg. 2002. Flux of larval fish around Cape Hatteras. *Limnol. Oceanogr.* 47 (1): 165-175. <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.1.0165>
- Haedrich R. L. & D. C. Judkins. 1979. Macrozooplankton and its environments. 2-28, In: Spoel V.D. & A.C. Pierrot-Bults (Eds). *Zoogeography and diversity of plankton*. Halsted Press. New York, USA.
- Haedrich R. L. 1997. Distribution and population ecology. 79-114, In: Randall, D. J. & A. P. Farrell (Eds) *Deep-sea fishes*. Academic Press. San Diego, USA. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60228-9](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60228-9)
- Helfman G. S., B. B. Collette & D. E. Facey. 1997. *The diversity of fishes*. Blackwell Science Inc. Hoboken, USA. 528 p.
- Hill R. W. & G. A. Wyse. 2006. *Fisiología Animal*. Médica Panamericana. Madrid, 1038 p.
- Houde E. D. 2008. Emerging from Hjort's shadow. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 41. 53-70. <https://doi.org/10.2960/J.v41.m634>
- Hourigan T. F. & E. S. Reese. 1987. Mid-ocean isolation and the evolution of Hawaiian reef fishes. *Trends Ecol Evol.*, 2 (7): 187-191. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(87\)90018-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(87)90018-8)
- Hughes T. P., D. R. Bellwood & S. R. Connolly. 2002. Biodiversity hotspots, centres of endemism, and the conservation of coral reefs. *Ecol. Lett.*, 5 (6): 775-784. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00383.x>
- Hurst T. P., D. W. Cooper, J. S. Scheingross, E. M. Seale, B. J. Laurel & M. L. Spencer. 2009. Effects of ontogeny, temperature, and light on vertical movements of larval Pacific cod (*Gadus macrocephalus*). *Fish. Oceanogr.*, 18 (5): 301-311. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2009.00512.x>
- Irigoién X., T. A. Klevjer, A. Røstad, U. Martinez, G. Boyra, J. L. Acuña & S. Agusti. 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nat. Commun.*, 5:3271. <https://doi.org/10.1038/ncomms4271>
- Johnson D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71. <https://doi.org/10.2307/1937156>
- Johnson R. K. & S. Van der Spoel. 1986. Summary report and recommendations. 285-291, In: Pierrot-Bults, A. C., S. Van der Spoel, B. J. Zauhranc & R. K. Johnson. (Eds). *Pelagic biogeography proceedings of an international conference*. UNESCO Technical Papers on Marine Science 19. Paris.
- Jones G. P., M. J. Milicich, M. J. Emslie & C. Lunou. 1999. Self-recruitment in a coral reef fish population. *Nature*, 402: 802-804.
- Kendall Jr. A. W. & A. C. Matarese. 1994. Status of early life history descriptions of marine teleosts. *Fish. Bull.*, 92: 725-736 <https://doi.org/10.1038/45538>
- Kritzer J. P. & P. F. Sale. 2006. *Marine metapopulations*. Academic Press, Amsterdam, 544 pp.

- Lalli C. & Parsons, T. R. 1997. *Biological oceanography: an introduction*. Elsevier Butterworth-Heinemann. Burlington, USA. 320 p. <https://doi.org/10.1016/B978-075063384-0/50001-3>
- Lasker R. 1981. The role of stable ocean in larval fish survival and subsequent recruitment. 80–87, *In*: Lasker R. (Ed) *Marine fish larvae morphology, ecology, and relation to fisheries, Volume 1*. University of Washington Press. Seattle, USA.
- Leis J. M. 1991. The pelagic stage of reef fishes: the larval biology of coral reef fishes. 183-229, *In*: Sale, P.F. (Ed) *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press. San Diego, USA. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-092551-6.50013-1>
- Leis J.M. 2007. Behaviour as input for modelling dispersal of fish larvae: behaviour, biogeography, hydrodynamics, ontogeny, physiology, and phylogeny meet hydrography. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 347: 185-193. <https://doi.org/10.3354/meps06977>
- Leis J. M. & C. Stobutzki. 1997. Swimming performance of late pelagic larvae of coral reef fishes: In situ and laboratory-based measurements. 575-583, *In*: Séret B. & J.Y. Sire (Eds). *Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fishes Conference*. Société Française d'Ichtyologie. Pp. Nouméa, New Caledonia, France.
- Leis J.M. & B.M. Carson-Ewart. 1998. Complex behavior by coral-reef fish larvae in open-water and near-reef pelagic environments. *Environ. Biol. Fish.*, 53 (3): 259-266. <https://doi.org/10.1023/A:1007424719764>
- Leis J.M. & B.M. Carson-Ewart. 1999. In situ swimming and settlement behavior of larvae of an Indo-Pacific coral reef fish, the coral trout *Plectropomus leopardus* (Pisces: Serranidae). *Mar. Biol.*, 134: 51-64. <https://doi.org/10.1007/s002270050524>
- Leis J.M. & M.I. McCormick. 2002. The biology, behavior, and ecology of the pelagic, larval stage of coral reef fishes. 171-199, *In*: Sale P. F. (Ed) *Coral reef fishes. Dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press. London, UK <https://doi.org/10.1016/B978-012615185-5/50011-6>
- Leis J. M., H. P. A. Sweatman & S. E. Reader. 1996. What the pelagic stages of coral reef fishes are doing out in blue water: Daytime field observations of larval behavioural capabilities. *Mar. Freshwater Res.*, 47: 401-411. <https://doi.org/10.1071/MF9960401>
- Leis J. M., J. E. Caselle, I. R. Bradbury, T. Kristiansen, J. K. Llopiz, M. J. Miller & S. E. Swearer. 2013. Does fish larval dispersal differ between high and low latitudes? *P. Royal Soc B. Biol.*, 280 (1759): 20130327. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0327>
- Leis J. M., U. Siebeck, A. Hay, C. Paris, O. Chateau & L. Wantiez. 2015. *In situ* orientation of fish larvae can vary among regions. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 537:191–203. <https://doi.org/10.3354/meps11446>
- Leis J. M. 2015. Taxonomy and systematics of larval Indo-Pacific fishes: a review of progress since 1981. *Ichthyol. Res.*, 62(1), 9-28. <https://doi.org/10.1007/s10228-014-0426-7>
- Lester S. E. & B. I. Ruttenberg. 2005. The relationship between pelagic larval duration and range size in tropical reef fishes: a synthetic analysis. *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 272 (1563): 585-591. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2985>
- Lomolino M. V. 2020. *Biogeography: A Very Short Introduction*. Oxford University Press. London, 155p. <https://doi.org/10.1093/ac-trade/9780198850069.001.0001>
- Ma K. Y., M. T. Craig, J. H. Choat & L. van Herwerden. 2016. The historical biogeography of groupers: clade diversification patterns and processes. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 100, 21-30. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.02.012>
- Macpherson E., P. A. Hasting & D. R. Robertson. 2009. Macroecological patterns among marine fishes. 122-151, *In*: Witman, J.D. & K. Roy (Eds.) *Marine macroecology*. University of Chicago Press. Chicago, USA <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226904146.003.0005>
- MacArthur R. H. & E. O. Wilson. 2001. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. Princeton, USA., 224 p. <https://doi.org/10.1515/9781400881376>
- McDowall R. M. 1988. *Diadromy in fishes. Migrations between freshwater and marine environment*. Timber Press. Oregon, EUA., 308 p.
- McClain-Counts J. P., A. W. Demopoulos & S. W. Ross. 2017. Trophic structure of mesopelagic fishes in the Gulf of Mexico revealed by gut content and stable isotope analyses. *Mar. Ecol.*, 38(4) <https://doi.org/10.1111/maec.12449>
- Milligan R. J., & T. T. Sutton. 2020. Dispersion overrides environmental variability as a primary driver of the horizontal assemblage structure of the mesopelagic fish family Myctophidae in the northern Gulf of Mexico. *Front. Mar. Sci.*, 7, 15. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00015>

- Morrone J. J. 2015. Track analysis beyond panbiogeography. *J. Biogeogr.*, 42: 413–425. <https://doi.org/10.1111/jbi.12467>
- Morais P. & F. Daverat. 2016. *An introduction to fish migration*. CRC Press. Boca Raton USA. 305 p. <https://doi.org/10.1201/b21321>
- Moser H.G. 1981. *Morphological and functional aspects of marine fish larvae*. 89–131, In: Lasker, R. (Ed). *Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology, and Relation to Fisheries*. University of Washington Press, Seattle. USA.
- Moser H. G. 1996. The early stages of fishes in the California Current region. *CalCOFI Atlas*, 33, 382-475.
- Moser H. G., P. E. Smith & L. E. Eber. 1987. Larval fish assemblages in the California Current region, 1954-1960, a period of dynamic environmental change. *CalCOFI Rep.*, 28: 97-127.
- Moser H. G. & P. E. Smith. 1993. Larval fish assemblages in the California Current region and their horizontal and vertical distributions across a front. *B. Mar. Sci.*, 53 (2): 645-691.
- Muhling B. 2006. *Larval fish assemblages in coastal, shelf and offshore waters of south-western Australia*. Tesis de Doctorado en Ciencias. School of Environmental Sciences, Murdoch University, Australia., 226 p.
- Newman W. A. 1986. Origin of the Hawaiian marine fauna: Dispersal and vicariance as indicated by barnacles and other organisms. 21-49, In: Schram, F., Gore, R. (Ed). *Crustacean Biogeography*. AA Balkema, UK. <https://doi.org/10.1201/9781315140674-2>
- Okolodkov Y. B. 2010. *Biogeografía marina*. Universidad Autónoma de Campeche. EPOMEX-UAC. México, 217 p.
- Ortiz-Galindo J. L., E. Matus-Nivón, R. Ramírez-Sevilla & B. González-Acosta. 1990. Embrión, larva y prejuvenil del sol mexicano *Achirus mazatlanus* (Pisces: Soleidae). *Rev. Biol. Trop.*, 38 (2A): 195-204.
- Osse J. W. M. & J. G. M. Boogaart. 1999. Dynamic morphology of fish larvae, structural implications of friction forces in swimming, feeding, and ventilation. *J. Fish Biol.*, 55 (sA) 156-174. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb01053.x>
- Palumbi S. R. 1999. The prodigal fish. *Nature* 402: 733-735. <https://doi.org/10.1038/45403>
- Petersson E. 2015. Homing and Timing of Reproduction. 44–59, In: Vladic, T. & E. Petersson (Eds). *Evolutionary Biology of the Atlantic Salmon*. CRC Press. New York, USA.
- Pfeiler E. 1986. Towards an explanation of the developmental strategy in leptocephalus larva of marine teleost fishes. *Environ. Biol. Fis.*, 15: 3-13 <https://doi.org/10.1007/BF00005385>
- Quinn T. P., C. C. Wood, L. Margolis, B. E. Riddell & K. D. Hyatt. 1987. Homing in wild sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations as inferred from differences in parasite prevalence and allozyme allele frequencies. *Can. J. Aquat. Sci.*, 44: 1963-1971. <https://doi.org/10.1139/f87-241>
- Reygondeau G., Guidi, L., Beaugrand, G., Henson, S. A., Koubbi, P., MacKenzie, B. R., & Maury, O. 2018. Global biogeochemical provinces of the mesopelagic zone. *J. Biogeogr.*, 45(2), 500-514. <https://doi.org/10.1111/jbi.13149>
- Richards W. J. 1985. Status of the identification of the early life stages of fishes. *B. Mar. Sci.* 37 (2): 756-760.
- Rosenblatt R. H. & R. S. Waples. 1986. A genetic comparison of allopatric populations of shore fish species from the eastern and central Pacific Ocean: Dispersal or Vicariance? *Copeia*, 2: 275-284. <https://doi.org/10.2307/1444988>
- Rossi A., J. O. Irisson, M. Levaray, V. Pasqualini & S. Agostini. 2019 a. Orientation of Mediterranean fish larvae varies with location. *Mar. Biol.*, 166(8): 100.
- Rossi A., M. Levaray, C. Paillon, E. D. Durieux, V. Pasqualini & S. Agostini. 2019 b. Relationship between swimming capacities and morphological traits of fish larvae at settlement stage: a study of several coastal Mediterranean species. *J. Fish Biol.*, 95(2): 348-356. <https://doi.org/10.1111/jfb.13955>
- Saldierna-Martínez, R., E. González-Navarro & G. Aceves-Medina. 2005. Larval development of *Symphurus atramentatus* (Cynoglossidae: Pleuronectiformes) from the Gulf of California. *Zootaxa*, 1016: 1 - 14. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1016.1.1>
- Sanmartín I. 2010. Biogeografía. 457- 474, In: Vargas P. & R. Zardoya (Eds.). *El árbol de la vida: sistemática y evolución de los seres vivos*. Madrid, España.
- Serrato Díaz A., A. Cornejo Romero & O. Amilpa Castro. 2013. La biodiversidad y evolución en ambientes acuáticos analizadas con herramientas moleculares. *Hidrobiológica*, 23(3):275-286
- Shanks A. L. 2020. Mechanisms of Cross-Shelf Dispersal of Larval Invertebrates and Fish. 324-367, In: McEdward L. (Ed). *Ecology of marine inver-*

- tebrate larvae*. CRC Press. Boca Raton USA. <https://doi.org/10.1201/9780138758950-10>
- Smith K. A. 2000. Active and passive dispersal of *Centroberyx affinis* (Berycidae) and *Gonorynchus greyi* (Gonorynchidae) larvae on the Sydney shelf. *Mar. Freshwater Res.*, 51 (3): 229-234. <https://doi.org/10.1071/MF99101>
- Smith K. F. & J. H. Brown. 2002. Patterns of diversity, depth range and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Global Ecol. Biogeogr.*, 11 (4): 313-322. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2002.00286.x>
- Sponaugle S., K. Grorud-Colvert & D. Pinkard. 2006. Temperature-mediated variation in early life-history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma bifasciatum* in the Florida Keys. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 308: 1-15. <https://doi.org/10.3354/meps308001>
- Springer V. G. 1982. *Pacific plate biogeography, with special reference to shore fishes*. Smithsonian Institution Press. Washington, USA, 182 p. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.367>
- Sutton T. T., M. R. Clark, D. C. Dunn, P. N. Halpin, A. D. Rogers, J. Guinotte & R. L. Haedrich. 2017. A global biogeographic classification of the mesopelagic zone. *Deep-Sea Res. Pt. I*, 126, 85-102. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.05.006>
- Sutton T. T., P. H. Wiebe, L. Madin & A. Bucklin. 2010. Diversity and community structure of pelagic fishes to 5000 m depth in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res. Pt. II*, 57(24-26), 2220-2233. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.09.024>
- Swearer S. E., J. E. Caselle, D. W. Lea & R. R. Warner. 1999. Larval retention and recruitment in an island population of a coral reef fish. *Nature*, 402: 799-802. <https://doi.org/10.1038/45533>
- Thorrold S. R., C. Latkoczy, P. K. Swart & C. M. Jones. 2001. Natal homing in a marine fish metapopulation. *Science*, 291: 297-299. <https://doi.org/10.1126/science.291.5502.297>
- Thresher R. E. 1991. Geographic variability in the ecology of coral reef fishes: evidence, evolution and possible implications. 401-435, *In*: Sale, P.F. (Ed). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press. San Diego, USA. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-092551-6.50020-9>
- Tornabene L., S. Valdez, M. Erdmann & F. Pezold. 2015. Support for a 'Center of Origin In the Coral Triangle: cryptic diversity, recent speciation, and local endemism in a diverse lineage of reef fishes (Gobiidae: Eviota). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 82: 200-210. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.09.012>
- Van der Spoel S. & Pierrot-Bults. 1979. Zoogeography of the Pacific ocean. 293-327, *In*: Spoel V. D. & A.C. Pierrot-Bults (Eds). *Zoogeography and diversity of plankton*. Halsted Press. New York, USA
- Vermeij G. J. 1986. Survival during biotic crises: The properties and evolutionary significance of refuges. 231-246, *In*: Elliott, D.K. (Ed). *Dynamics of extinction*. Wiley Interscience. Hoboken, USA,
- Victor B. C. 1991. Settlement strategies and biogeography of reef fishes. 231-259, *In*: Sale, P.F. (Ed). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press. San Diego, USA. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-092551-6.50014-3>
- Wellington G. M. & B. C. Victor. 1989. Planktonic larval duration of one hundred species of Pacific and Atlantic damselfishes (Pomacentridae). *Mar. Biol.*, 101: 555-567. <https://doi.org/10.1007/BF00541659>
- Westerberg H., M. J. Miller, K. Wysujack, L. Marohn, M. Freese, J. D. Pohlmann, S. Watanabe, K. Tsukamoto & R. Hanel. 2018. Larval abundance across the European eel spawning area: an analysis of recent and historic data. *Fish Fisheries*, 19(5), 890-902. <https://doi.org/10.1111/faf.12298>
- White B. N. 1994. Vicariance biogeography of the open-ocean Pacific. *Progr. Oceanogr.*, 34 (2): 257-284. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(94\)90012-4](https://doi.org/10.1016/0079-6611(94)90012-4)
- Wicander R. & J. S. Monroe. 2016. *Historical geology*. Nelson Education. Canada, 448 p.
- Wiens J. J. & M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology, and species richness. *Trends Ecol. Evol.*, 19 (12): 639-644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>
- Woolley S. N., D. P. Tittensor, P. K. Dunstan, G. Guillera-Aroita, J. J. Lahoz-Monfort, B. A. Wintle & T. D. O'Hara. 2016. Deep-sea diversity patterns are shaped by energy availability. *Nature*, 533(7603), 393. <https://doi.org/10.1038/nature17937>
- Wootton R. J. 2012. *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall. New York, 403 p.
- Wright P. J., T. Régnier, F. M. Gibb, J. Augley & S. Devalla, 2018. Assessing the role of ontogenetic movement in maintaining population structure in fish using otolith microchemistry. *Ecol. Evol.*, 8(16), 7907-7920. <https://doi.org/10.1002/ece3.4186>

- Wyatt T., D. H. Cushing & S. Junquera. 1991. Stock distinctions and evolution of European sardine. 229-237, *In*: Kawasaki, T., S. Tanaka, Y. Toba & T. Taniguchi (Eds.). *Long term variability of pelagic fish populations and their environment*. Pergamon Press. Oxford, UK.
- Zambonino-Infante, J. L., E. Gisbert, C. Sarasquete, I. Navarro, J. Gutiérrez & C.L. Cahu. 2008. Ontogeny and physiology of the digestive system of marine fish larvae. 281-348, *In*: Cyrino, J. E. P., D. P. Bureau & B. G. Kapoor (Eds.). *Feeding and digestive functions of fishes*. Science Publishers. Enfield, USA. <https://doi.org/10.1201/b10749-8>
- Zhao J., Y. Li, & F. Wang. 2016. Seasonal variation of the surface North Equatorial Countercurrent (NECC) in the western Pacific Ocean. *Chinese J. Ocean. Limnol.*, 1-15. <https://doi.org/10.1007/s00343-016-5119-9>
- Zurbrigg, R. E. & W. B. Scott. 1972. Evidence of expatriate populations of the lanternfish *Myctophum punctatum* in the northwest Atlantic. *J. Fish. Res. Board Can.*, 29 (12): 1679-1683. <https://doi.org/10.1139/f72-267>

Copyright (c) 2020 Aceves-Medina, Gerardo, Inda Díaz, Emilio, Hernández Almeida, Oscar Ubisha & Álvarez-Ramírez, Indra María



Este texto está protegido por una licencia [Creative Commons 4.0](#).

Usted es libre para Compartir —copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato- y Adaptar el documento- remezclar, transformar y crear a partir del material— para cualquier propósito, incluso para fines comerciales, siempre que cumpla la condición de:

Atribución: Usted debe dar crédito a la obra original de manera adecuada, proporcionar un enlace a la licencia, e indicar si se han realizado cambios. Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que tiene el apoyo del licenciente o lo recibe por el uso que hace de la obra.

[Resumen de licencia](#) - [Texto completo de la licencia](#)