

Filogenia y modelado de nicho ecológico del Delfín del Río Amazonas o Boto *Inia geoffrensi*.

Fabiola A. May,^{*,a} y Armando Méndez Rodríguez ^a

^aUniversidad Latina de Costa Rica, San José, Costa Rica.

Enviado: 22/01/2018 | **Revisión de Pares:** 02/02/2018 | **Aceptado:** 19/09/2018 | **Publicado:** 10/11/2018

Resumen

Pese a que los delfines rosados son mamíferos acuáticos, variables ambientales atmosféricas asociadas a las cuencas de los ríos que habitan, así como la precipitación y la temperatura, son determinantes en su ecología, porque afectan directamente su ocurrencia en un área determinada. Se reconocen tres especies *I. g. geoffrensi*, *I. g. boliviensis*. En este trabajo, a través de herramientas de modelamiento de nicho, se pretende llenar vacíos de información en cuanto al potencial del nicho de la especie. En relación con su filogenia, se espera reforzar los estudios que sugieren la separación de las especies *Inia geoffrensi* e *Inia boliviensis*. Las fuentes de datos ambientales (capas bioclimáticas actuales y a futuro 2050) se obtuvieron de WorldClim, las de las muestras de The IUCN Red List of Threatened Species y Global Biodiversity Information Facility (GBIF). La resolución espacial de todas las variables ambientales fue de 30 segundos de arco, mediante el programa Maxent. Los datos de nucleótidos de la información de los genomas mitocondrial Citocromo oxidasa I (COI) y Citocromo b (cytb) de los organismos en estudio con su respectiva secuencia, fueron extraídos en formato FASTA de la página de Internet National Center for Biotechnology Information (NCBI). Las secuencias de nucleótidos fueron alineadas por medio del programa digital Mesquite versión 3.2 y se les aplicó la prueba de parsimonia y la de máxima similitud, después de esto se le aplicó el Bootstrap y el Jackknife a los datos de Mesquite. Los resultados más destacados fueron que va a aumentar la probabilidad de nicho de las especies, y las especies más emparentadas según el COI son *I. boliviensis* e *I. araguaeensis* y, según el cytb, son *I. boliviensis* e *I. geoffrensi*.

Abstract

Although pink dolphins are aquatic mammals, atmospheric environmental variables associated with the river basins they inhabit, as well as precipitation and temperature, are determining factors in their ecology, because they directly affect their occurrence in a given area. Three species are recognized *I. g. geoffrensi*, *I. g. boliviensis*. In this work, through niche modeling tools, it is intended to fill gaps in information regarding the potential of the niche of the species. In relation to its phylogeny, it is expected to reinforce the studies that suggest the separation of the species *Inia geoffrensi* and *Inia boliviensis*. Sources of environmental data (current and future 2050 bioclimatic layers) were obtained from WorldClim, from the samples of The IUCN Red List of Threatened Species and the Global Biodiversity Information Facility (GBIF). The spatial resolution of all environmental variables was 30 seconds of arc, using the Maxent program. The nucleotide data of the mitochondrial cytochrome oxidase I (COI) and cytochrome b (cytb) genomes of the organisms under study with their respective sequence were extracted in FASTA format from the National Center for Biotechnology Information (NCBI) website.). The nucleotide sequences were aligned through the digital program Mesquite version 3.2 and the parsimony and maximum similarity test were applied, after which the Bootstrap and the Jackknife

*Correspondencia con el autor amendezr95@gmail.com

were applied to the Mesquite data. The most outstanding results were that it will increase the niche probability of the species, and the most closely related species according to the IOC are *I. boliviensis* and *I. araguaeensis* and, according to the cytb, they are *I. boliviensis* and *I. geoffrensi*.

1. Introducción

Inia geoffrensis (boto) se encuentra en las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco y sus principales afluentes en Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Su distribución cubre aproximadamente 7 millones de kilómetros cuadrados y está limitada principalmente por aguas marinas, rápidos intransitables, cascadas y partes excesivamente superficiales de los ríos. La distribución actual de esta especie no parece diferir significativamente de su distribución estimada en el pasado. (Best and da Silva, 1993)

Dentro de los mencionados sistemas fluviales, los botos se localizan en casi todos los tipos de microhábitats, incluyendo a los ríos principales, pequeños canales, bocas de ríos, lagos, zonas debajo de cascadas y rápidos. (da Silva, 2002)

La especie *Inia geoffrensis* es una de las más grande de los delfines del río. Los machos alcanzan una longitud promedio de 2.32 m y una masa promedio de 154 kg, las hembras son más pequeñas y alcanzan un promedio de longitud de 2,00 m y una masa promedio de 100 kg. Dicha diferencia de tamaño marca a esta especie como uno de los cetáceos más sexualmente dimórficos y al tener machos mayores lo hace único entre los delfines de río, donde las hembras son generalmente el sexo más grande (Best and da Silva, 1993; da Silva, 2002; Martin and da Silva, 2006).

Suele ser una especie solitaria y rara vez se ve en grupos, de no más de tres individuos. Cabe destacar que los pares suelen ser madres junto con sus crías. Sin embargo, las agregaciones sueltas asociadas con la alimentación o el apareamiento ocurren periódicamente (Best y da Silva, 1989; Best y da Silva, 1993; Caldwell et al., 1989; da Silva, 2002).

La especie fue descrita por Henri Marie Ducrotay de Blainville en 1817. Originalmente, el delfín del río Amazonas pertenecía a la superfamilia Platanistoidea, que constituía todos los delfines de río, convirtiéndolos en un grupo parafilético (The Paleobiology database. "Superfamilia Platanistoidea"). Hoy en día, sin embargo, el delfín del río Amazonas ha sido reclasificado en la super familia Iniidae (Wilson & Don, 2005). No hay consenso sobre cuándo y cómo penetraron en la cuenca amazónica; se dice que pudieron haberlo hecho durante el Mioceno desde el Océano Pacífico, antes de la formación de los Andes, o desde el Océano Atlántico (Hamilton et al., 2001).

Se reconocen tres subespecies (Rice, 1998) *I. g. geoffrensis* (delfín del río Araguaia), *I. g. boliviensis* (delfín de los ríos bolivianos) e *I. g. humboldtiana* (delfín del río Orinoco) (Wilson & Don, 2005). Sin embargo, basándose en la morfología del cráneo en 1994, se propuso que *I. g. boliviensis* era una especie diferente (Martínez-Agüero et al., 2006).

En 2002, tras el análisis de muestras de ADN mitocondrial de la cuenca del Orinoco, el río Putumayo (afluente del Amazonas) y los ríos Tijamuchi e Ipurupuru, los genetistas propusieron que el género *Inia* se dividiera en al menos dos linajes evolutivos: uno restringido al río Cuencas de Bolivia y la otra ampliamente distribuida en el Orinoco y el Amazonas (Banguera-Hinestroza et al., 2002).

El objetivo de la presente investigación es conocer el efecto que van a tener las variables ambientales en el nicho de la especie, ya que los estudios acerca de su cobertura son escasos, y de esta manera se puede obtener una idea del comportamiento a futuro de la especie. En cuanto a la parte de filogenia el objetivo es igualmente llenar vacíos de información acerca de esta especie, ya que en mucha literatura aún se considera *I. boliviensis* como una subespecie de *I. geoffrensis* incluyendo la IUCN (R.R. Reeves et al., 2011).

Sin embargo, en 2012 la Society for Marine Mammalogy (Committee on Taxonomy, 2012. List of marine mammal species and subspecies. Society for Marine Mammalogy, www.marinemammalscience.org) comenzó a considerar la subespecie boliviana (*Inia geoffrensis boliviensis*) y amazónica (*Inia geoffrensis geoffrensis*) como especies completas *Inia boliviensis* e *Inia geoffrensis*.

Un estudio reciente de las secuencias de ADN mitocondrial dio un tiempo estimado de divergencia de *I. geoffrensis geoffrensis* de 2,9 millones de años, lo que refuerza el argumento para el estatus de especie por separado e identifica una tercera especie en la cuenca Araguaia-Tocantins, que es la especie es *Inia araguaiaensis* (Hrbek, Tomas et al., 2014). Con este análisis de dos partes del ADN mitocondrial se puede reforzarse la separación de las especies.

2. Métodos

2.1 Fuentes de datos ambientales

El conjunto de datos de las variables ambientales se compone de variables bioclimáticas que han sido ampliamente utilizadas en el modelado de nichos ecológicos de sistemas de agua dulce (Igushi et al., 2004, McNyset 2005, Zambrano et al., 2006). Estas variables representan las tendencias anuales (temperatura media anual y precipitación anual), la estacionalidad (rango anual de temperatura y precipitación) y factores ambientales extremos o limitantes (temperatura de los meses más fríos y cálidos y precipitación de los húmedos y cuartos secos) y se obtuvieron de WorldClim (Hijmans et al., 2005, <http://www.Worldclim.org>).

2.2 Fuentes de datos de muestra

Se obtuvieron datos de ocurrencia georreferenciada para el boto del amazonas de diversas fuentes, incluyendo registros de ejemplares de museos, bases de datos de biodiversidad como The IUCN Red List of Threatened Species (<http://www.iucnredlist.org>) y Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <http://www.gbif.org>).

2.3 Construcción del modelo

Maxent utiliza registros de ocurrencias (que representan la presencia de especies) y un conjunto de registros de antecedentes para predecir la distribución potencial de una especie. Esto requiere la definición de la región a partir de la cual se dibujan los registros de antecedentes que pueden influir en el desempeño del modelo (van der Wal et al 2009, Anderson y Raza, 2010).

Se desarrolló el modelo de nicho para evaluar el efecto de: (1) el número y el tipo de variables ambientales que más afectan en los rangos de la especie proyectados y (2) si existe o no evidencia que sugiera una reducción o cambio de nicho. La resolución espacial de todas las variables ambientales fue de 30 segundos de arco.

2.4 Fuentes de datos de genes Citocromo oxidasa I (COI) & Citocromo b (cytb)

Los datos de nucleótidos de la información de los genomas mitocondrial Citocromo oxidasa I (COI) y Citocromo b (cytb) de los organismos en estudio con su respectiva secuencia, fueron extraídas en formato FASTA de la página de Internet National Center for Biotechnology Information (NCBI) www.ncbi.nlm.nih.gov.

2.5 Alineamiento

Las secuencias de nucleótidos fueron alineadas por medio del programa digital Mesquite versión 3.2. Se utilizó la especie *Monodon monoceros* como outgroup.

2.6 Árbol filogenético y trazado de caracteres

Los datos obtenidos de Mesquite se exportan como archivos simplified NEXUS al programa digital PAUP* 4.0 (Swofford, 1997) donde se les aplicó la prueba de parsimonia y la de máxima similitud, después de esto se le aplicó el Bootstrap y el Jackknife.

Los árboles finales se editaron en Mesquite versión 3.2 y se trazaron los caracteres (presencia/ausencia de cresta dorsal & vértebras del cuello articuladas/no fusionadas).

3. Resultados

3.1 Modelado de nicho

El nicho no se expande ni se mueve, lo que sugiere es que las condiciones bioclimáticas para el 2050 van a ser óptimas para que aumente la probabilidad de nicho en la región. Las variables que juegan el papel más importante en la probabilidad del nicho según Maxent son las variables Bio1 (temperatura anual) y Bio 11 (temperatura del cuatrimestre más frío).

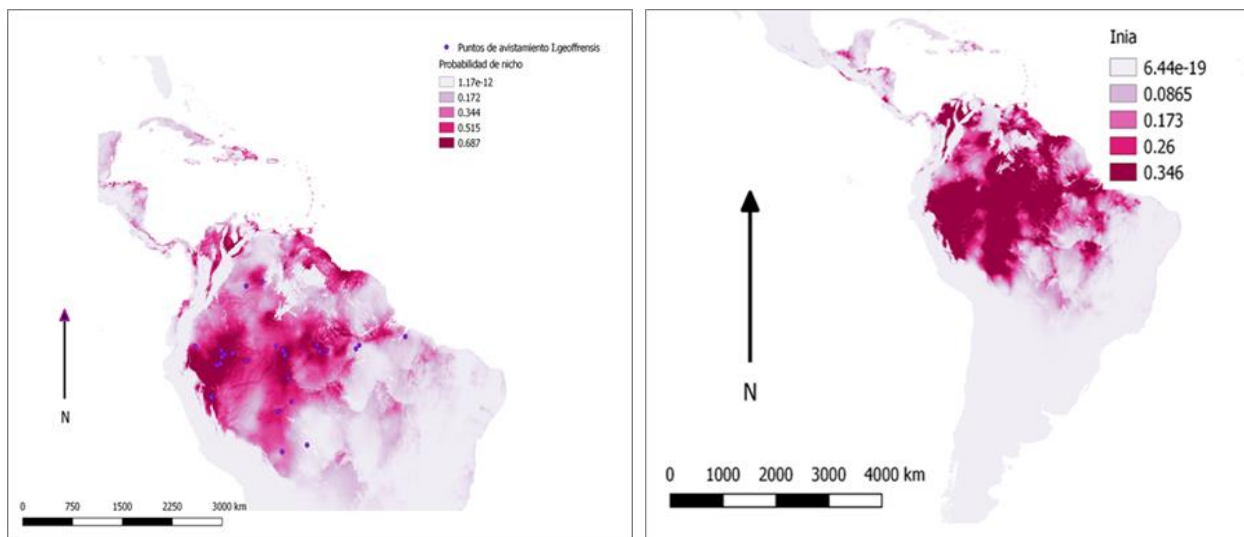


Figura 1. Probabilidad de nicho actual según las variables bioclimáticas de *Inia geoffrensis*.

Figura 2. Probabilidad de nicho a futuro (2050) según las variables bioclimáticas de *Inia geoffrensis*.

3.2 Relaciones filogenéticas

3.2.1 Citocromo oxidasa I (COI). Las especies más relacionadas según las secuencias de este gen son *I. araguaensis* e *I. boliviensis*.

3.2.2 Citocromo b (CYTB). Las especies más relacionadas según las secuencias de este gen son *I. geoffrensis* e *I. boliviensis*.

3.2.3 Trazo de caracteres. En cuanto al trazo de caracteres, todos los miembros del género *Inia* poseen las mismas características, tanto las vértebras del cuello no fusionadas y la presencia de cresta dorsal (*Figuras 5 y 6*).

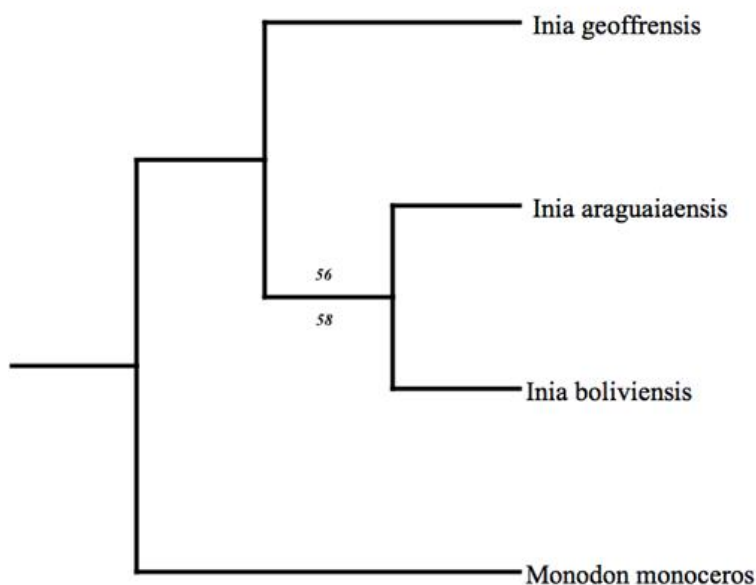


Figura 3. Relaciones filogenéticas del género según el gen mitocondrial COI (Boostrap 56, Jacknife 58)

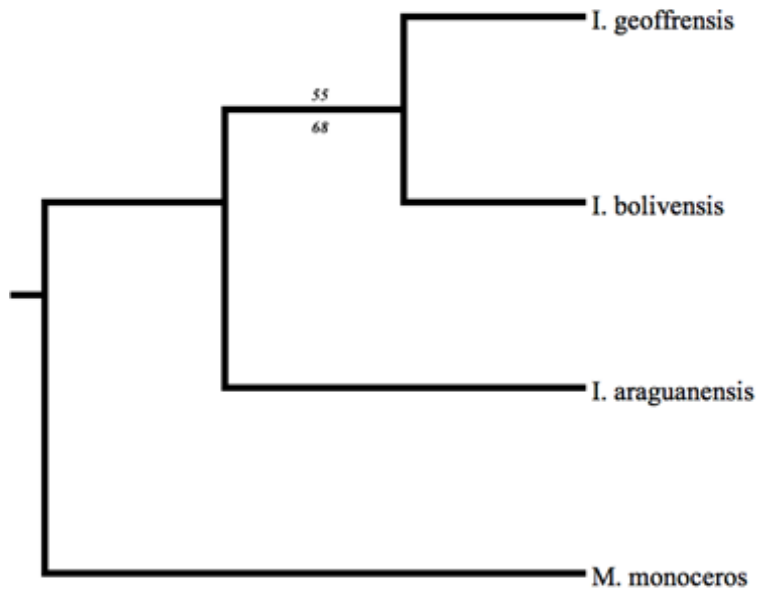


Figura 4. Relaciones filogenéticas del género *Inia* según el gen mitocondrial CYTB (Boostrap 55, Jackknife 68)

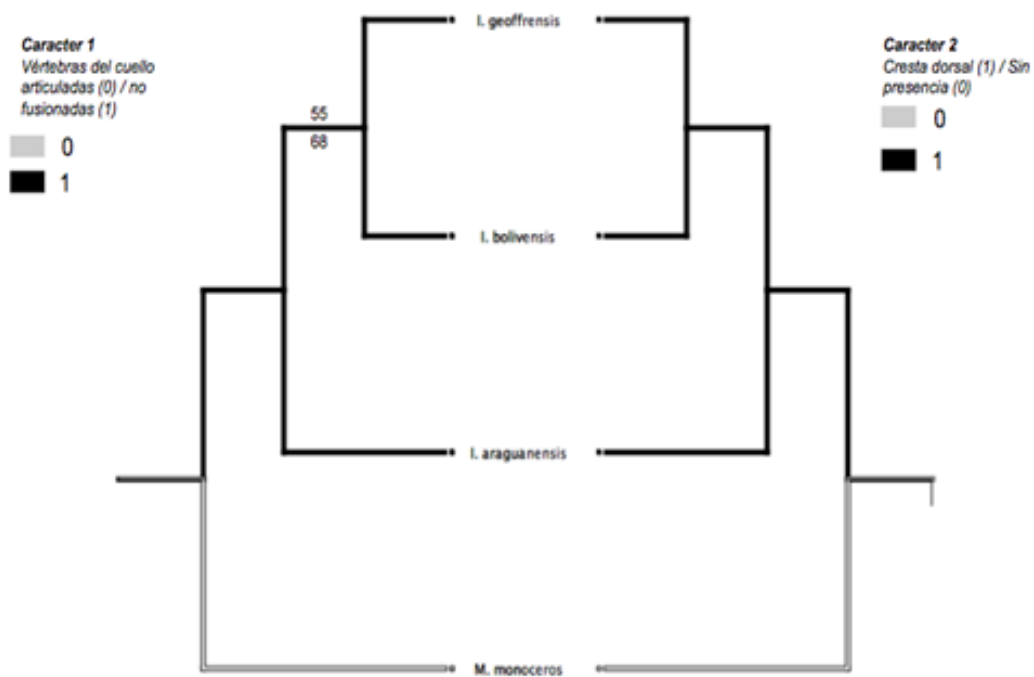


Figura 5. Trazo de caracteres en el género *Inia* según el COI (Pasos: 1)

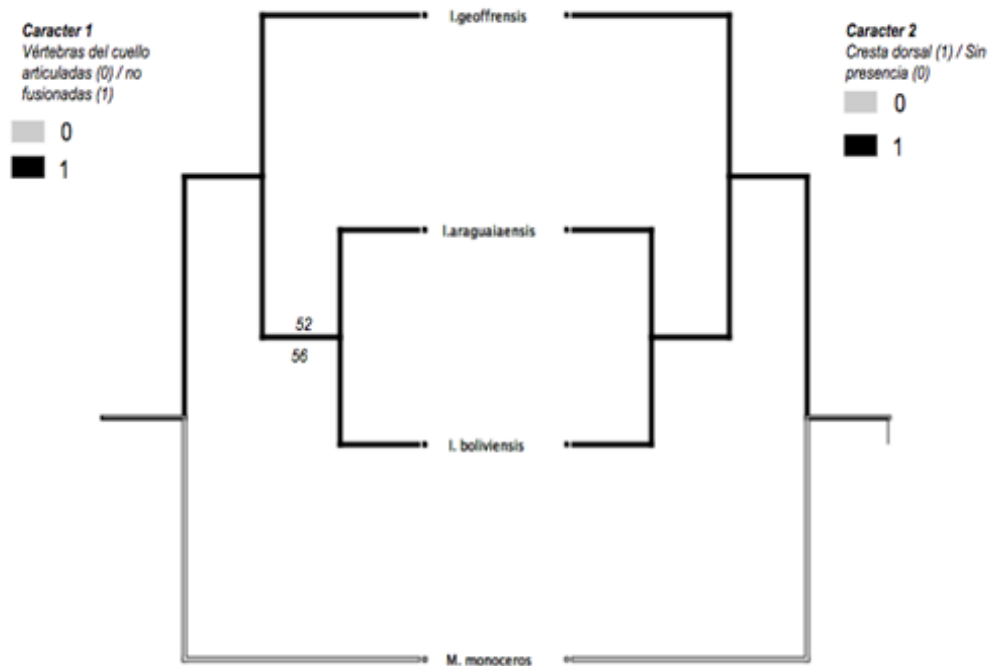


Figura 6. Trazo de caracteres en el género *Inia* según el CYTB (Pasos: 1)

4. Discusión

4.1. Modelamiento de nicho

Las variables bioclimáticas que más afectan en la probabilidad de nicho son temperatura anual y temperatura del cuatrimestre más largo del año, esto tiene sentido, ya que es especie de clima tropical (Martin and da Silva 2004) y que las temperaturas tiendan a subir o mantenerse va a favorecer la probabilidad de nicho de la especie.

Contrario a lo que se puede pensar, la estacionalidad no fue una de las variables importantes en la probabilidad de nicho, esto a pesar de que el ciclo del nivel de agua ejerce la mayor influencia en el uso del hábitat para estos delfines durante diferentes periodos del año (Martin and da Silva, 2004).

Puede que no sea un factor bioclimático importante debido a que la especie posee diferentes adaptaciones en los meses más secos y los más lluviosos del año. Por ejemplo durante la estación seca, *Inia geoffrensis* es más abundante en los canales principales del río debido a que los canales secundarios de agua son más pequeños y tienen poca profundidad; además de que sus presas se concentran a lo largo de los márgenes de estos ríos.

Caso contrario ocurre durante la estación húmeda, donde los botes pueden navegar fácilmente en canales secundarios, incluyendo planicies de inundación de río y bosques inundados; además de que sus presas se dispersan durante dicha estación (Martin and da Silva, 2004).

Hay que recordar que la probabilidad de nicho no solo es definida por variables climáticas, pues se deben considerar otros factores como la contaminación que se está dando en diferentes países afluentes de la cuenca del Amazonas por pesticidas agrícolas y químicos tóxicos, como DDT, cloro, fósforo, entre otros (Trujillo, 1992). Otro factor es la caza en Perú, Colombia y Brasil, que se presenta como una de las principales causas de mortalidad del Inia, debido a que individuos mueren atrapados entre redes de pescadores (Aliaga- Rossel, 2002).

Otra actividad que afecta al género es el incremento del tráfico de embarcaciones en los ríos, asociados con la construcción de nuevas carreteras, según Pillieri & Gihl (1977); estos navíos con motores fuera de borda son una amenaza real para los delfines, ya que no sólo ocasionan contaminación acústica, sino que hieren con las hélices a los delfines y provocan la muerte por colisión.

4.2 Relaciones filogenéticas según el gen COI

Por otro lado, que las especies más relacionadas según este gen sean *I. boliviensis* e *I. araguaensis*, es bastante interesante, pues podría sugerir que las especies más asociadas sean *I. geoffrensis* con *I. boliviensis* que, por mucho tiempo se pensó que era la misma especie y en algunos sitios aún se considera de esta manera (R.R. Reeves et al., 2011).

Además, se estima que ambas especies divergieron de *I. geoffrensis* hace 2.9 (*I. boliviensis*) y 2.08 (*I. araguaensis*) millones de años, respectivamente (Hrbek, Tomas et al, 2014) y desde ese entonces las especies se encuentran completamente aisladas, a diferencia de estas con la especie *I. geoffrensis*.

4.3 Relaciones filogenéticas según el gen CYTB

La evaluación de este gen dio un resultado completamente diferente e inesperado, por cuanto y según el estudio que identificó la especie *I. araguaensis* (Hrbek, Tomas et al., 2014), esta especie es la más cercana a *I. geoffrensis*, según el *cytb*, y este estudio lo contradice apuntando que las especies más relacionadas son *I. geoffrensis* e *I. boliviensis*; lo cual puede tener sentido debido a que estas tienen mayor probabilidad de encuentro (aunque baja debido a los rápidos).

4.4 Caracteres

En cuanto a los caracteres mostrados, no se vio que existiera alguna diferencia entre las especies, esto porque se asume que todos presentaban la característica *I. geoffrensis*, y no se encontró literatura que describiera lo contrario.

No se trazaron otros caracteres distintivos debido a que las especies *I. araguaensis* y *I. boliviensis* no han sido ampliamente estudiadas en áreas de ecología, comportamiento, reproducción ni fisiología; estos estudios podrían rastrear diferencias evolutivas entre las especies debido al aislamiento.

Referencias:

- Aliaga-Rossel, E. 2002. Distribution and abundance of the pink river dolphin, bufeo (*Inia geoffrensis*) in the Tijamuchi river, Beni-Bolivia. *Aquatic mammals* 28(3): 312-323.
- Anderson RP, Raza A (2010) The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *J Biogeogr* 37:1378–1393
- Best, R., V. da Silva. 1989. Biology, Status and Conservation of *Inia geoffrensis* in the Amazon and Orinoco River Basins. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), Species Survival Commission, Occasional Paper 3: 22-34.
- Best, R., V. da Silva. 1993. *Inia geoffrensis*. *Mammalian Species*, 426: 1-8.
- Caldwell, M., D. Caldwell, R. Brill. 1989. *Inia geoffrensis* in Captivity in the United States. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), Species Survival Commission, Occasional Paper 3: 35-41.
- Committee on Taxonomy. 2012. List of marine mammal species and subspecies.
- Society for Marine Mammalogy, www.marinemammalscience.org
- Da Silva, V. 2002. Amazon River Dolphin. Pp. 18-20 in W Perrin, B Würsig, J Thewissen, eds. *Encyclopedia of Marine Mammals*. San Diego: Academic Press.
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <http://www.gbif.org>).
- Hamilton, H., Caballero, S., Collins, A. G., & Brownell, R. L. (2001). Evolution of river dolphins. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1466), 549-556.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25:1965–1978
- Hrbek, T., da Silva, V. M. F., Dutra, N., Gravena, W., Martin, A. R., & Farias, I. P. (2014). A new species of river dolphin from Brazil or: how little do we know our biodiversity. *PLoS one*, 9(1), e83623.
- Igushi K, Matsuura K, McNyset KM, Peterson AT, Scachetti- Pereira R, Powers K, Vieglais D, Wiley EO, Yodo T (2004) Predicting invasion of basses in Japan. *Trans Am Fish Soc* 133:845–854.
- Internet National Center for Biotechnology Information (NCBI) www.ncbi.nlm.nih.gov.
- Maddison, D. R., Swofford, D. L., & Maddison, W. P. (1997). NEXUS: an extensible file format for systematic information. *Systematic biology*, 46(4), 590-621.
- Martin, A., V. da Silva. 2004. River dolphins and flooded forest: seasonal habitat use and sexual segregation of botos (*Inia geoffrensis*) in an extreme cetacean environment. *Journal of the Zoological Society of London*, 263: 295-305.
-

- Martin, A., V. da Silva. 2006. Sexual dimorphism and body scarring in the boto (Amazon River dolphin) *Inia geoffrensis*. *Marine Mammal Science*, 22: 25-33.
- Martínez-Agüero, M., Flores-Ramírez, S., &
- Ruiz-García, M. (2006). First report of major histocompatibility complex class II loci from the Amazon pink river dolphin (genus *Inia*). *Genetics and Molecular Research*, 5(3), 421-431.
- Molecular identification of evolutionarily significant units in the Amazon River dolphin *Inia* sp. (Cetacea: Iniidae). *Journal of Heredity*, 93(5), 312-322.
- Pillieri, G. & M. Gihl. 1977. Observations on the Bolivian (*Inia geoffrensis* Orbigny, 1834) and the Amazonian *Bufeo* (*Inia geoffrensis* de Blainville, 1817) with description of a new subspecies (*I. geoffrensis humboldtiana*). *Inv. Cetacea* 8:11-76.
- R.R. Reeves; T.A. Jefferson; L. Karczmarski; K. Laidre; G. O'Corry-Crowe; L. Rojas-Bracho; E.R. Secchi; E. Sooten; B.D. Smith; J.Y. Wang & K. Zhou (2011). "*Inia geoffrensis*". IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources.
- Rice, D. W. (1998). *Marine mammals of the world: systematics and distribution* (No. 4). Society for Marine Mammalogy.
- The IUCN Red List of Threatened Species (<http://www.iucnredlist.org>).
- Trujillo, F. 1992. Aspectos ecológicos y etológicos de los delfines *Inia geoffrensis* y *Sotalia fluviatilis* en la Amazonía Colombiana. Tesis para Biólogo Marino. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Colombia.
- Van Der Wal J, Shoo LP, Graham C, Williams SE (2009) Selecting pseudo-absence data for presence-only distribution modeling: how far should you stray from what you know? *Ecol Model* 220:589–594
- Wilson, D. E., & Reeder, D. M. (Eds.). (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. JHU Press.
- Zengeya, T. A., Robertson, M. P., Booth, A. J., & Chimimba, C. T. (2013). Ecological niche modeling of the invasive potential of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* in African river systems: concerns and implications for the conservation of indigenous congeners. *Biological Invasions*, 15(7), 1507-1521.