



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

UNIDAD IZTAPALAPA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

Posgrado en Biología

T E S I S:

**“Filogeografía de *Gracilaria flabelliformis* (Gracilariaceae, Rhodophyta)
en las costas del Golfo de México y Caribe mexicano”**

P R E S E N T A

ESTEFANY CUEVAS SANCHEZ

Matricula: 2223803827

estefany.cuevas.sanchez@gmail.com

PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRA EN BIOLOGÍA

CO-DIRECTORES

Dra. María Luisa Núñez Resendiz

Dr. Kurt Martin Dreckmann Estay

ASESOR

M. en B. Oscar Eduardo Hernández Cervantes

JURADO

Presidenta: M. en C. María Eugenia Zamudio Resendiz

Secretario: Mtro. Alexis de Jesús Escarcega Bata

Vocal: Dra. Martha Isabel Vilchis Alfaro

Vocal: Mtro. Oscar Eduardo Hernández Cervantes

Iztapalapa, Ciudad de México

23 de Octubre 2024

“La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana, pertenece al Sistema Nacional de Posgrados (SNP) de CONAHCYT”

El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Cuevas Sánchez Estefany

El día 23 de Octubre del año 2024

Comité Tutorial y Jurado

Co-director: Dra. María Luisa Núñez Resendiz



Co-director: Dr. Kurt M. Dreckmann Estay



Asesor: M. en B. Oscar Eduardo Hernández Cervantes




Presidente: M. en C. María Eugenia Zamudio Resendiz



Secretario: M. en C. Alexis de Jesús Escárcega Bata



Vocal: Dra. Martha Isabel Vilchis Alfaro



Vocal: M. en B. Oscar Eduardo Hernández Cervantes



Declaración de originalidad

El (La) que suscribe CUEVAS SANCHEZ ESTEFANY , alumno (a) del posgrado MAESTRÍA EN BIOLOGÍA, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa y autor(a) de la tesis o idónea comunicación de resultados titulada: “Filogeografía de *Gracilaria flabelliformis* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas del Golfo de México y Caribe mexicano”.

Declaro que:

1. La tesis o idónea comunicación de resultados que presento ante el H. Jurado para lo obtención del grado de Maestra en Biología es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis o idónea comunicación de resultados no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autorial y fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de esta, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 23 de Octubre del 2024.

Atentamente



Cuevas Sánchez Estefany

Este documento debe ser firmado con tinta azul y debe anexarse copia en la tesis o idónea comunicación de resultados (tesina, reporte, etc.), el documento original será conservado por el Coordinador del Posgrado.

Dedico esta tesis a mi amado abuelo:

Alberto Cuevas Rico

Donde quiera que estes siempre te recordare con amor.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a la Universidad Autónoma Metropolitana unidad Iztapalapa por brindarme la oportunidad de realizar este proyecto de maestría, particularmente un agradecimiento a la Maestría en Biología.

De la misma manera, quiero expresar mi agradecimiento al CONAHCYT por el apoyo otorgado a través de la beca con numero de CVU: **1255557**, cuyo apoyo fue fundamental para el desarrollo de este proyecto de maestría.

Así mismo, agradezco profundamente el apoyo académico, logístico, humano y económico proporcionado por el Laboratorio de macroalgas marinas y salobres del departamento de Hidrobiología, bajo los proyectos del laboratorio: UAMI, CBS2023-2026: sesión 84.22-211222 y Secretaría de Educación Pública-PRODEP (UAMI-CA-117).

Con profunda estima y reconocimiento, extiendo mi más sincero agradecimiento a mis dos directores, la Dra. María Luisa Núñez Resendiz y el Dr. Kurt M. Dreckmann Estay. Por guiar este proyecto de tesis, por su dedicación y enriquecimiento en esta investigación, pero sobre por la confianza que me han otorgado durante estos dos años, su dirección llena de sabiduría y estímulo han sido fundamentales no solo para esta tesis, también en mi crecimiento como investigadora. No puedo expresar con palabras cuanto valoro su apoyo y orientación.

A mi asesor, el M. en B. Oscar E. Hernández Cervantes por su invaluable asesoramiento en la conformación de la tesis, pero sobre todo por su enseñanza en la parte del procesamiento de muestras en laboratorio (extracción, amplificación y purificación). Gracias por sus grandes tips, por su paciencia, por su ayuda en campo y por siempre estar al pendiente del desarrollo de esta tesis. Ha sido realmente un privilegio contar con su apoyo y que haya compartido conmigo sus bastos conocimientos. También agradezco sus consejos académicos, pero sobre los consejos personales en esos momentos de bloqueo, gracias por creer en mí.

Al Dr. Abel Sentfies, jefe del laboratorio de macroalgas marinas y salobres, le expreso mi más profunda gratitud por el invaluable apoyo brindado, el cual también fue fundamental en el desarrollo de esta tesis. Aprecio profundamente sus consejos, su disposición constante, y su atención en cada etapa del proyecto, así como su apoyo en las revisiones y en el trabajo de campo, también por creer en mí.

A mis compañeros del laboratorio de Macroalgas Marinas y Salobres por su invaluable apoyo y colaboración, trabajar codo a codo con ustedes ha sido una experiencia de aprendizaje enriquecedora y una fuente constante de inspiración: A Isa Vilchis por su apoyo y enseñanza en campo, así como compartir conmigo sus conocimientos; a Carlos Palma por su ayuda en el laboratorio de molecular, por sus consejos y apoyo en el análisis de datos; a Kar por su buena energía y siempre alegrar el día; a los Vos por sus ocurrencias; a Karen Ensenada por sus buenas pláticas; a Franco por ser un excelente compañero de maestría y laboratorio; y un especial agradecimiento a Anahí quien se convirtió en una gran amiga, gracias por siempre escucharme, apoyarme y aconsejarme.

A mi directora, la Dra. María Luisa Núñez Resendiz, un especial agradecimiento, por abrirme las puertas para entrar a ese laboratorio, creer en mí, en mi potencial y por siempre ser tan buena persona. Su confianza y ayuda son los pilares de esta tesis. Su mentoría ha dejado huella en mi carrera académica.

A mis incondicionales, con los que me reencontré en este camino de la maestría, Frida y Jovanny, tenemos tantas aventuras y recuerdos, gracias por siempre escucharme y estar ahí para mí, los llevo siempre en mi corazón.

A mi alma gemela Joshua por siempre darme luz, eres una pilar de mi vida, mi hermano por elección.

A mis queridos padres, Isabel Sánchez y Alfredo Cuevas, por su apoyo incondicional y motivación, por siempre estar al pie del cañón conmigo, todo esto se los debo a ustedes. Nunca me alcanzaran las palabras para decirles cuanto los amo y cuanto agradezco la persona que formaron en mí, todos mis logros son por y para ustedes.

A mis hermanos, Abis por ser un ejemplo para mí y siempre apoyarme, eres un maestro de vida para mí, en verdad gracias por todo tu cariño flaco y por esos momentos tan divertidos. Naye gracias por siempre ser mi apoyo emocional, por estar con un abrazo cuando me caigo y siempre al pendiente de mí, eres fortaleza. Los amo.

A Mimi, gracias por ser mi segunda madre, por siempre cuidarme y estar al pendiente cada que salía hacia la universidad, por tu amor incondicional y por siempre tener una sonrisa y un buen chiste, te amo ma.

A mi sobrino Bruno, por ser mi sol, porque cada día que llegaba cansada, un abrazo tuyo me alegraba el día, te amo hasta el cielo y las estrellitas.

A mi compañero de vida Alexis, eres pieza clave de todo esto, gracias por siempre estar para mí en las buenas y en las malas, por tus consejos, por tu amor, tus abrazos, por siempre cuidarme y por tu enorme apoyo en el desarrollo de esta tesis. Por tu fe inquebrantable en mí, eres mi soporte. Te amo por siempre.

Esta tesis va dedicada a mi abuelo Alberto (Wilis), ya no estas con nosotros, pero te llevo en mi corazón, fuiste un pilar en mí vida y te recuerdo con todo el amor del mundo. Se que tu sueño era vernos llegar lejos, lo estoy logrando abue. Te extraña y te ama por siempre tu flaca.

RESUMEN

Gracilaria flabelliformis es una especie ampliamente distribuida desde el sur de Florida hasta el norte de Brasil y, particularmente en el Atlántico mexicano, en las costas de Veracruz y la Península de Yucatán; en la actualidad, forma parte del complejo *G. mamillaris*, el cual incluye a cinco especies de *Gracilaria* planas morfológicamente muy similares entre sí y que presentan distribución simpátrica. Dada la superposición de caracteres entre ellas, su discriminación en campo ha resultado complicada, imposibilitando estimar el verdadero número de especies para el género presentes en la región. En este sentido, los estudios de diversidad genética han aportado evidencia sólida para esclarecer los diferentes procesos históricos implicados en la historia evolutiva de especies simpátricas, integrando a la Filogeografía para explicar el proceso microevolutivo y a la Sistemática Filogenética para explicar el proceso macroevolutivo, mediante evidencia combinada que permita resolver problemáticas taxonómicas como los complejos específicos. Bajo lo anterior, el presente estudio presenta un análisis filogeográfico de las poblaciones de *G. flabelliformis* a lo largo de su intervalo de distribución en el Atlántico mexicano. Para ello, se recolectaron 124 individuos de la especie en ocho poblaciones a lo largo de los estados de Veracruz, Campeche y Quintana Roo. No se encontraron poblaciones de la especie en los estados de Yucatán. Para el análisis filogeográfico, se obtuvieron secuencias moleculares con la región espaciadora de la RuBisCo, a partir de las cuales se construyó una red de parsimonia estadística y se calcularon diversos estadísticos en genética de poblaciones como índices de diversidad, análisis de AMOVA, SAMOVA y MistMatch. Se obtuvieron 10 haplotipos diferentes, siendo el haplotipo R1, el designado como el haplotipo ancestral tanto por el número de individuos como por el número de conexiones con otros haplotipos en la red. Asimismo, la distribución haplotípica reveló que R1 se encontró presente en todas las poblaciones muestreadas,

mientras que el resto se encontraron restringidos al estado de Veracruz. Por otra parte, la distribución haplotípica también reveló que Veracruz es un estado altamente heterogéneo, particularmente la región de Playa Mocambo-Costa de Oro, mientras que la región del Caribe mexicano es altamente homogénea, con un solo haplotipo (R1) en sus poblaciones. Los valores de distancia e índices calculados sustentaron dicha homogeneidad versus heterogeneidad entre Caribe mexicano y el Golfo de México, respectivamente. Adicionalmente, se obtuvieron secuencias de *rbcL* para cada haplotipo resultante, a fin de confirmar su identidad filogenética, el análisis filogenético reveló que los haplotipos corresponden con tres entidades filogenéticamente distintas, aunque ninguna del complejo: *G. isabellana* (haplotipo R4), afines con *G. damicornis* (haplotipos R2, R3, 39 y R10) y *G. flabelliformis* (haplotipos R1, R5, R6, R7). Los resultados obtenidos sugieren que existe un proceso geológico responsable del aislamiento de las poblaciones de tres especies de *G. flabelliformis* con distribución simpátrica en el Atlántico, responsable de su independencia taxonómica actual. No obstante, todos los análisis de diversidad genética obtenidos revelan que dicho proceso posiblemente es reciente, ya que las poblaciones de las tres especies se mantienen interconectadas, mientras que los marcadores conservados como *rbcL*, revelan que el aislamiento genético sustenta su independencia filogenética. Asimismo, *G. flabelliformis* (con 15 morfotipos) se encuentra en todo el Caribe mexicano y Golfo de México, mientras que las otras dos *G. isabellana* (con 3 morfotipo) y *G. damicornis* (con 4 morfotipos) son solo simpátricas en Veracruz, donde se han mantenido aisladas, sustentado el aislamiento entre Golfo de México y Caribe mexicano.

ABSTRACT

Gracilaria flabelliformis is a widely distributed species ranging from southern Florida to northern Brazil. In the Mexican Atlantic, it's particularly found along the coasts of Veracruz and the Yucatán Peninsula. Currently, it's considered part of the *G. mammillaris* complex, which encompasses five morphologically similar *Gracilaria* species that exhibit sympatric distribution. Due to the overlap of morphological traits among these species, field discrimination has been challenging, making it difficult to estimate the true number of species present in the region. In this context, genetic diversity studies have provided solid evidence to clarify the different historical processes involved in the evolutionary history of sympatric species, integrating phylogeography to explain the microevolutionary process and phylogenetic systematics to explain the macroevolutionary process. This combined evidence helps address taxonomic issues like species complexes. In this regard, the present study offers a phylogeographic analysis of *G. flabelliformis* populations across its distribution range in the Mexican Atlantic. A total of 124 individuals were collected from eight populations across Veracruz, Campeche, and Quintana Roo. No populations of the species were found in Yucatán. For the phylogeographic analysis, molecular sequences were obtained from the RuBisCo spacer region, from which a statistical parsimony network was constructed, and various population genetics statistics were calculated, including diversity indices, AMOVA, SAMOVA, and MistMatch analyses. Ten different haplotypes were obtained, with haplotype R1 designated as the ancestral haplotype due to its higher number of individuals and connections to other haplotypes in the network. The haplotypic distribution revealed that R1 was present in all the sampled populations, while the other haplotypes were restricted to Veracruz. Additionally, the haplotypic distribution showed that Veracruz is a highly heterogeneous state, particularly the Playa Mocambo-Costa de Oro region, while the

Mexican Caribbean region is highly homogeneous, with only a single haplotype (R1) in its populations. The calculated distance values and indices supported this homogeneity versus heterogeneity between the Mexican Caribbean and the Gulf of Mexico, respectively. Furthermore, *rbcL* sequences were obtained for each resulting haplotype to confirm their phylogenetic identity. The phylogenetic analysis revealed that the haplotypes corresponded to three phylogenetically distinct entities: *G. isabellana* (haplotype R4), related to *G. damicornis* (haplotypes R2, R3, 39, and R10), and *G. flabelliformis* (haplotypes R1, R5, R6, R7). The results suggest that a geological process is responsible for the isolation of populations from the three *G. flabelliformis* species with sympatric distributions in the Atlantic, which is responsible for their current taxonomic independence. However, all the obtained genetic diversity analyses reveal that this process is likely recent, as populations of all three species remain interconnected, while conserved markers like *rbcL* show that genetic isolation supports their phylogenetic independence. Furthermore, *G. flabelliformis* (with 15 morphotypes) is found throughout the Mexican Caribbean and Gulf of Mexico, while the other two species, *G. isabellana* (with 3 morphotypes) and *G. damicornis* (with 4 morphotypes), are only sympatric in Veracruz, where they have remained isolated, supporting the isolation between the Gulf of Mexico and the Mexican Caribbean.

INDICE

AGRADECIMIENTOS	6
RESUMEN	8
ABSTRACT	10
ÍNDICE DE FIGURAS	15
ÍNDICE DE TABLAS	18
ÍNDICE DE APÉNDICES	20
1. INTRODUCCIÓN	21
2. MARCO TEÓRICO	25
2.1 Fundamentos conceptuales	25
2.2 Conceptos relacionados con el estudio de diversidad genética	27
2.3 Marcadores moleculares.....	30
2.4 Marcadores empleados en Rhodophyta.....	32
2.5 Índices utilizados en el estudio de la filogeografía.....	33
2.5.1 Medidas de variación y diversidad genética.....	34
2.5.2 Medidas de diferenciación y estructura.....	34
2.5.3 Neutralidad selectiva e historia demográfica.....	37
3. ANTECEDENTES.....	39
3.1 Aspectos taxonómicos de <i>Gracilaria flabelliformis</i>	39
3.2 Morfología	40
3.3 Reproducción	41
3.4 Antecedentes taxonómicos de <i>Gracilaria</i>	44
3.5 El complejo <i>Gracilaria mamillaris</i>	46
3.6 Estudios mundiales de <i>Gracilaria</i> bajo enfoques filogeográficos.....	47
3.7 Estudios de macroalgas rojas en México bajo enfoques filogeográficos.	49
4. JUSTIFICACIÓN.....	51
5. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....	52
6. HIPÓTESIS.....	53

7.	OBJETIVOS.....	53
7.1	Objetivo general	53
7.2	Objetivos específicos	53
8.	MATERIAL Y MÉTODO	54
8.1	Características generales del Área de estudio.....	54
8.1.1	Oceanografía.....	58
8.1.2	Geología.....	60
8.2	Metodología de campo.....	62
8.3	Análisis molecular.....	64
8.3.1	Extracción de ADN	64
8.3.2	Amplificación vía PCR.....	64
8.3.3	Purificación y secuenciación	66
8.4	Análisis de datos	66
8.4.1	Análisis intraespecíficos de secuencias de ADN.....	66
8.4.1.1	Variación y diversidad genética.....	66
8.4.1.2	Análisis de haplotipos	67
8.4.1.3	Estructura y diferenciación genética.....	67
8.4.1.4	Pruebas de neutralidad e historia demográfica	68
8.4.1.5	Prueba de Mantel	68
8.4.2	Análisis interespecífico de secuencias de ADN	69
8.4.2.1	Análisis filogenético	69
8.4.2.2	Distancias genéticas.....	70
8.5	Análisis morfológico.....	70
9.	RESULTADOS.....	70
9.1	Análisis intraespecífico.....	70
9.1.1	Variación genética	70
9.1.2	Medidas de diversidad genética.....	71
9.1.3	Análisis de haplotipos.....	72
9.1.4	Distribución haplotípica	74
9.1.5	Medidas de diferenciación y estructura	76

9.1.5.1 Flujo genético	76
9.1.5.2 Análisis de varianza molecular (AMOVA)	77
9.1.5.3 Análisis de los valores de Φ_{PT} apareados.....	78
9.1.5.4 Análisis espacial de la varianza molecular (SAMOVA)	79
9.1.6 Pruebas de neutralidad selectiva e historia demográfica	81
9.1.7 Prueba de MANTEL.....	82
9.2 Análisis interespecífico.....	83
9.2.1 Análisis filogenéticos	83
9.2.2 Distancias genéticas.....	85
9.3 Morfología	87
10. DISCUSIÓN.....	91
10.1 Análisis de haplotipos y su distribución geográfica.....	91
10.2 Medidas de diversidad y flujo génico	95
10.3 Diferenciación genética y estructura	97
10.4 Neutralidad e historia demográfica	100
10.5 Aislamiento por distancia.....	101
10.6 Análisis filogenético y distancias genéticas	101
10.7 Morfología.....	106
11. CONCLUSIONES	108
12. PERSPECTIVAS	111
13. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	113
APÉNDICES	145

ÍNDICE DE FIGURAS

Página

Figura 1a. Representación esquemática de caracteres que definen a <i>Gracilaria</i> . A. Habito; B. Medula y corteza; C. Cistocarpo; D. Espermatangio tipo <i>Textorii</i> ; E. Tetraesporangio; F-G. Conceptáculos tipo <i>Verrucosa</i> aislados y <i>Verrucosa</i> confluentes; H. Conceptáculos tipo <i>Textorii</i> ; I. Conceptáculos tipo <i>Henriquesiana</i> (Modificada de Dreckmann, 2012).....	42
Figura 1b. Ciclo de vida del género <i>Gracilaria</i> (Palacios Giraldo, 2009).....	43
Figura 2. Provincias marinas (Lara-Lara <i>et al.</i> , 2008).....	56
Figura 3. Regiones oceanográficas de la zona económica exclusiva de México. PN: Pacífico norte, GC: Golfo de California, PT: Pacífico Tropical, GM: Golfo de México, CM: Caribe mexicano. (Wyrski, 1967; De la Lanza Espino, 1991).	57
Figura 4. Desplazamiento del bloque de la Península de Yucatán a través del tiempo (Vilchis <i>et al.</i> , 2018).....	61
Figura 5. Mapa de las localidades muestreadas en el Golfo de México y el Caribe mexicano. Los círculos de color naranja indican la ubicación geográfica de los sitios de colecta y los números corresponden a cada localidad: 1. Morro de la Mancha, Veracruz; 2. Playa Mocambo-Costa de Oro, Veracruz; 3. Puerto Real, Campeche; 4. Sabancuy, Campeche; 5. Bahía Tortugas, Campeche; 6. Sisal, Yucatán; 7. Progreso, Yucatán; 8. Playa Paraíso, Quintana Roo; 9. Playa Xcalacoco Quintana Roo; 10. Playa Mirador, Tulum Quintana Roo.....	62
Figura 6. Red de parsimonia estadística de <i>Gracilaria flabelliformis</i> . Las barras cruzadas representan el número de pasos mutacionales entre dos haplotipos. Las líneas representan conexiones parsimoniosas entre haplotipos con una probabilidad superior al 95%. n= número de secuencias que pertenecen a cada haplotipo.....	73

Figura 7. Distribución geográfica de los haplotipos de *Gracilaria flabelliformis*. El color del grafico circular en el mapa corresponde al utilizado en la red haplotipica. MM: Morro de la Mancha; PM: Playa Mocambo-Costa de Oro; PR: Puerto Real; SA: Sabancuy; BT: Bahía Tortugas; PP: Playa Paraíso; PX: Playa Xcalacoco; TU: Playa Mirador, Tulum.....**76**

Figura 8. Distribución Mismatch para la región espaciadora de la RuBisCo en *Gracilaria flabelliformis*. La distribución observada está representada por la línea punteada roja y la distribución esperada bajo un modelo de expansión repentina está representada por la línea verde.....**82**

Figura 9. Relación entre Φ_{PT} pareada y distancia geográficas de las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* con la región espaciadora de RuBisCo. Se detalla la ecuación de la recta y el valor de R^2**83**

Figura 10. Topología Bayesiana con datos de secuencias del gen *rbcL* para muestras de *Gracilaria flabelliformis*. En las ramas se indican los valores de PPB (probabilidad posterior bayesiana), los máximos valores de 1 se indican con un asterisco (*). Los números de acceso de GenBank se indican a un costado de cada especie. Las secuencias generadas se destacan en negritas, la clave de estas secuencias se conforma por el número de secuencia (1R), la clave de campo (TU3), seguido del número de haplotipo al que corresponde (1). Las especies de *Gracilariopsis* fueron definidas como grupo externo.....**84**

Figura 11. Morfotipos de *Gracilaria flabelliformis* en Veracruz: **A-H.** *G. flabelliformis* de Playa Mocambo-Costa de Oro (UAMIZ1524): **A.** Morfotipo 1. Escala de la barra = 2cm. **B.** Morfotipo 2. Escala de la barra = 2cm. **C.** Morfotipo 3. Escala de la barra = 1cm. **D.** Morfotipo 4. Escala de la barra = 2cm. **E.** Morfotipo 5. Escala de la barra = 2cm. **F.** Morfotipo 6. Escala de la barra = 2cm. **G.** Morfotipo 7. Escala de la barra = 2cm. **H.** Morfotipo 8. Escala de la barra = 0.5 cm. **I.** *Gracilaria flabelliformis*, morfotipo del Morro de la Mancha (UAMIZ1523). Escala de la barra = 0.5 cm.....**88**

Figura 12. Morfotipos de *Gracilaria flabelliformis* en Campeche: **A-C.** *G. flabelliformis* de Puerto Real (UAMIZ1525): **A-B.** Morfotipo 1, **C.** Morfotipo 2. **D-F.** *G. flabelliformis* de Sabancuy (UAMIZ1526): **D-E.** Morfotipo 1, **F.** Morfotipo 2. **G-I.** *G. flabelliformis* de Bahía Tortugas (UAMIZ1527): **G.** Morfotipo 1, **H.** Morfotipo 2, **I.** Morfotipo 3. Escala de la barra = 2cm.....**89**

Figura 13. Morfotipos de *Gracilaria flabelliformis* en Quintana Roo: **A-C.** *G. flabelliformis* de Playa Paraíso (UAMIZ1528): **A-B.** Morfotipo 1, **C.** Morfotipo 2. **D-F.** *G. flabelliformis* de Playa Xcalacoco (UAMIZ1529): **D-E.** Morfotipo 1, **F.** Morfotipo 2. **G-I.** *G. flabelliformis*, morfotipo de Playa Mirador, Tulum (UAMIZ1530). Escala de la barra = 2cm.....**90**

ÍNDICE DE TABLAS

Página

Tabla 1. Principales marcadores moleculares comúnmente empleados en estudios de filogenia, diversidad genética y/o filogeografía de especies de Gracilariales (Núñez Resendiz <i>et al.</i> , 2015).....	33
Tabla 2. Listado de localidades muestreadas en los estados del Golfo de México y Caribe mexicano. Para cada localidad se incluye la georreferencia, fecha de colecta y el número de individuos muestreados por población.	63
Tabla 3. Marcadores moleculares y secuencia de los oligonucleótidos empleados en el presente trabajo con su respectiva referencia bibliográfica.....	65
Tabla 4. Proporción de sitios variables en secuencias de ADN de <i>Gracilaria flabelliformis</i> para haplotipos de la región espaciadora de la RuBisCo. El punto indica misma base respecto de la secuencia del haplotipo R1.....	71
Tabla 5. Medidas de diversidad genética para las poblaciones de <i>Gracilaria flabelliformis</i> basadas en secuencias de la región espaciadora de la RuBisCo. N: tamaño de la población. H: número de haplotipos. S: número de sitios segregantes. Hd: diversidad haplotípica. π : diversidad nucleotídica.....	72
Tabla 6. Resumen del análisis de varianza molecular (AMOVA) para la región espaciadora de RuBisCo de <i>Gracilaria flabelliformis</i> que muestra la partición de la varianza genética dentro y entre poblaciones, y regiones geográficas (GM y CM). GL: Grados de libertad, SC: Suma de cuadrados, Cuadrados medios, VE: Varianza estimada, %V: Porcentaje de variación, Phi (Φ): Estadísticos de Phi, <i>p</i> : probabilidad estadística.....	77

Tabla 7. Valores pareados de Φ_{PT} de las poblaciones basadas en secuencias de la región espaciadora de la RuBisCo. PM: Playa Mocambo-Costo de Oro, MM: Morro de la Mancha, SA: Sabancuy, BT: Bahía Tortugas, PP: Playa Paraíso, PX: Playa Xcalacoco, TU: Playa Mirador, Tulum.....**78**

Tabla 8. Estructura genética definida por SAMOVA.....**79**

Tabla 9. Valores de significancia calculados para los índices de fijación correspondientes a cada estructura de grupos definida por SAMOVA.....**80**

Tabla 10. Análisis de varianza molecular (AMOVA) y estructura para dos grupos de la región espaciadora de la RuBisCo en las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*. Va= Varianza del componente a; Vb= Varianza del componente b; Vc= Varianza del componente c.....**80**

Tabla 11. Estadísticos de neutralidad calculados para las secuencias en conjunto de la región espaciadora de la RuBisCo.....**81**

Tabla 12. Matriz de distancias intraespecíficas de la región espaciadora de RuBisCo, con distancias corregidas (en la posición superior de la matriz, resaltados en negritas) y distancias no corregidas (*p*-distance) (en la posición inferior de la matriz, no resaltadas) de las secuencias de ADN correspondientes con los haplotipos encontrados en las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*.....**85**

Tabla 13. Matriz de distancias interespecíficas del gen *rbcL*, con distancias no corregidas (en la posición superior de la matriz, resaltados en negritas) y distancias no corregidas (*p*-distance) (en la posición inferior de la matriz, no resaltadas) de las secuencias de ADN correspondientes con los haplotipos encontrados en las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*. En las secuencias del GenBank los números de acceso de se muestran a seguido de cada taxón.....**86**

ÍNDICE DE APÉNDICES

Página

APÉNDICE 1. Resumen de datos por cada población, con datos de colecta, de secuencias de ADN y referencias de herbario, así como la información de genes secuenciados (indicados con "X") para cada individuo.....	145
APÉNDICE 2. Matriz genética de la región espaciadora de la RuBisCo en formato ARP.....	149
APÉNDICE 3. Matriz geográfica para el análisis de SAMOVA en formato ARP.....	153
APÉNDICE 4. Matriz geográfica para la prueba de Mantel en formato GEO. PM: Playa Mocambo-Costa de Oro. MM: Morro de la Mancha. BT: Bahía Tortugas. PR: Puerto Real. SA: Sabancuy. PP: Playa Paraíso. PX: Playa Xcalacoco. Tu: Tulum.....	154
APÉNDICE 5. Secuencias del GenBank empleadas en los análisis filogenéticos.....	155
APÉNDICE 6. Detalles de los individuos analizados con la región espaciadora de la RuBisCo. Se presenta el sitio de colecta, el haplotipo presente en cada individuo, así como su frecuencia en la población, referencias de herbario y número de acceso al Genbank.....	156
APÉNDICE 7. Resumen de las secuencias del gen <i>rbcL</i> para cada individuo. Se indica la localidad, clave de campo y de secuencia, así como el código de haplotipo al que corresponde.....	163

1. INTRODUCCIÓN

Gracilariaceae Nägeli es una de las familias de algas rojas con mayor diversidad y abundancia, constituida actualmente por 243 especies taxonómicamente validas, distribuidas en cuatro géneros, siendo *Gracilaria* Greville el género más representativo de esta familia, conteniendo al mayor número de especies, con un total de 206 (Guiry y Guiry, 2024), las cuales se encuentran distribuidas ampliamente desde la región tropical hasta la subtropical, con una diversidad decreciente hacia los polos, lo que refleja su preferencia por aguas cálidas, así mismo, se pueden encontrar en ambientes marinos y mixohalinos (Dreckmann, 2002, 2012). Particularmente para el Atlántico mexicano, se ha reportado en las costas del Golfo de México y Caribe mexicano (García-García *et al.*, 2020).

A escala mundial, *Gracilaria* ha adquirido un significativo valor económico debido a su capacidad para sintetizar agar, un ficocoloide de tipo polisacárido gelificante utilizado en la industria farmacéutica, alimentaria y cosmética. (Lee *et al.*, 2016; Buschmann *et al.*, 2017; Lim *et al.*, 2017; Hossain *et al.*, 2021). Dada la versatilidad de este polisacárido como materia prima en diversas industrias, el género se ha convertido en uno de los más estudiados de la familia, destacando su importancia tanto en la investigación científica como en aplicaciones comerciales (De Almeida *et al.*, 2011; Torres *et al.*, 2019; Mantri *et al.*, 2020; Chopin y Tacón, 2021; Rani *et al.*, 2024).

Morfológicamente, las especies de *Gracilaria* son organismos que presentan talos erectos o decumbentes, fijos al sustrato por medio de un disco basal, del que surgen dos o más ejes cilíndricos o complanados a aplanados. Presentan ramificación irregular, con planos de ramificación que va desde un plano, en especies complanadas-aplanadas y dos o varios

planos en especies cilíndricas; los segmentos de la ramificación pueden ser de longitud constante o variable. Los ápices pueden ser redondeados o agudos en todas las ramas de un hábito, sin embargo, también es posible encontrar hábitos con una mezcla de ambos tipos. En todas las especies de *Gracilaria* la corteza está compuesta por filamentos dicotómicos de células pequeñas, esféricas a ovoidales, y medula de células grandes (Dreckmann, 2012). Las tallas que presentan las especies varían en un intervalo de 5-25 cm en hábitats intermareales y de hasta 30-60 cm en hábitats submareales (Dreckmann y Senties, 2014).

Específicamente, *Gracilaria flabelliformis* (P. Crouan & H. Crouan) Fredericq & Gurgel, una especie plana, común en los trópicos, con distribución desde el sur de Florida hasta el norte de Brasil, particularmente para las costas del Atlántico mexicano ha sido ampliamente reportada (Gurgel *et al.*, 2004a; García-García *et al.*, 2020). Morfológicamente, fue descrita como una especie de talo aplanado, con tallas en un intervalo de 2-15 cm de altura, compuesto desde uno a varios ejes que surgen de un solo punto de sujeción, con patrones de ramificación extremadamente variables e irregulares, corteza con una a dos capas de células ciliadas, con transición gradual hacia la medula (Gurgel *et al.*, 2004a). Sin embargo, esta morfología no es constante debido a la alta plasticidad fenotípica que presenta *G. flabelliformis*, lo cual produce un amplio espectro de variación morfológica a lo largo de su intervalo de distribución. Aunado a esto, este intervalo es compartido con otras especies de *Gracilaria* de morfología plana, que también presentan plasticidad, lo que ha derivado en conflictos taxonómicos debido a los escasos caracteres disponibles para la discriminación entre especies (Gurgel *et al.*, 2004a, 2018; Vilchis *et al.*, 2022a).

De acuerdo con lo anterior, existe una superposición de caracteres morfológicos entre las especies de *Gracilaria* con distribución simpátrica que ha originado la formación de

complejos, tal es el caso del complejo *Gracilaria mamillaris* en el Atlántico mexicano, el cual está conformado por un conjunto de especies planas con morfología similar, entre las que se incluye *G. flabelliformis*, lo que aumenta la complejidad de esta especie al momento de su estudio (Dreckmann, 2012; Vilchis *et al.*, 2022a). En este sentido, la taxonomía molecularmente asistida, así como estudios de genética poblacional, han ayudado a esclarecer este tipo de problemáticas permitiendo una mejor comprensión de lo que sucede al interior de la especie, la influencia del ambiente en su expresión fenotípica, la relación entre individuos y su convergencia evolutiva (Cianciola *et al.*, 2010; Núñez Resendiz *et al.*, 2015).

Por otro lado, los estudios moleculares también han proporcionado evidencia de que la diversidad de macroalgas ha sido subestimada y/o sobrestimada (Cianciola *et al.*, 2010; Macaya y Zuccarello, 2010), debido a que el reconocimiento y delimitación de especies utiliza las discontinuidades en la variación morfológica, identificando morfoespecies a partir de atributos morfológicos y anatómicos compartidos (De Queiroz, 2007; Leliaert *et al.*, 2014). Sin embargo, la problemática de este enfoque radica en que la morfoespecie depende del fenotipo, el cual se puede expresar como respuesta a diferentes condiciones ambientales, no obstante, no todos los genotipos responden de manera diferencial al ambiente o no todos los cambios ambientales provocan fenotipos diferentes (Schilling y Pigliucci, 1998; Pigliucci *et al.*, 2006; Fusco y Minelli, 2010). En este sentido, se presentan fenómenos que limitan el reconocimiento de una especie en función a su morfología, como es la plasticidad fenotípica, fenómeno al que se le atribuye la complejidad de *Gracilaria flabelliformis* (Pigliucci, 2001; Leliaert *et al.*, 2014; Díaz-Tapia *et al.*, 2018).

En este sentido, los estudios filogeográficos, los cuales tienen una reciente introducción en el análisis de la diversidad de macroalgas marinas, han permitido dar resolución a este tipo de problemáticas ya que conjeturan y proponen hipótesis sobre los procesos históricos que modelan a las especies, visualizando lo que hay al interior de los fenómenos morfológicos, como la plasticidad fenotípica (Zucarello *et al.*, 2006; Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009; Montecinos *et al.*, 2012; Hu *et al.*, 2015; Núñez Resendiz *et al.*, 2015; Machín-Sánchez *et al.*, 2018). Es decir, la filogeografía a través de un análisis conjunto en materia de la genética de poblaciones y la sistemática filogenética estudia los principios y procesos evolutivos que rigen los patrones de distribuciones geográficas de los linajes genealógicos, permitiendo interpretar la variación genética hallada al interior de las poblaciones (Avise, 2000, 2009; Diniz-Filho *et al.*, 2008; Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009).

En concreto, a partir del empleo de la filogeografía, será posible explicar la estructura genética oculta bajo la plasticidad fenotípica de las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* e interpretar el proceso evolutivo responsable de la variación genética, si esta se encontrara presente. Además, en lo que respecta a la biología de la conservación, la filogeografía es una herramienta útil que permite identificar unidades evolutivas significativas, así como unidades operativas de conservación, además permite determinar áreas de importancia de acuerdo con la variación genética hallada en estas lo que posibilita gestionar su manejo desde un enfoque evolutivo (Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009).

Los estudios filogeográficos en macroalgas, particularmente en el Golfo de México y Caribe mexicano, además de aportar nuevas perspectivas taxonómicas, han permitido una comprensión detallada de la estructura genética interna que subyace a la plasticidad

fenotípica o el crípticismo en las especies. Además, estos estudios han facilitado la identificación de los procesos históricos que han moldeado los patrones de distribución actual y guiado la evolución de estas a nivel inter e intrapoblacional (Dreckmann y Senties, 2014; Núñez Resendiz *et al.*, 2015, 201; Palma *et al.*, 2017).

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Fundamentos conceptuales

La filogeografía trata de explorar los principios, patrones y procesos que gobiernan las distribuciones de los linajes genealógicos (Avice, 2000). Es concebida como una rama de la biogeografía histórica, en la que convergen conceptos y técnicas de la genética de poblaciones y la sistemática filogenética. Se considera como una disciplina fundamental para cerrar las brechas entre los procesos micro y macro evolutivos (Hu *et al.*, 2015). La filogeografía parte de la idea de que existe un cierto grado de relación entre la estructura genética de las especies y su distribución geográfica, en esencia, busca comprender la historia evolutiva y geográfica de las poblaciones de una especie mediante el análisis de su material genético, para poder reconstruir la historia de la población, conocer como se ha diversificado, migrado y adaptando a lo largo del tiempo, en respuesta a factores ambientales o eventos históricos como barreras geográficas (Domínguez–Domínguez y Vázquez–Domínguez, 2009).

Desde el punto de vista evolutivo, la filogeografía es el conector entre las dos grandes escalas evolutivas: la microevolución y la macroevolución. La primera, busca abordar el estudio de los cambios en la estructura genética de las poblaciones, con base en la genética de

poblaciones, la cual intenta comprender los niveles de variación genética dentro y entre las poblaciones de una misma especie, oculta bajo el espectro de expresión genotípica y fenotípica (monotonía morfológica, verdadera variación morfológica, plasticidad fenotípica y crípticismo), y a partir de esto explicar sus patrones en términos de fuerzas evolutivas (Avice, 2000; Eguiarte *et al.*, 2013; Hedgecock, 2019). Las diferentes fuerzas evolutivas que afectarían la variación genética son: el flujo génico que trata de la migración de alelos a otras poblaciones, el cual se puede ver afectado por el tamaño poblacional; la deriva génica que es la pérdida al azar en las proporciones de alelos; la mutación entendida como cambios aleatorios en las frecuencias alélicas, lo que genera toda la variación genética; y la selección natural, que se basa en la adaptabilidad, perdiendo a los alelos poco adaptados en una población. De acuerdo con esto, el flujo génico y la mutación serán las fuerzas evolutivas que originen variabilidad genética, mientras que la deriva génica y la selección natural son fuerzas estabilizadoras de esta variabilidad (Eguiarte *et al.*, 2013)

Por otro lado, la escala macro evolutiva, se basa en el estudio de los cambios en linajes completos (relaciones jerárquicas) por medio de la sistemática filogenética (Wiley y Lieberman, 2011; Leopardi-Verde y Escobedo-Sarti, 2021), la cual trata de inferir hipótesis de las relaciones entre linajes a partir de sus caracteres homólogos, originando un ordenamiento anidado o jerárquico que consiste en proyecciones bidimensionales (cladogramas) o multidimensionales (redes de haplotipos) (Leopardi-Verde y Escobedo-Sarti, 2021).

Las variantes génicas o polimorfismos, denominados haplotipos, que son hallados al interior de las poblaciones a partir de análisis de diversidad genética, permitirá crear relaciones a modo filogenéticamente inteligible en una red haplotípica a partir de la construcción de redes

de parsimonia estadística, las cuales se basan en la reconstrucción de la relación evolutiva de los haplotipos de una población hacia atrás en el tiempo, identificando eventos coalescentes hacia un ancestro común más reciente (Wright, 1943; Hart y Sunday, 2007; Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009). Una vez obtenida la red se sobrepone en el espacio geográfico y mediante el análisis de su tipología permite detectar aquellas asociaciones significativas entre haplotipos, evidenciando la influencia de los factores ecológicos y/o eventos evolutivos que intervinieron en la estructura y distribución de las poblaciones, además de los procesos que modelaron a la especie como: asilamiento por distancias, fragmentación histórica y expansión del área de distribución (Vázquez-Domínguez, 2002).

La filogeografía se apoya en la teoría de la coalescencia, la cual provee un marco conceptual estadístico para el estudio de los procesos evolutivos que han influenciado históricamente en las poblaciones y han dado lugar a la diversidad genética que observamos. La coalescencia es un modelo retrospectivo que rastrea la historia de los linajes, retrocediendo en el tiempo, hasta llegar al ancestro común más reciente. El tiempo de coalescencia está influenciado por factores que operan a nivel poblacional, como es el tamaño poblacional, selección natural o flujo genético (Harding, 1996).

2.2 Conceptos relacionados con el estudio de diversidad genética

Este tipo de estudios emplea diferentes fundamentos conceptuales, como el concepto de especie, este ha sido discutido a lo largo de la historia sistemática, por presentar dificultades para establecer un único concepto con características exclusivas y comunes que permitan agrupar a los organismos, por lo que se han propuesto numerosos conceptos de especie

(Morrone, 2013). Para ámbitos de esta tesis, se emplearán los siguientes conceptos: concepto de especie genética, el cual hace referencia a un grupo de organismos que tienen el potencial de intercambiar genes, lo cual puede estar limitado por barreras genéticas o demográficas. Las barreras genéticas, hacen referencia a los límites que impiden la difusión de nuevas variantes genéticas mediante el flujo genético, mientras que las barreras demográficas están relacionadas con los factores que definen el nicho fundamental de la especie (Simpson, 1943; Dobzhansky, 1950; Templeton, 1989). Especie biológica, se refiere a un grupo de poblaciones naturales que son genéticamente similares, interfértiles y están reproductivamente aisladas de otros grupos similares (Mayr, 1957); especie morfológica o morfoespecie, se refiere a individuos morfológicamente similares, generalmente asociados a una distribución geográfica; concepto de especie tipológica, está asociado a un grupo de organismos que se asignan a una especie si comparten ciertos atributos fijos o esenciales (Ruse, 1987); especie críptica, que representa especies genéticamente aisladas que no se pueden distinguir morfológicamente. Esto significa que dos especies pueden parecer idénticas externamente, pero están separadas genéticamente. Concepto de especie filogenética, este concepto implica agrupar organismos bajo evidencia monofilética, es decir, en relaciones de ancestría común. Se utiliza principalmente el análisis de sinapomorfías (caracteres compartidos derivados) para establecer estas relaciones (Morrone, 2013).

En relación con los patrones de especiación, se presentan dos modelos principales: la especiación alopátrica y la especiación simpátrica. Estos explican el proceso mediante el cual se originan nuevas especies. El modelo de especiación alopátrica implica la separación geográfica de dos poblaciones relativamente grandes a partir de una población ancestral. El aislamiento geográfico crea barreras que impiden o limitan el flujo genético entre las

poblaciones separadas, lo que lleva a la acumulación de diferencias genéticas y, eventualmente, al desarrollo de características distintivas. Con el tiempo, estas diferencias genéticas pueden ser lo suficientemente significativas como para que las poblaciones aisladas sean consideradas especies diferentes (Morrone, 2013). La especiación simpátrica, a diferencia de la especiación alopátrica, ocurre sin segregación geográfica de las poblaciones. En la especiación simpátrica, una o más especies nuevas se diferencian a partir de una especie ancestral en el mismo espacio geográfico. Los mecanismos que pueden conducir a la especiación simpátrica incluyen: cambios en los patrones de apareamiento, adaptaciones a diferentes nichos ecológicos, o cambios en los patrones de desarrollo (Wiley y Liebermann, 2011).

La plasticidad fenotípica es entendida como una propiedad en la que un organismo puede manifestar diferentes características fenotípicas en respuesta a diferentes condiciones ambientales. Esto significa que un mismo genotipo puede dar lugar a varios fenotipos en función del entorno en el que se desarrolle el organismo (Pigliucci *et al.*, 2006). Sin embargo, es importante destacar que no todos los genotipos muestran una respuesta diferencial al ambiente, y no todos los cambios ambientales resultan en fenotipos distintos. Es decir, en organismos que comparten las mismas condiciones ambientales, es posible encontrar más de un genotipo, lo que indica la presencia de variación genética, a pesar de mostrar el mismo fenotipo. Cuando existen dos o más fenotipos diferentes asociados a una misma estructura genética, hablamos de una verdadera variación morfológica (Pigliucci, 2001).

En este sentido, la estructura genética de una población es el resultado de los procesos microevolutivos y demográficos que ocurren entre y dentro de las poblaciones, así como de la historia biogeográfica de los linajes genéticos (Wenink *et al.*, 1996). Una población, se

define como un grupo local de individuos que pertenecen a la misma especie (Rodríguez-Arnaiz *et al.*, 2009).

Los estudios filogeográficos son un enfoque de investigación que busca comprender la relación entre la estructura poblacional, la distribución geográfica y la historia evolutiva de las especies (Avise y Wollenberg, 1997; Avise, 2000). Por lo tanto, requiere de análisis, los cuales se basan en la construcción de árboles filogenéticos, que son representaciones gráficas de las relaciones evolutivas entre las secuencias genéticas de diferentes individuos (Domínguez–Domínguez y Vázquez–Domínguez, 2009). Existen dos tipos principales de árboles utilizados en los estudios filogeográficos: los árboles de parsimonia, que se basan en el principio de la parsimonia y buscan la explicación más simple y directa de las relaciones entre los haplotipos. Se busca minimizar el número de cambios evolutivos necesarios para explicar las diferencias observadas entre las secuencias genéticas y los árboles probabilísticos, que consisten básicamente en una red haplotípica, la cual se define como el conjunto de nodos que trazan las relaciones evolutivas entre haplotipos (Lanteri y Confalonieri, 2003)

2.3 Marcadores moleculares

Los estudios filogeográficos emplean marcadores moleculares para reconstruir las relaciones históricas de sus poblaciones e interpretarlas geográficamente, ya que constituyen fuentes de caracteres que no están sujetas a los sesgos de la interpretación de cada especialista (Avise *et al.*, 1987; Avise, 1998; Arbogast y Kenagy, 2001). Un marcador molecular es una secuencia de ADN que corresponde a una región que puede o no ser codificante, que permite localizar y aislar genes de interés (Rentería Alcantara, 2007). Para la descripción de la

filogenia y estructura genética de una especie, se emplean locus que presenten polimorfismos dentro de una población para diferenciar a los individuos entre sí. La identificación de dichos polimorfismos se realiza a través de los marcadores moleculares universales, como lo son las regiones altamente conservadas y por medio de marcadores específicos (Gaffney, 2000). Para que un marcador molecular sea eficiente, deben ser secuencias o genes de copias únicas en el genoma, no estar ligado a otros locus, presentar herencia biparental y que la secuencia sea de fácil alineamiento para usos filogenéticos (Held y Leese, 2007; Cortés-López *et al.*, 2020). En el caso de la herencia biparental, existen marcadores provenientes de moléculas con herencia uniparental que, para ámbitos filogeográficos, resultan ser más eficientes, como es el caso de marcadores mitocondriales (Avice *et al.* 1987).

Existen diversos tipos de marcadores moleculares que se distinguen por su capacidad de detectar polimorfismos, en un marco filogeográfico, los marcadores moleculares de importancia provienen de las moléculas del cloroplasto y la mitocondria, ya que resultan de gran utilidad para trazar la historia y estructura poblacional, así como inferir cambios demográficos y de dispersión entre especies (Renteria Alcantara, 2007). Particularmente, el ADN mitocondrial tiene una estrecha relación con la filogeografía, ya que de acuerdo con Avice *et al.* (1987), dentro de las características que idealmente debería tener una molécula para análisis filogeográficos, el ADN mitocondrial presenta propiedades que se acercan a la molécula ideal (Avice, 2009).

El ADN mitocondrial (ADNmt) tiene una elevada tasa de sustitución en la secuencia de nucleótidos, lo que representa una alta tasa de evolución, además presenta nula recombinación, gran variación intraespecífica y su herencia es uniparental (estrictamente

materna). Por lo tanto, son los haplotipos del ADNmt los que reconstruyen la filogenia de las poblaciones a partir de la herencia uniparental (Awise, 2000, 2009).

Un marcador molecular monomórfico, es invariable en todos los organismos estudiados, pero cuando presenta diferencias en el peso molecular, actividad enzimática, estructura, o sitios de restricción, se dice que es polimórfico. A veces el grado de variación es tal que se denominan hipervariable. Los avances de la tecnología del DNA recombinante han permitido el desarrollo de los marcadores moleculares basados en el ADN, consiguiendo estabilidad y precisión en la identificación de especies y variedades (Godoy, 2009).

2.4 Marcadores empleados en Rhodophyta

Los diversos problemas taxonómicos que presentan las macroalgas marinas del grupo Rhodophyta, como el cripticismo y la alta plasticidad fenotípica, promovió que el uso de marcadores moleculares se implementara con más frecuencia para resolver problemas de identificación, por tanto, los marcadores adquirieron un papel importante en el establecimiento de la diversidad, permitiendo observar las variaciones reales entre las secuencias homologas de los individuos (Bird y McLachlan, 1982; Saunders, 2005; Lyra *et al.*, 2015a). Particularmente en México, se han realizado diversos trabajos de algas rojas en los que se han empleado marcadores moleculares bajo diferentes enfoques como son: taxonómicos, filogenéticos, biogeográficos, entre otros (Díaz-Larrea *et al.*, 2016).

En estudios de algas con plasticidad fenotípica han sido empleados diversos marcadores moleculares, entre todos los utilizados en la sistemática de Gracilariales, el gen *rbcL* codificado por cloroplastos, ha proporcionado topologías filogenéticas con fuertes respaldos

y altas resoluciones a nivel de género y especie, mientras que las regiones espaciadoras que son menos conservadas han mostrado eficiencia en dar a conocer las variaciones genéticas entre las poblaciones (Núñez Resendiz *et al.*, 2015; Gurgel *et al.*, 2018). Los marcadores más comunes, utilizados en Gracilariales, se resumen en la Tabla 1.

Tabla 1. Principales marcadores moleculares comúnmente empleados en estudios de filogenia, diversidad genética y/o filogeografía de especies de Gracilariales (Núñez Resendiz *et al.*, 2015).

Genoma	Marcadores moleculares	Referencia	Enfoque
Cloroplasto	Región espaciadora de la RuBisCo	Destombe y Douglas, 1991; Byrne <i>et al.</i> , 2002; Iyer <i>et al.</i> , 2005; Guillemin <i>et al.</i> , 2008	Variación genética y filogeografía
	<i>rbcL</i>	Gurgel y Fredericq, 2004; Gurgel <i>et al.</i> , 2004; Kim <i>et al.</i> , 2006	Filogenia
Mitocondria	Region espaciadora <i>cox2-3</i>	Rueness, 2005; Destombe <i>et al.</i> , 2010; Pareek <i>et al.</i> , 2010; García-Rodríguez <i>et al.</i> , 2013; Yang <i>et al.</i> , 2013	Variación genética y filogeografía
	COI	Yang <i>et al.</i> , 2008; Yow <i>et al.</i> , 2011, 2013	Filogenia, código de barras, variación genética y filogeografía

2.5 Índices utilizados en el estudio de la filogeografía

La diversidad genética de las poblaciones se mide a través de diversos índices y parámetros de cuantificación, lo que nos proporciona información sobre la diversidad génica dentro y entre poblaciones, a continuación, se presentan las medidas y los respectivos índices que serán empleados para fines de esta tesis:

2.5.1 Medidas de variación y diversidad genética

Diversidad nucleotídica (π): índice utilizado para medir el grado de polimorfismos en una población, se define como el número medio de diferencias de nucleótidos por lugar entre dos secuencias de ADN elegidas al azar entre la muestra poblacional (Nei y Li, 1979).

Diversidad haplotípica (H_d , h): Mide la singularidad de un haplotipo en una población dada en relación con el tamaño de la muestra, es decir, la probabilidad de que dos haplotipos al azar sean distintos (Nei y Tajima, 1981).

Proporción de sitios segregantes (P_s o S^*): Se refiere a la fracción de sitios en una secuencia que muestra polimorfismos. Es una medida utilizada para cuantificar la variabilidad genética. Se expresa en valores entre 0 y 1, lo que indica la proporción de sitios que muestran polimorfismos en relación con la longitud de la secuencia. Un valor alto indica diversidad génica (Hedrick, 2011).

2.5.2 Medidas de diferenciación y estructura

La estructura genética de las poblaciones puede analizarse mediante la comparación de las frecuencias alélicas a partir de métricas de distancias genéticas, usando algoritmos de clasificación como los siguientes:

Estadísticos de F de Wright (1951): Son una serie de coeficientes que se utilizan para medir la diferenciación genética a nivel poblacional total (T), subpoblacional (S) o individual (I). Describen la estructura genética a partir de las frecuencias alélicas obtenida, para estudiar el flujo genético o cuantificar la subdivisión de la población (Wright, 1951).

F_{ST} (índice de fijación): Coeficiente de diferenciación de poblaciones en cuanto a su estructura genética, mide la cantidad de varianza que puede ser explicada por la estructura poblacional, y puede ser interpretada como una medida de similitud de los individuos de una población comparada con la población total. Los valores oscilan de la siguiente manera: 0-0.05 poca variación genética (homogeneidad genética) ; 0.05-0.15 moderada diferenciación; 0.15-0.25 gran diferenciación; >0.25 bastante diferenciación genética, podríamos hablar de una barrera al flujo genético (Wright, 1978; Hartl y Clark, 1989; Hedrick, 2011).

Cuando la población llega a un estado de equilibrio como resultado del balance entre las fuerzas evolutivas, el flujo genético dentro y entre poblaciones puede expresarse como una tasa de migración (Nm), definida como la proporción de alelos en cada generación que es de origen migratorio (Núñez Resendiz *et al.*, 2015).

Estadísticos Φ de Excoffier *et al.* (1992): Serie de coeficientes utilizados en el análisis de la estructura genética, son una extensión de los estadísticos de F de Wright, reflejan la correlación entre la diversidad haplotípica en distintos niveles de subdivisión jerárquica. Miden la diferenciación y distribución de la variabilidad genética, permiten analizar datos genéticos cuando las poblaciones pueden estar subdividida o presentan patrones elaborados de estructura genética (Excoffier *et al.*, 1992).

Φ_{PT} : Provee un estimado de la proporción de varianza genética de las poblaciones respecto a la varianza total. Los valores pueden oscilar entre 0 y 1, donde valores cercanos a 0 indica que no hay diferenciación genética y valores cercanos a 1 las poblaciones son completamente diferentes (Excoffier *et al.*, 1992; Peakall *et al.*, 1995; Flanagan *et al.*, 2006). A partir de este estimado, es posible obtener un estimado indirecto del flujo genético, el número efectivo de migrantes por generación (Nm) (Peakall *et al.*, 1995).

Φ_{RT} : Detalla la correlación de individuos dentro de una región respecto al total, proporciona información sobre la cantidad de variación genética total que se debe a las diferencias entre regiones, un valor alto indica que hay una fuerte diferenciación genética entre las regiones y un valor bajo sugiere que la diferenciación genética es relativamente baja entre las regiones y que la mayor variación se encuentra dentro de las regiones (Excoffier *et al.*, 1992; Peakall *et al.*, 1995; Flanagan *et al.*, 2006).

Φ_{PR} : Señala la correlación de las poblaciones respecto a la región. Se basa en la idea de que las poblaciones geográficamente cercanas pueden tener mayor similitud genética, mientras que las poblaciones distantes pueden mostrar una mayor diferenciación genética. Valores positivos indica que la diferenciación genética aumenta con la distancia geográfica, lo que sugiere una estructura de aislamiento por distancia, y valores negativos indican que la estructura genética no estaría siendo influenciada por la distancia geográfica (Excoffier *et al.*, 1992; Peakall *et al.*, 1995; Flanagan *et al.*, 2006).

AMOVA (Análisis de Varianza Molecular): La diversidad genética, expresada en las diferencias entre haplotipos, puede dividirse en componentes de varianza dentro y entre algún factor de clasificación. Para tal partición de varianzas se usan los AMOVA, que, a partir de datos moleculares, estima diferentes niveles de diversidad genética expresados, y parte de la hipótesis nula de que no existe estructura genética ($\Phi_{PT}=0$, $\Phi_{RT}=0$, $\Phi_{PR}=0$) (Flanagan *et al.*, 2006).

Prueba de Mantel: Se utiliza para comprobar si existe aislamiento por distancia, es decir, si las diferencias genéticas entre población son efecto puro de la distancia geográfica entre poblaciones, a partir de la asociación una matriz geográfica y una matriz alélica, bajo un modelo lineal de proporcionalidad (Mantel, 1967).

Distancias genéticas : Cuantifican el grado de diferenciación entre linajes a partir del número de sitios variables entre dos secuencias de ADN y el total de sitios comparados, ya sea en función de un modelo evolutivo (distancias corregidas) o no (distancias no corregidas) (Hamilton, 2009).

Análisis de haplotipos: Este análisis ayuda a visualizar y comprender las relaciones evolutivas entre las secuencias de ADN, a partir de la construcción de una red de haplotipos, que se construye mediante un método de parsimonia estadística, el cual agrupa secuencias en conjuntos de haplotipos separados consistentes de haplotipos cercanamente relacionados y conectados por pasos mutacionales (Templeton *et al.*, 1992; Thormann *et al.*, 2016). Cada nodo en la red representara un haplotipo, las conexiones entre nodos de la red representan relaciones evolutivas entre los haplotipos y la longitud de las ramas proporciona información sobre la cantidad de cambios genéticos. Las redes de haplotipos están diseñadas para minimizar la homoplasia, que son los cambios genéticos independientes y no a una ancestro en común. El haplotipo con mayor antigüedad, mayor frecuencia en las subpoblaciones y mayor número de conexiones con otros haplotipos será el haplotipo ancestral (Crandall y Templeton, 1993; Clement *et al.*, 2000; Leliaert *et al.*, 2014).

2.5.3 Neutralidad selectiva e historia demográfica

Pruebas que ayudan a comprender como los cambios genéticos y las dinámicas poblacionales influyen en la diversidad genética y la evolución de especies. La neutralidad selectiva parte de la idea de que la mayoría de las mutaciones son neutrales, de acuerdo con esta neutralidad, la deriva genética y la mutación aleatoria son las principales fuerzas impulsoras de variabilidad genética (Tajima, 1989). La historia demográfica se refiere a la evolución del

tamaño y la estructura poblacional a lo largo del tiempo, incluye eventos como expansiones o contracciones poblacionales, migraciones, cuellos de botella y el efecto fundador (Hartl y Clark, 1989).

Para comprobar si las secuencias de ADN están evolucionando de forma aleatoria (neutral) o se encuentran bajo un proceso de selección, se calculan los siguientes índices:

D de Tajima (1989): Medida para detectar desviaciones de la teoría neutral, se calcula a partir del número de sitios segregantes y el número promedio de nucleótidos por pares en una secuencia determinada. Permite identificar si una población está evolucionando en condiciones neutras (Hartl y Clark, 1989). Si $D=0$ la población está evolucionando en condiciones neutras, cuando $D > 0$ se sugiere selección balanceadora o diversificadora; si $D < 0$, se sugiere selección purificadora, así como poblaciones en expansión o evento reciente de cuello de botella (Eguiarte *et al.*, 2007; Tajima, 1989).

F* de Fu y Li (1993): Se utiliza para inferir aspectos de la historia de la población y demografía a partir de datos genéticos. Se basa en la coalescencia y en ausencia de recombinación. Se propone un estadístico basado en un modelo de mutación de sitios infinitos. Se basa en la probabilidad de observar una muestra aleatoria con un número de alelos igual o inferior a los observados, bajo la suposición de que todos los alelos son selectivamente neutros (Fu y Li, 1993).

F_s de Fu (1997): Este estadístico se basa en la diversidad haplotípica y el valor dado de Teta. Se utiliza para detectar expansiones o cuellos de botella demográficos de la población mediante el análisis de la distribución de las frecuencias alélicas. Es una medida de la distribución de alelos raros en una población. Cuando la población ha experimentado una

expansión reciente, puede haber un exceso de mutaciones únicas debido al rápido aumento del tamaño poblacional el valor de F_s será negativo, mientras que, si una población ha pasado por un cuello de botella, puede haber una deficiencia de mutaciones únicas, lo que lleva a un favor de F_s positivo (Fu, 1997; Eguiarte *et al.*, 2007; Ramírez-Soriano *et al.*, 2008).

Distribución *Mismatch*: Es un análisis de distribución para evaluar los eventos de expansión poblacional, cuellos de botella o eventos de selección. Se puede obtener a partir de un AMOVA, el cual obtiene estimaciones provisionales de tiempo absoluto de ancestría, estos estimadores dan como resultado frecuencias pareadas de distribuciones en tiempo de coancestría (distribuciones *Mismatch*), estas distribuciones pueden ser unimodales, en poblaciones que sufren expansión demográfica, o multimodales, en poblaciones en equilibrio demográfico (Schneider *et al.*, 2000).

3. ANTECEDENTES

3.1 Aspectos taxonómicos de *Gracilaria flabelliformis*

Después de una historia de lectotipificación confusa y dinámica, *Gracilaria* fue tipificada oficialmente con *G. compressa* (C. Agardh) Greville, que actualmente es sinónimo de *G. bursa-pastoris* (S.G. Gmelin) P.C. Silva (Gurgel y Fredericq, 2004). Particularmente, *G. flabelliformis* se consignó como una especie taxonómicamente aceptada a partir de la revisión sistemática de Gurgel y Fredericq (2004), la cual se basó en la secuenciación de especímenes de Gracilariaceae por medio del gen *rbcL*, misma que reasignó a *Plocaria flabelliformis* P. Crouan & H. Crouan como su basónimo. Cuenta con dos subespecies que actualmente son entidades aceptadas: *G. flabelliformis* subesp. *aionana* Gurgel, Fredericq & J.N. Norris y *G. flabelliformis* subesp. *simplex* Gurgel, Fredericq & J.N. Norris, ambas se han reportado para

el Atlántico occidental, particularmente *G. flabelliformis* subesp. *simplex* ha sido reportada para el suroeste del Golfo de México (Gurgel *et al.*, 2004a; Guiry y Guiry, 2024). La ubicación taxonómica de *G. flabelliformis* es la siguiente manera:

Reino Plantae

Subreino Biliphyta

Phylum Rhodophyta

Subphylum Eurhodophytina

Clase Florideophyceae

Subclase Rhodymeniophycidae

Orden Gracilariales

Familia Gracilariaceae

Género *Gracilaria*

Especie *Gracilaria flabelliformis* (P.Crouan & H.Crouan) Fredericq & Gurgel

3.2 Morfología

Morfológicamente, *G. flabelliformis* fue descrita como una especie que presenta un talo de talla de 5-7 cm de alto, 2-8 mm de ancho, 1.7-2 mm de espesor; eje principal que surge de un pequeño soporte discoide: basalmente un estípote cilíndrico corto, 2.0-20 mm de largo, 1 mm de diámetro; volviéndose distalmente comprimida a aplanada. Patrón de ramificación extremadamente variable e irregular (Gurgel *et al.*, 2004a 2004; Gurgel y Fredericq, 2004). La corteza compuesta de 1-2 capas de células, las más externas se presentan ligeramente alargadas radialmente, con una transición gradual hacia la médula (Fig. 1a); células ciliadas presentes. La porción basal del talo principal produce varias capas de células que tienden a

una forma cuadrada. Médula constituida de 10-15 capas de células, con tamaño pequeño y elipsoides, y con organización que se asemeja a la condición de microcistidiato. Presenta cistocarpos prominentes (Fig. 1a), contraídos en la base cuando maduran; pericarpio de 350 μm de espesor y células internas del pericarpio en forma de estrella. Carposporofito de base ancha y pentagonal en sección longitudinal. El suelo del cistocarpo compuesto por 4-6 capas de pequeñas células. Gonimoblastos compuestos de células grandes, definidas, radialmente alargadas y de paredes gruesas. Células de gonimoblastos de tamaño uniforme, formando pequeños carposporangios que llenan la cavidad del cistocarpo. Presencia de células nutricias tubulares, lineales a ramificadas, que conectan los gonimoblastos con las células pericárpicas internas y también con las células del piso del cistocarpo que están más cerca del pericarpio. Tetrasporangios de tamaño variable, inmersos en una corteza extendida, de 40-47 μm de espesor. Corteza tetrasporangial compuesta por 3-5 capas de células corticales de células alargadas radialmente, con una organización laxa (Gurgel *et al.*, 2004a).

3.3 Reproducción

Al igual que todas las especies de algas rojas de la clase Floridophyceae, *Gracilaria* presenta un ciclo de reproducción que involucra la oogamia con células especializadas (carpogonios y espermacios) y un ciclo biológico por alternancia de fases (trifásico), con una fase gametofítica haploide, que puede ser dioica o monoica, aquí se producen gametos masculinos no flagelados llamados espermacios, estos están contenidos sobre la corteza y se pueden presentar en tres tipos de conceptáculos de acuerdo a su profundidad y grado de confluencia: en soros superficiales o epicorticales conocidos como tipo *Chorda* (por *G. chorda* Holmes); en depresiones cóncavas corticales, tipo *Textorii* (Fig. 1a, apartado H) (por *G. textorii* (Suringar) De Toni); depresiones corticales profundas ovales, unciformis, y también pueden

ser multicavitario, tipo *Verrucosa* (Fig. 1a, apartados F-G) (por *G. verrucosa* (Hudson) Papenfuss) y tipo *Henriquesiana* (por *G. henriquesiana* Hariot) respectivamente (Fig. 1a, apartado I) (Fredericq y Hommersand, 1990; Dreckmann, 2012). Estos espermácios se liberan hacia los carpogonios o gametos femeninos, tras la fecundación el cigoto diploide se desarrolla en un carposporofito, lo que se conoce como fase carposporofito diploide, reducido a parasito sobre el gametofito femenino con producción de mitosporas, que son células haploides capaces de desarrollarse en nuevos gametofitos diploides, en su madurez las carposporas se liberan de la cavidad cistocarpica al exterior donde, si se asientan adecuadamente, dan lugar a la tercera fase tetrasporofito diploide la cual produce meiosporas, que también son células haploides conocidas como tetrasporas y pueden dar lugar a nuevos gametofitos dioicos (Fig. 1a, b), cerrando el ciclo de vida (Fredericq y Hommersand, 1985; Candia, 1991; Dreckmann, 2012; Guiry y Guiry, 2024).

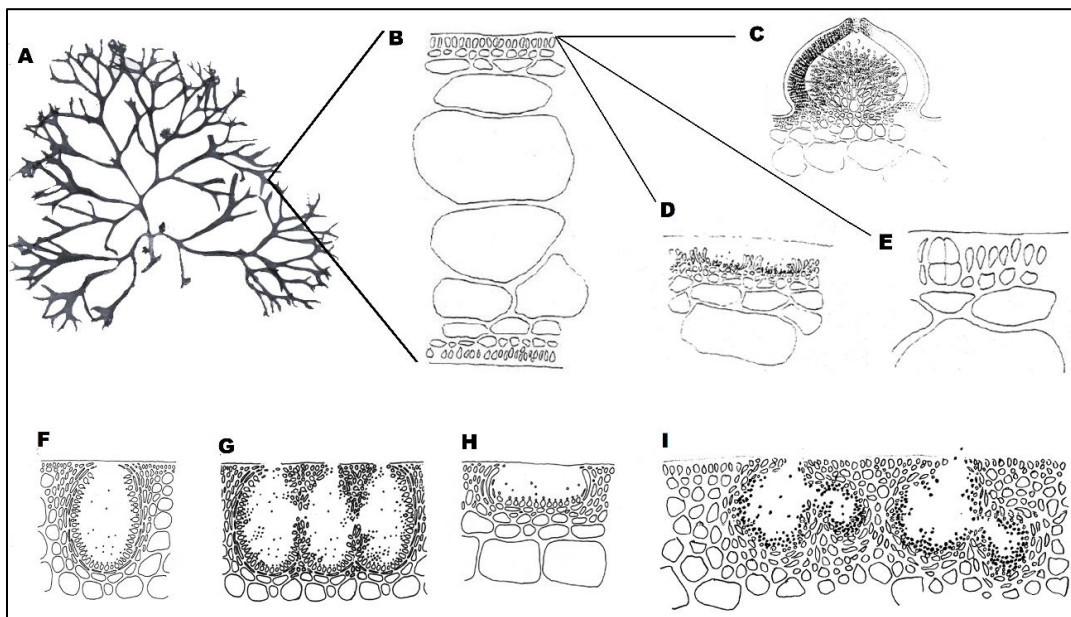


Figura 1a. Representación esquemática de caracteres que definen a *Gracilaria*. **A.** Habito; **B.** Medula y corteza; **C.** Cistocarpo; **D.** Espermatangio tipo *Textorii*; **E.** Tetrasporangio; **F-G.** Conceptáculos tipo *Verrucosa* aislados y *Verrucosa* confluentes; **H.** Conceptáculos tipo *Textorii*; **I.** Conceptáculos tipo *Henriquesiana* (Modificada de Dreckmann, 2012).

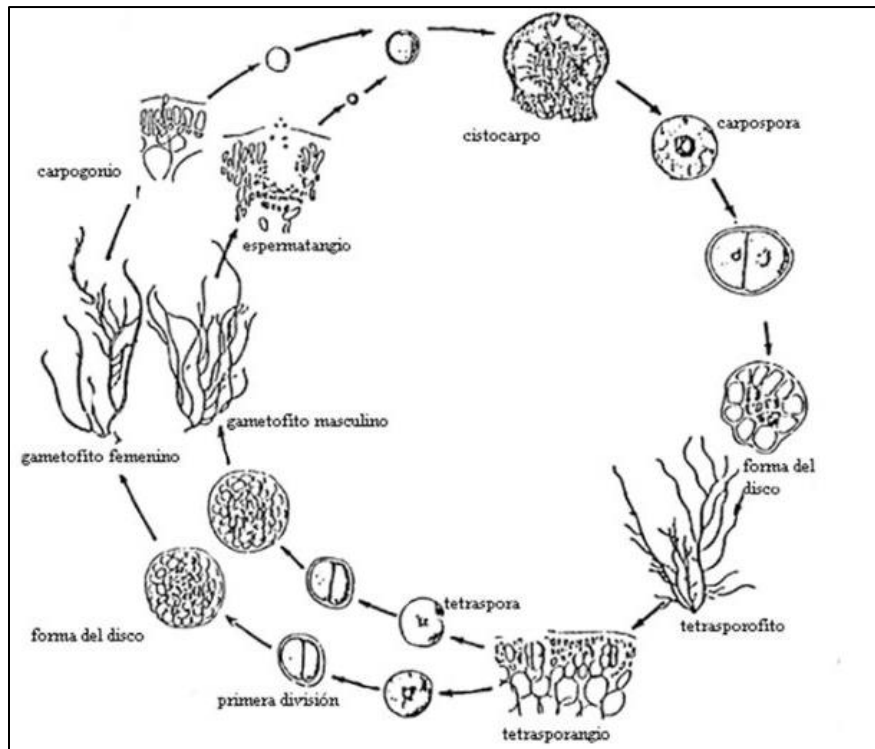


Figura 1b. Ciclo de vida del género *Gracilaria* (Palacios Giraldo, 2009).

Un aspecto fundamental de este ciclo de vida es la presencia de un filamento especializado y diferenciado, conocido como rama carpogonial, de dos células, que se desarrolla en un ovulo terminal llamado carpogonio. Este carpogonio se encuentra conectado mediante una extensión alargada, llamada tricogonio, que es esencial para la fertilización y el desarrollo posterior del carposporofito. En la fase carposporofítica hay presencia de cistocarpos distribuidos sin distinción del nivel de ramificación, excepto en la base del talo. Morfológicamente, el cistocarpo es una estructura oblonga, con presencia de células nutritivas transversales o filamentosas que descienden hacia la base de este. En *Gracilaria*, la cavidad del cistocarpo es noblemente extensa y carece de un pericarpio interno. Se observan fusiones secundarias por medio de células tubulares nutritivas multinucleadas. Estas células se fusionan con células de piso del cistocarpo y pericarpio externo (Candia, 1991; Dreckmann, 2012).

3.4 Antecedentes taxonómicos de *Gracilaria*

La historia taxonómica de *Gracilaria* ha sido controversial, inicialmente se encontraba constituido por los géneros *Gracilariopsis* E.Y. Dawson, *Hydropuntia* Montagne y *Crassiphycus* Guiry, J.N. Norris, Fredericq & Gurgel, ya que no existían caracteres diagnósticos claros que evidenciaran la independencia taxonómica de estos géneros (Yamamoto, 1975; Chang y Xia, 1988; Fredericq y Hommersand, 1989; Gargiulo *et al.*, 1992). Sin embargo, este panorama cambio con el trabajo de Bird *et al.* (1992), quienes, mediante la introdujo de la taxonomía molecularmente asistida, realizaron un análisis comparativo de las secuencias del ADN ribosomal 18S, evidenciando que *Gracilariopsis* difiere lo suficiente de *Gracilaria* como para ser considerado un mismo género (Fredericq y Hommersand, 1989, 1990; Gurgel y Fredericq, 2004; Hau y Lin, 2006; Norris y Gurgel, 2014). Actualmente *Gracilariopsis* sigue siendo una entidad taxonómicamente aceptada (Lyra *et al.*, 2021; Guiry y Guiry, 2024).

En el caso del género *Hydropuntia*, este fue descrito por primera vez como género independiente de *Gracilaria* por Montagne (1842). Sin embargo, debido a la superposición de caracteres morfológicos, posteriormente fue considerado sinónimo de *Gracilaria* (Dreckmann, 2012; Gurgel *et al.*, 2018). Fue hasta los trabajos de Gurgel y Fredericq (2004) y Gurgel *et al.* (2004a,b), que se presentó evidencia que respaldaba la independencia taxonómica de *Hydropuntia* (Ardito *et al.*, 2014). No obstante, estudios posteriores, como el de Lyra *et al.* (2015a), aportaron mayor evidencia, basada en filogenia molecular, indicando que *Hydropuntia* no era un género monofilético y sugirieron su fusión con *Gracilaria*. Actualmente *Hydropuntia* se sigue considerando un sinónimo de *Gracilaria* (Lyra *et al.*, 2021; Guiry y Guiry, 2024).

El género *Crassiphycus* fue inicialmente considerado como un género independiente por Gurgel *et al.* (2018), quienes propusieron dos nuevos géneros aceptados taxonómicamente: *Agarophyton* Gurgel, J.N. Norris & Fredericq y *Crassa* Gurgel, J.N. Norris & Fredericq. Posteriormente, el nombre *Crassa* fue sustituido por *Crassyphycus*, manteniéndose como un género aceptado taxonómicamente (Guiry *et al.*, 2018). Sin hasta, Lyra *et al.* (2021) propusieron la fusión de *Crassyphycus* y *Gracilaria*, argumentando que no había evidencia suficiente para sostener su independencia taxonómica. Actualmente, *Crassyphycus* se considera un sinónimo de *Gracilaria* (Guiry y Guiry, 2024).

En cuanto a *Agarophyton*, anteriormente también fue propuesto y aceptado como género independiente (Gurgel *et al.*, 2018), no obstante, las filogenias iniciales no mostraban un fuerte respaldo en los cladogramas o solo incluían valores de probabilidad posterior. Fue hasta el trabajo de Lyra *et al.* (2021) en el cual se propone una resolución para este género, sugiriendo su fusión con *Gracilaria*. Actualmente también se considera sinónimo de *Gracilaria* (Guiry y Guiry, 2024).

De acuerdo con lo anterior, la clasificación taxonómica de *Gracilaria* se ha ido respaldado filogenéticamente a partir de análisis que involucran la aplicación de marcadores moleculares nucleares, de orgánulos, de genes mitocondriales y plasmidiales, permitiendo dar resolución a nodos profundos de las filogenias (Bellorin *et al.*, 2002; Gurgel y Fredericq, 2004; Lyra *et al.*, 2015a; Gurgel *et al.*, 2018; Iha *et al.*, 2018; Lyra *et al.*, 2021). Uno de los trabajos que propuso diferentes ajustes al interior del orden Gracilariales fue el de Lyra *et al.* (2021) quienes realizaron un estudio filogenético integral de especies representantes de diferentes linajes del orden, utilizando genes nucleares, plasmidiales y mitocondriales. Además, llevaron a cabo un análisis de la evolución de sus rasgos morfológicos y examinaron la

arquitectura genómica de diferentes especies de Gracilariaceae, concluyendo que no hay división de *Gracilaria* en más de un género y respaldaron firmemente a *Gracilaria sensu lato* como un género bien delimitado (Lyra *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2023).

3.5 El complejo *Gracilaria mamillaris*

A pesar de que se han aumentado los esfuerzos del estudio de *Gracilaria* a nivel molecular (Wang *et al.*, 2023), al interior del género hay taxones que siguen representado un esfuerzo desafiante dentro de la ficología debido a la sutileza de las características anatómicas empleadas para diferenciar especies, así como la presencia de homoplasias morfológicas en los caracteres vegetativos o reproductivos y la naturaleza simpátrica de su distribución, resultando en la propuesta de un gran número de agrupaciones crípticas (Gurgel *et al.*, 2018; Vilchis *et al.*, 2022b), entre las que se encuentra el complejo *Gracilaria mamillaris* el cual agrupa a todas las especies planas que se distribuyen en el Atlántico americano: *Gracilaria mamillaris* (Montagne) M. Howe, *G. flabelliformis*, *G. occidentalis* (Børgesen) M. Bodard, *G. suzanneae* L.P. Soares, C.F.D. Gurgel & M.T. Fujii y *G. curtissiae* J. Agardh (Vilchis *et al.*, 2022a).

Particularmente, en el Atlántico mexicano se ha reportado la presencia de cuatro de las cinco especies que conforman el complejo *Gracilaria mamillaris* (Vilchis *et al.*, 2019), de acuerdo con García-García *et al.* (2020) *G. flabelliformis* presenta una distribución desde el litoral de Veracruz hasta Campeche, *G. mamillaris* es la especie con mayor distribución en la costa del Atlántico mexicano, sus registros van desde el litoral de Tamaulipas hasta Quintana Roo, *G. occidentalis* únicamente se distribuye en el litoral de Veracruz y *G. curtissiae* presenta distribución en el litoral de Veracruz y Campeche. En el caso de *G. suzanneae* no se tenía

reportes para el Atlántico mexicano hasta el trabajo de Vilchis *et al.* (2022), donde reportaron a *G. suzanneae* como un nuevo registro para México, localizada en Punta Xen, Campeche.

De acuerdo con estudios moleculares realizados en *Gracilaria mammillaris*, *G. flabelliformis*, *G. occidentalis* y *G. suzanneae* sugieren que estas especies pueden ser entidades genéticas diferentes a pesar de su similitud morfológica (Gurgel *et al.*, 2004, 2018; Gurgel y Fredericq, 2004; Soares *et al.*, 2018). Para sustentar esta diferenciación, las especies fueron caracterizadas morfométricamente con el fin de identificar, a partir de análisis estadísticos, los caracteres que pudieran delimitarlas. Sin embargo, la evidencia proporcionada hasta ahora indica que únicamente *G. curtissiae* denota diferencias claras en comparación con las demás especies del complejo *G. mammillaris* (Vilchis *et al.*, 2022a). Esto llevo a la conclusión que dicho complejo se encuentra posiblemente en una etapa en la que las diferencias morfológicas entre las entidades taxonómica aún no son discernibles, aunque las características filogenéticas si lo son. Este escenario podría reflejar un proceso de especiación reciente, que requeriría ser comprobado a la luz de más estudios, como los filogeográficos (De Queiroz, 2007; Vilchis *et al.*, 2022a,b).

3.6 Estudios mundiales de *Gracilaria* bajo enfoques filogeográficos

Dentro de los estudios del género *Gracilaria* que incluyen una perspectiva filogeográfica se encuentra el trabajo de Muangmai *et al.* (2023), quienes exploraron la divergencia genética y la filogeografía de *Gracilaria salicornia* (C. Agardh) E. Y. Dawson en las costas de Tailandia (Golfo de Tailandia y el mar de Andamán), e identificaron una divergencia genética significativa entre ambas costas, lo que asocian a la barrera geográfica de la Península de Malasia, así mismo identificaron una estructura genética entre las poblaciones de *G.*

salicornia del mar de Andamán, y sugirieron una posible ruptura entre el norte y sur del mar de Andamán. Otro estudio bajo estos enfoques es el de Ayres-Ostrock *et al.* (2019) uno de los primeros trabajos de filogeografía de macroalgas bentónicas para las costas de Brasil, en el cual se analizaron los patrones filogeográficos de *Gracilaria caudata* J. Agardh, y obtuvieron 26 haplotipos estructurados en tres haplogrupos que correspondieron a tres regiones biogeográficas (noroeste, centro y suroeste) sin que ningún de estos haplotipos se compartiera entre regiones, y se presenta una evidente ruptura genética entre la parte noroeste y suroeste formando dos haplogrupos, dichas divergencias genéticas se las atribuyeron a los procesos históricos de la región.

Faria *et al.* (2023) también realizaron un estudio a lo largo de las costas de Brasil acerca de la filogeografía de *Gracilariopsis tenuifrons* (C.J.Bird & E.C.Oliveira) Fredericq & Hommersand, e identificaron la formación de dos filogrupos que de igual forma mostraron un evidente quiebre genético entre el noreste y sureste de la costa, lo que atribuyen a rupturas biogeográficas y barreras ecológicas, además la determinación de la estructura genética al interior de los dos filogrupos les permitió descubrir que al interior del filogrupo del noroeste se presentan dos poblaciones genéticamente distintas, así como haplotipos únicos en algunas poblaciones, del mismo modo el filogrupo del sureste presento dos subfilogrupos que de igual forma presentaron estructura genética.

Otros trabajos han implementado la filogeografía comparada, la cual permite identificar congruencias en patrones filogeográficos de especies con distribución simpátrica, bajo la hipótesis de que estas especies que se superponen en sus intervalos de distribución han respondido de manera sincrónica a los mismos eventos históricos, por lo cual deberían presentar patrones filogeográficos semejantes (Arbeláez-Cortés, 2012). En este sentido,

Huanel *et al.* (2020) realizaron un estudio de filogeografía comparada de dos especies de *Gracilaria* en el Archipiélago de Nueva Zelanda, cabe señalar que en ese artículo se encuentran bajo el nombre *Agarophyton*, actualmente ese género es sinónimo de *Gracilaria*. Los autores señalan que las dos especies estudiadas: *Gracilaria transtasmanicum* (M.Preuss, N.Muangmai and Zuccarello) G. M.Lyra, C.Iha, J.M.C.Nunes, C.C.Davis, y *Gracilaria chilensis* C.J.Bird, McLachlan & E.C.Oliveira, se han reportado como especies coexistentes en Nueva Zelanda, sin embargo, describen que *G. transtasmanicum* presenta una distribución aparentemente restringida a diferencia de *G. chilensis* con una distribución continua y extensa, con discontinuidades genéticas acordes a los límites biogeográficos y los cambios históricos, a diferencia de *G. transtasmanicum* que no presentó una estructura espacial clara de la diversidad genética, por lo que proponen que la coexistencia de ambas especies podría estar mayormente asociado a procesos ecológicos que a históricos.

3.7 Estudios de macroalgas rojas en México bajo enfoques filogeográficos.

Los estudios que involucran métodos filogeográficos son escasos, en total se cuenta con cinco trabajos realizados bajo esta aproximación, de los cuales cuatro trabajos se enfocan en algas rojas, sin embargo, únicamente tres son de especies pertenecientes a la familia Gracilariaceae. El trabajo de García-Rodríguez *et al.* (2013), se enfocó en un estudio aproximado a la filogeografía de *Gracilaria parvispora* I.A. Abbott, para describir el patrón de distribución de esta especie a fin de detectar su introducción en las regiones templadas.

Núñez Resendiz *et al.* (2015, 2016), realizaron un estudio de dos especies del género *Gracilaria* con distribución simpátrica en el Atlántico mexicano: *G. cornea* J. Agardh y *G.*

usnoides (C. Agardh) J. Agardh, cabe mencionar que en el momento del estudio se encontraban bajo el nombre *Hydropuntia cornea* (J. Agardh) M.J. Wynne e *H. usneoides* (C. Agardh) Gurgel & Fredericq, respectivamente. La problemática de estas especies radica en la superposición de sus caracteres morfológicos en un espectro de plasticidad fenotípica, que, sumado a la superposición de sus intervalos de distribución, dio origen a la formación del complejo *G. cornea*/*G. usneoides*. A partir del análisis filogeográfico identificaron la formación de dos grupos con cierto grado de diferencia genotípica, y con base en el patrón de la distribución haplotípica hallado, y en conjunto con la explicación de su historia evolutiva y los aspectos geológicos asociados, identificaron un quiebre genético; el resultado de estos trabajos fue la evidencia una especiación reciente entre ambas especies, la cual no permitía observar diferencias morfológicas, y concluyeron en la formación un complejo críptico y en la independencia filogenética de ambas especies.

Otro trabajo realizado bajo enfoques filogeográficos es el de Palma Ortiz *et al.* (2017) con *Meristhotheca cylindrica* M.L. Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties, una especie de alga roja que presentaba conflictos taxonómicos derivados del espectro de variación morfológica que exhiben sus poblaciones. A partir de un análisis variación genética se identificaron nueve haplotipos estructurados en dos grupos y el análisis filogenético mostro grupo monofiléticos congruentes, los autores describen tres grupos genéticos estructurados al interior de las poblaciones de esta especie a lo largo de su distribución. Dos de ellas no correspondían a *M. cylindrica*, posteriormente fueron descritas, resultando la especie *M. spinella* M.L. Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties (Núñez Resendiz *et al.*, 2019b) y *Tepoztequiella rhizoidea* M.L. Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties (Núñez Resendiz *et al.*, 2018).

De acuerdo con esto, es evidente como los estudios bajo enfoques filogeográficos, además de permitir el descubriendo de nuevos linajes, así como la delimitación de especies que se encuentran dentro de complejos morfológicos, también ha facilitado la comprensión de cómo y cuales fueron son los procesos históricos que modelaron los patrones filogeográficos observados (Yow *et al.*, 2013; Núñez-Resendiz *et al.*, 2015).

4. JUSTIFICACIÓN

Gracilaria flabelliformis es una especie con amplia distribución en el Golfo de México y Caribe mexicano (García-García *et al.*, 2020), sin embargo, a lo largo de este intervalo de distribución presenta una elevada variabilidad morfológica como producto de su plasticidad fenotípica (Dreckmann 2012; Lyra *et al.*, 2015a). Esto ha provocado que su identificación se vea limitada, debido a que su variación morfología produce escasos caracteres que permiten discriminarla de otras especies de *Gracilaria* planas con distribución simpátrica (Vilchis *et al.*, 2022a), ocasionando una sobreposición de caracteres y una elevada complejidad para *G. flabelliformis*.

La problemática de la plasticidad fenotípica en *Gracilaria flabelliformis* representa un desafío significativo para comprender las dinámicas internas de esta especie a lo largo de su distribución geográfica. Esta variabilidad morfológica puede estar reflejando diferencias genéticas subyacentes que aún no han sido completamente exploradas. En este sentido, resulta crucial implementar análisis filogeográficos, los cuales no solo permitirán dilucidar la estructura genética presente dentro de la plasticidad, sino también profundizar en el conocimiento de su diversidad genética y de los procesos históricos que han dado forma a sus poblaciones y a su patrón de distribución.

Un estudio filogeográfico tiene el potencial de revelar novedades taxonómicas y ecológicas al identificar variantes genéticas que podrían estar asociadas a adaptaciones locales o barreras de conectividad entre poblaciones. (Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009). Además, cada uno de los aportes a la ficología promueve nuevas áreas de investigación y propicia el enriquecimiento de la diversidad, generando oportunidades de salvaguardar nuestros recursos ficológicos.

5. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.

- ¿Las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* constituyen unidades genéticamente homogéneas, o existe diferenciación genética significativa y estructura poblacional?
- Si hay diferenciación genética ¿El aislamiento geográfico entre las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* ha disminuido el flujo genético generando una diversidad y estructura genética?
- ¿Existe flujo génico entre las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* presentes en la costa del Golfo de México y el Caribe mexicano?
- ¿Se presenta variación genética entre las poblaciones de ambas regiones? Si existe esta variación genética en ambas regiones ¿hay diferencias morfológicas asociada?
- ¿Cuántos haplotipos de la especie *Gracilaria flabelliformis* se generan, y cuál será su patrón biogeográfico?
- ¿Existen procesos de especiación al interior de las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* en el Atlántico mexicano?

6. HIPÓTESIS

Si la variabilidad morfológica observada en *Gracilaria flabelliformis* es producto de la plasticidad fenotípica como respuesta a un ambiente dinámico y cambiante, entonces no habrá estructura ni diferenciación genética significativa al interior de las poblaciones del Golfo de México y Caribe mexicano.

7. OBJETIVOS

7.1 Objetivo general

- Determinar la variación genética de las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* en las costas del Golfo de México y Caribe mexicano.

7.2 Objetivos específicos

- Obtener secuencias nucleotídicas de los genes *rbcL* y COI-5P y, de las regiones espaciadoras de la RuBisCo y *cox2-3*.
- Obtener redes haplotípicas, mediante parsimonia estadística, a partir de las regiones espaciadoras de la RuBisCo y *cox2-3* de individuos de las localidades muestreadas.
- Describir la estructura genética al interior de las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*.
- Obtener medidas de la diversidad genética haplotípicas y nucleotídicas para las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*.
- Describir la distribución de la estructura genética al interior de las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*.

- Evaluar las relaciones genealógicas, así como determinar las distancias e índices de diversidad genética entre las poblaciones, para estimar posibles eventos históricos y geológicos que influyeron en la distribución geográfica actual de la especie en México.
- Examinar la estructura jerárquica de las poblaciones a partir de la construcción de árboles filogenéticos utilizando secuencias de los genes *rbcL* y COI-5P.
- Describir a detalle la morfología de *Gracilaria flabelliformis*.
- Caracterizar los patrones de distribución espacial de la variación genética y detectar posibles barreras genéticas.
- Determinar si existe alguna relación entre la distancia genética y la distancia geográfica.
- Determinar a que corresponde la variación genética, si es que la hay, en las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*.
- Describir la variación morfológica asociada a la variación genética en las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*.
- Explorar si existe un proceso de especiación al interior de las poblaciones y en su caso, discutir de cuál se trata.

8. MATERIAL Y MÉTODO

8.1 Características generales del Área de estudio

El océano Atlántico, es el segundo más extenso del planeta, abarca aproximadamente el 20% de la superficie terrestre y se extiende longitudinalmente desde la región del Ártico en el hemisferio norte hasta las aguas de la Antártida en el sur, delimitado al oeste por los

continentes americanos y al este por Europa y África (Fuglister, 1960). Entre sus características más relevantes se encuentra la compleja red de corrientes oceánicas que lo atraviesan, así como la elevada diversidad biológica que se presenta en sus numerosos ecosistemas costeros y marinos (Tomczak y Godfrey, 2003).

Particularmente en la región del Atlántico Tropical, se encuentra el Atlántico mexicano, el cual se conforma por dos grandes regiones: el Golfo de México y el Mar Caribe (Pedroche y Senties, 2003). Diversas regionalizaciones oceanográficas han sido propuestas con el fin de identificar subregiones específicas dentro del Atlántico mexicano, basándose en características como la dinámica de corrientes, los gradientes de temperatura y salinidad, entre otros factores. Una de estas clasificaciones que se ha descrito para el océano Atlántico y Pacífico mexicano, es la propuesta por Lara-Lara *et al.* (2008), basada en provincias marinas (Fig. 2). Específicamente para el Atlántico mexicano, esta clasificación subdivide el área en tres zonas: el suroeste del Golfo de México (IV), el Banco de Campeche (V) y el Caribe mexicano (VI). Esta clasificación refleja no solo las diferencias oceanográficas entre estas áreas, sino también las particularidades ecológicas y biológicas que las distingue: el suroeste del Golfo de México (IV) se caracteriza por una fuerte influencia de los ríos que desembocan en esta región, el Banco de Campeche (V) destaca por sus plataformas someras y la presencia de estructuras arrecifales, mientras que el Caribe mexicano (VI) presenta además de estructuras arrecifales, una mayor estabilidad térmica (Lara-Lara *et al.*, 2008).

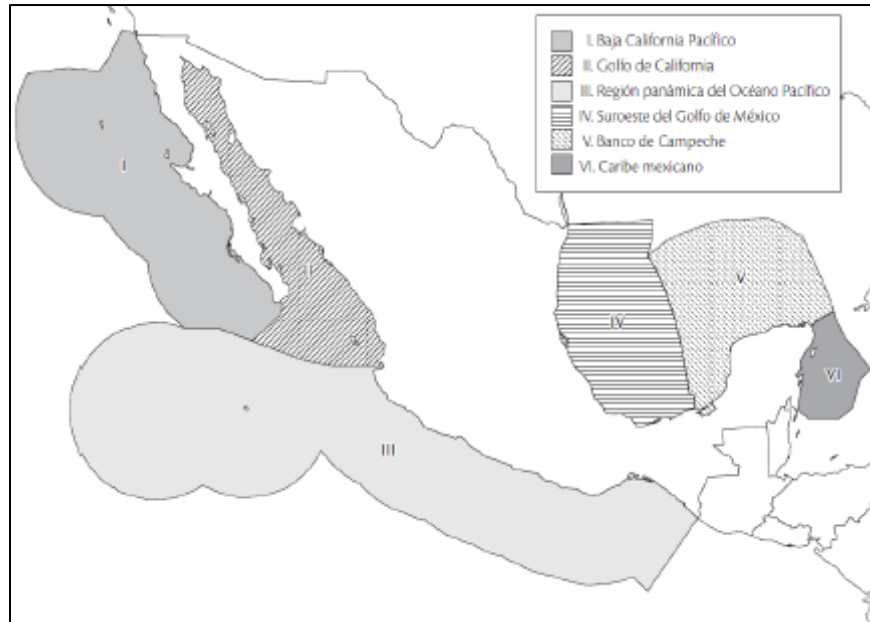


Figura 2. Provincias marinas (Lara-Lara *et al.*, 2008).

Otra clasificación, descrita por Wyrski (1967) y De la Lanza Espino (1991), es la regionalización de la zona económica exclusiva de México, la cual se divide en cinco áreas principales (Fig. 3): Pacífico Norte (PN), frente a los costas noroestes de México, desde la frontera con Estados Unidos hasta el sur de la Península de Baja California; Golfo de California (GC), ubicado entre la Península de Baja California y los estados de Sonora y Sinaloa; Pacífico Tropical (PT), desde el sur de la Península de Baja California hasta Chiapas; Golfo de México (GM), el cual abarca la costa oriental de México, desde Tamaulipas hasta la Península de Yucatán; y Caribe mexicano (CM), al sureste de México, abarca el estado de Quintana Roo.



Figura 3. Regiones oceanográficas de la zona económica exclusiva de México. PN: Pacífico norte, GC: Golfo de California, PT: Pacífico Tropical, GM: Golfo de México, CM: Caribe mexicano. (Wyrcki, 1967; De la Lanza Espino, 1991).

Una regionalización mayormente empleada es la clasificación del Atlántico mexicano en dos grandes unidades biogeográficas: el Golfo de México, conformado por Tamaulipas, Veracruz, Tabasco y Campeche; y el Caribe mexicano integrado por Yucatán y Quintana Roo (Spalding *et al.*, 2007). Esta clasificación fue la empleada para la presente tesis. Ambas regiones presentan características oceanográficas y climáticas distintas (De la Lanza Espino, 1991). El Golfo de México caracterizado por ser un sistema marino semicerrado, que recibe importantes descargas de agua dulce de los principales ríos de México, lo que influye en sus características físico-químicas y en la dinámica de nutrientes. En contraste, el Mar Caribe es más cálido y salino, con una mayor influencia de corrientes marinas, como la corriente del Caribe. El clima en general de estas dos regiones es principalmente tropical, caracterizado por temperaturas cálidas durante todo el año y una temporada de lluvias (Ortiz-Pérez y De la Lanza Espino, 2006).

8.1.1 Oceanografía

La Corriente del Caribe es una de las principales fuerzas que modelan la dinámica oceánica del Caribe mexicano. Esta corriente, forma parte de un sistema mayor de corrientes conocido como Corriente del Atlántico Ecuatorial (Johns *et al.*, 2002; Muller-Kranger *et al.*, 2015; PalaciosPalacios-Hernández *et al.*, 2017). La Corriente del Caribe es una extensión del flujo de aguas calientes del Atlántico Ecuatorial, que inicialmente fluye hacia el oeste a través de las Antillas menores, y al entrar en el Mar Caribe, sigue una trayectoria que recorre la costa norte de América del Sur y América Central, siendo una dirección hacia el noroeste (Johns *et al.*, 2002). El volumen de agua que transporta esta corriente es significativo, siendo un vector crucial para la transferencia de calor y salinidad (Schmitz y McCartney, 1993).

Cuando la Corriente del Caribe llega a la región del Caribe mexicano, al sureste de la Península de Yucatán, se encuentra con el Estrecho de Yucatán, una zona de transición clave que conecta el Mar Caribe con el Golfo de México. En esta región, la corriente se acelera debido a la reducción del ancho del pasaje, generando una bifurcación de la corriente, una parte entra al Golfo de México, donde forma la Corriente del Lazo, mientras que otra parte continúa su trayecto como la Corriente del Golfo (Sheinbaum *et al.*, 2002; Badan *et al.*, 2005; Oey *et al.*, 2005; Palacios-Hernández *et al.*, 2017).

La interacción de la Corriente del Caribe con la topografía submarina del estrecho de Yucatán y la plataforma de Yucatán, genera complejas dinámicas oceanográficas en la región. La topografía del fondo marino, caracterizada por pendientes abruptas y canales profundos, influye directamente en la circulación de las corrientes, promoviendo la formación de remolinos ciclónicos y anticiclónicos (Bello-Fuentes *et al.*, 2021).

En lo que respecta a las características oceanográficas al interior del Golfo de México, esta región presenta una dinámica compleja influenciada por diversos factores, como la interacción de corrientes oceánicas, el aporte de aguas continentales y surgencias marinas. Uno de los elementos clave de esta dinámica es la Corriente del Lazo, una extensión de la Corriente del Caribe, al ingresar al Golfo de México a través del Estrecho de Yucatán, la Corriente del Lazo produce un giro anticiclónico (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2014; Meunier *et al.*, 2018). Este giro domina gran parte de la circulación del Golfo y esta influenciado tanto por la topografía submarina como por los vientos dominantes en la región (Martínez-López y Parés-Sierra, 1998).

A medida que la Corriente del Lazo avanza, la interacción con los remolinos del Caribe y las diferencias en las profundidades del océano, influyen en el desprendimiento de remolinos anticiclónicos que se desplazan hacia el interior del Golfo de México con dirección al oeste impactando en el litoral norte de Veracruz. En esta región, se forman dos nuevos giros: uno hacia el norte, con dirección al estrecho de Florida, formando parte de la Corriente del Golfo, que finalmente se dirige hacia el Atlántico Norte, mientras que el otro flujo presenta una dirección hacia Campeche (Murphy *et al.*, 1999; Sheinbaum *et al.*, 2002; Oey *et al.*, 2005; Alvera-Azcárate *et al.*, 2009; Athie *et al.*, 2011; Diaz-Flores *et al.*, 2017; Vilchis *et al.*, 2018; Androulidakis *et al.*, 2021).

Los vientos que se presentan al interior del Golfo de México, en conjunto con la forma cóncava de esta región, generan un patrón de corrientes estacionales, en algunas áreas, estas corrientes se desplazan con un flujo ciclónico, es decir en sentido antihorario en el hemisferio norte, mientras que otras se presenta un flujo anticiclónico (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003). Durante los meses de otoño e invierno, las corrientes a lo largo de las costas de Tamaulipas y Veracruz

tienden a desplazarse hacia el sur, siguiendo un patrón ciclónico, mientras que, en Campeche y Yucatán, van predominantemente en sentido anticiclónico (Aguirre, 2002). Durante el verano, los vientos que soplan sobre la plataforma de Tamaulipas y Veracruz adquieren una componente hacia el norte, lo que provoca que las corrientes en esa región también se dirijan mayormente en esa dirección (Cao-Romero, 2002).

8.1.2 Geología

El Golfo de México es una cuenca semicerrada, cuya formación y geología están profundamente ligadas a procesos tectónicos que datan del Mesozoico. Su origen se remonta a la separación de los continentes durante la fragmentación del supercontinente Pangea, cuando la apertura del Atlántico Norte y el movimiento de las placas tectónicas dieron lugar a la creación de esta cuenca marina hace aproximadamente 200 millones de años (Salvador, 1991). La estructura geológica del Golfo de México está dominada por tres grandes provincias: la plataforma continental, la cuenca profunda y los arcos y fallas. La plataforma continental es particularmente amplia en la región norte, frente a las costas de Estados Unidos, mientras que, frente a las costas mexicanas, es más estrecha especialmente donde se encuentra el Talud de Campeche (García-Reyes y Dymont, 2021).

Las estructuras tectónicas que rodean el Golfo de México, como el Arco de la Florida y la Península de Yucatán, han jugado un papel clave en la evolución geológica de la región. Estas estructuras están relacionadas con la actividad tectónica pasada y forman los límites geológicos de la cuenca, mientras que el Cinturón plegado de la Sierra Madre Oriental y las Plataformas de Yucatán y Campeche marcan los límites continentales del Golfo de México (Sawyer *et al.*, 1991).

Particularmente el Bloque de la Península de Yucatán, cuyo origen es pangeico continental, se separó del Bloque Lousiana-Texas al momento de la apertura del Golfo de México, su posición actual tiene aproximadamente 130 millones de años (Willis y McElwain, 2002; Padilla y Sánchez, 2007). Aun sumergida del margen noroccidental del golfo en el Jurásico medio hace 180 millones de años, se desplazó con un giro contrario a las manecillas del reloj (Fig. 4), hasta su posición actual donde más reciente emergió (Vilchis *et al.*, 2018).



Figura 4. Desplazamiento del bloque de la Península de Yucatán a través del tiempo (Vilchis *et al.*, 2018).

Otro evento geológico importante que impactó en la región del Golfo de México y Caribe mexicano, fue el cierre del Istmo de Panamá, que ocurrió aproximadamente hace 3 millones de años. Durante el Cretácico Medio, hace 80 millones de años, comenzó la formación del Istmo de Tehuantepec, todavía en el Mioceno Temprano (hace 20 ma), había una brecha entre los continentes de América del Norte y América del Sur, permitiendo la conexión entre el océano Atlántico y Pacífico, que fluían con dirección Pacífico-Atlántico (Coates y Stallar, 2013). Con el tiempo y el movimiento de las placas tectónicas, se comenzaron a cerrar las

brechas, dando paso a la completa formación del istmo, que conecto América del Sur con América del Norte. Este evento geológico, tuvo impacto significativo en la circulación oceánica global, ya que altero radicalmente las corrientes en el océano Atlántico, obligando a estas a redirigir su flujo hacia el norte. Esta reorientación resulto en la formación de la Corriente del Golfo (Cowman y Bellwood, 2013).

8.2 Metodología de campo

El trabajo de campo se realizó en 10 localidades distribuidas entre el estado de Veracruz, Campeche (Golfo de México), Yucatán y Quintana Roo (Caribe mexicano) (Fig. 5).

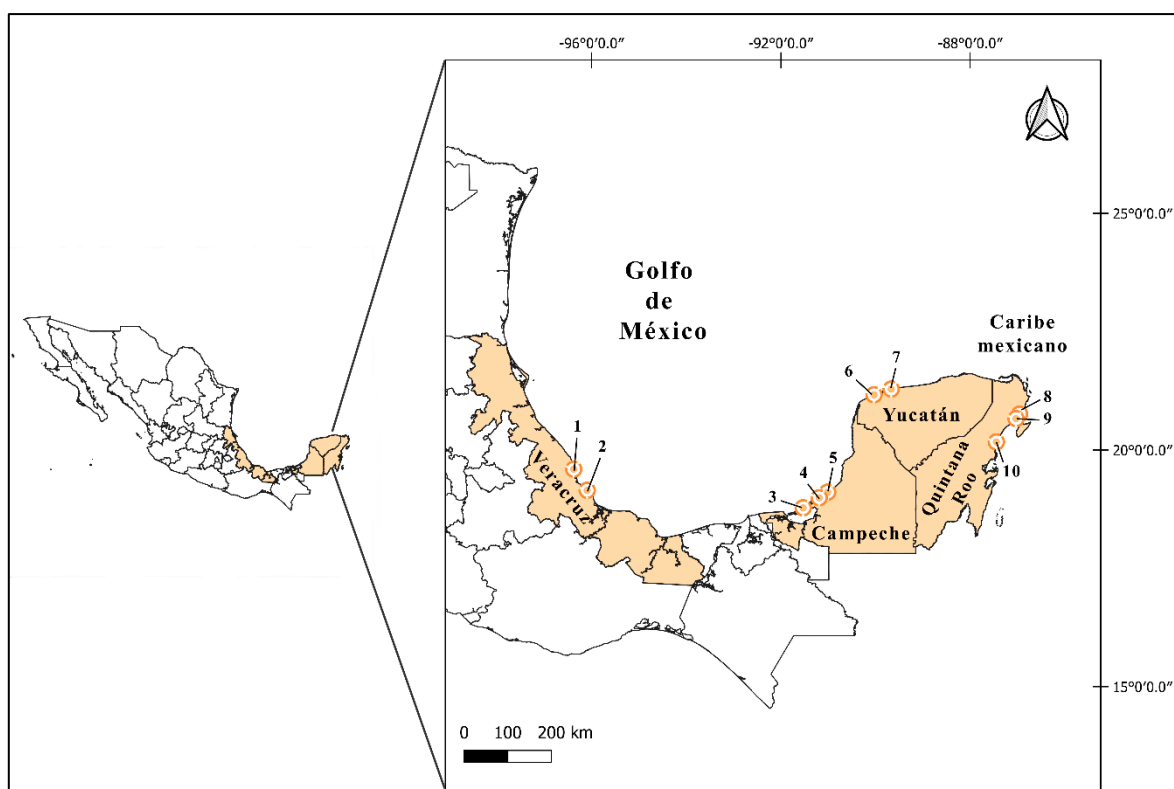


Figura 5. Mapa de las localidades muestreadas en el Golfo de México y el Caribe mexicano. Los círculos de color naranja indican la ubicación geográfica de los sitios de colecta y los números corresponden a cada localidad: 1. Morro de la Mancha, Veracruz; 2. Playa Mocambo-Costa de Oro, Veracruz; 3. Puerto Real, Campeche; 4. Sabancuy, Campeche; 5. Bahía Tortugas, Campeche; 6. Sisal, Yucatán; 7. Progreso, Yucatán; 8. Playa Paraíso, Quintana Roo; 9. Playa Xcalacoco Quintana Roo; 10. Playa Mirador, Tulum Quintana Roo.

Los muestreos se realizaron en la zona intermareal y submareal donde se colectaron individuos de *Gracilaria flabelliformis* que estuvieran dentro del espectro morfológico descrito por Gurgel *et al.* (2004a). Se colectaron individuos fijos a sustratos desprendiéndolos desde la base y también se colectaron individuos de arribazón que estuvieran frescos, pigmentados y con talos completos. Cada localidad fue tratada como una población y, en cada una se colecto un mínimo de 10 individuos (Tabla 2).

Tabla 2. Listado de localidades muestreadas en los estados del Golfo de México y Caribe mexicano. Para cada localidad se incluye la georreferencia, fecha de colecta y el número de individuos muestreados por población.

Región	Estado	Localidades muestreadas	Georreferencias	Fecha de colecta	Número de individuos por localidad
Golfo de México	Veracruz	Morro de la Mancha (MM)	19° 35' 40" N 96° 22' 41" W	sep-22	25
		Playa Mocambo-Costa de Oro (PM)	19° 8' 54" N 96° 5' 39" W	sep-22	40
		Puerto Real (PR)	18° 46' 42" N 91° 31' 49" W	sep-23	5
	Campeche	Sabancuy (SA)	18° 59' 26" N 91° 11' 29" W	sep-23	13
		Bahía Tortugas (BT)	19° 6' 31" N 91° 0' 45" W	sep-23	23
		Progreso (PY)	21° 17' 15" N 89° 40' 2" W	sep-23	0
Caribe mexicano	Yucatán	Sisal (SI)	21° 10' 1" N 90° 1' 58" W	sep-23	0
	Quintana Roo	Playa Paraíso (PP)	20° 45' 31" N 86° 57' 26" W	ene-24	16
		Playa Xcalacoco (PX)	20° 39' 45" N 87° 1' 55" W	ene-24	14
		Playa Mirador, Tulum (TU)	20° 10' 17" N 87° 26' 53" W	ene-24	15

Posterior al muestreo en campo, de cada uno de los individuos colectados se cortó un fragmento de aproximadamente 2 cm de los ápices de las ramas, el cual se limpió y preservó en sílica gel para su secado y posterior análisis molecular. El resto del talo también se limpió de epifitas, arena y otro material biológico adherido, posteriormente fue prensado, montado en hoja de herbario y fotografiado. Estos ejemplares fueron integrados a la colección de algas del Herbario Metropolitano UAMIZ México (Thiers, 2022), el número de herbario se asignó por población. En el Apéndice 1 se muestra un resumen de los individuos empleados en este trabajo, con su clave de campo, código de voucher y localidad a la que pertenece.

8.3 Análisis molecular

8.3.1 Extracción de ADN

A partir de ~10 mg de tejido seco, se realizó la extracción de ADN empleando el Kit DNeasy Plant Mini Kit (Quiagen, Valencia, CA, USA), con modificaciones menores a la técnica del fabricante. Se asignaron claves para la extracción de cada individuo (Apéndice 1), el microtubo de 2 mL resultante con un volumen conocido ADN genómico se almaceno a -4°C.

8.3.2 Amplificación vía PCR

La amplificación se llevó a cabo utilizando cuatro marcadores específicos: para cloroplasto se amplificó la región espaciadora RuBisCo y la subunidad larga *rbcL*; de la mitocondria se amplificó la región espaciadora *cox2-3* y COI-5P (Apéndice 1).

Las condiciones de amplificación vía PCR (Polymerase Chain Reaction, por sus siglas en ingles) para cada uno de los marcadores utilizados se estableció según las modificaciones establecidas por Núñez Resendiz *et al.* (2015). Para la región RuBisCo se emplearon los

oligonucleótidos Spacer F y Spacer R (Maggs *et al.*, 1992); para *rbcL* se amplificó con los oligonucleótidos, F8 (Shimada *et al.*, 1999) y R1381 (Freshwater y Rueness, 1994); en cuanto a *cox2-3* y COI-5P, se utilizaron los oligonucleótidos *cox2-for* y *cox3-rev* (Zuccarello *et al.*, 1999) y GazF1 y GazR1 (Saunders, 2005) respectivamente (Tabla 3). La amplificación de cada uno de los cuatro marcadores se realizó mediante el Taq PCR Core Kit (Qiagen), el volumen total de PCR por muestra fue de 25 µl. La verificación de la amplificación vía PCR se comprobó mediante electroforesis en gel de agarosa.

Tabla 3. Marcadores moleculares y secuencia de los oligonucleótidos empleados en el presente trabajo con su respectiva referencia bibliográfica.

Marcador molecular	Oligonucleótido	Secuencia	Referencia
Espaciadora de RuBisCo	Spacer F	TGTGGACCTCTACAAACAGC	Maggs <i>et al.</i> , 1992
	Spacer R	GTAAACCCCATAGTTCCCAAT	
<i>rbcL</i>	F8	GGTGTAATTCCATACGCTAAAATG	Shimada <i>et al.</i> , 1999
	R1381	ATCTTTCCATAGATCTAAAGC	Freshwater y Rueness, 1994
<i>cox2-3</i>	<i>cox2-for</i>	GTACCWTCITTTDRGRRKDAAATGTGATGC	Zuccarello <i>et al.</i> , 1999
	<i>cox3-rev</i>	GGATCTACWAGATGRAAWGGATGTC	
COI-5P	GazF1	TCAACAAATCATAAAGATATTGG	Sounder, 2005
	GazR1	ACTTCTGGATGTCCAAAAAYCA	

Los región espaciadora *cox2-3* y el gen COI-5P tuvieron un bajo éxito de amplificado, por lo que se realizaron diferentes tratamientos de amplificado modificando los volúmenes de los elementos que integran la mezcla maestra del Taq PCR Core Kit (Qiagen), así como las condiciones de amplificado, sin embargo, el éxito conseguido fue del 20%, por lo que se consideró continuar únicamente con la región espaciadora de RuBisCo y el gen *rbcL* que tuvieron un éxito de amplificado del 100%.

8.3.3 Purificación y secuenciación

Los productos de PCR fueron purificados con el kit QIAquick Purification de Qiagen (Qiagen, Valencia, CA, USA) siguiendo la técnica del fabricante, posteriormente se verificó la purificación mediante electroforesis en gel de agarosa. Los productos purificados fueron enviados al Laboratorio de Secuenciación Genómica del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

8.4 Análisis de datos

Las secuencias obtenidas se limpiaron, editaron y alinearon utilizando el programa Bioedit (Hall, 1999) y Seaview v.5.0.5 (Gouy *et al.*, 2010), a partir de estos softwares se generaron matrices de datos para cada marcador y se realizaron análisis por set de datos de acuerdo con la finalidad de cada marcador, las regiones espaciadoras se emplearon para los análisis intraespecífico, mientras que el gen *rbcL* y COI-5P para los análisis interespecífico.

8.4.1 Análisis intraespecífico de secuencias de ADN

8.4.1.1 Variación y diversidad genética

A partir de una matriz genética en formato FASTA (.fas) de la región espaciadora de RuBisCo, se calcularon los parámetros de variación y diversidad genética para cada población y para el conjunto total de datos poblacionales, utilizando el programa DNASP v.6.12.01 (Rozas *et al.*, 2017). Las medidas calculadas fueron: número de sitios segregantes (S), número de haplotipos (H), diversidad haplotípica (Hd) y diversidad nucleotídica (π).

8.4.1.2 Análisis de haplotipos

A partir de una matriz genética en formato NEXUS (.nex) obtenida en DNASP v.6.12.01 (Rozas *et al.*, 2017), se construyeron redes de parsimonia estadística mediante el programa Pop Art v.4.8.4 (Leigh y Bryant, 2015), para la evaluación de las relaciones y distribución de haplotipos, así como la determinación de la existencia de una estructura genética de las poblaciones.

8.4.1.3 Estructura y diferenciación genética

El flujo génico se obtuvo a partir de las tasas de migración entre poblaciones (N_m), obtenidas bajo diferentes modelos, así mismo se calculó el índice de fijación (F_{ST}) por medio de una matriz en formato FASTA (.fas) analizada en el programa DNASP v.6.12.01 (Rozas *et al.*, 2017).

A partir de la matriz en formato FASTA (.fas) del conjunto total de datos poblacionales y empleando el software GenAIEx v.6.5 (Peakall y Smouse, 2005, 2012), se calculó la diferenciación genética poblacional por pares (Φ_{PT}) y se llevó a cabo el análisis de varianza molecular (AMOVA, por sus siglas en inglés) entre y dentro las poblaciones y las regiones geográficas (Golfo de México y Caribe mexicano). La significancia de estos análisis se determinó basándose en 999 permutaciones. Las regiones fueron definidas de acuerdo con la regionalización establecida (GM: Veracruz y Campeche; CM: Quintana Roo) (Spalding *et al.*, 2007).

Para la caracterización de los patrones de distribución espacial de la variancia genética y la detección de barreras genéticas, a partir de una matriz genética con formato ARP (.arp) (Apéndice 2) y una matriz de distancias geográficas en formato GEO (.geo) (Apéndice 3), se

aplicó un análisis espacial de la varianza molecular (SAMOVA, por sus siglas en inglés) con el programa SAMOVA v.1.0 (Dupanloup *et al.*, 2002), utilizando 1000 pasos de anidamiento simulado, y predefiniendo una corrida inicial con 2 a 5 grupos, para definir el agrupamiento adecuado para las poblaciones de acuerdo con los valores obtenidos en el análisis.

8.4.1.4 Pruebas de neutralidad e historia demográfica

Para examinar la demografía histórica, se realizó el análisis de distribución de desajuste “Distribución Mismatch” (Rogers y Harpending, 1992) a partir de una matriz genética en formato FASTA (.fas). Este análisis incluyó un bootstrap de 1000 réplicas para comprobar el ajuste de la distribución observada con la distribución esperada. Además, se obtuvieron parámetros de neutralidad y eventos demográficos mediante el cálculo los índices D de Tajima (Tajima, 1989) y F_s de Fu (Fu, 1997), también con un grado de significancia de 1000 réplicas. Estos índices, basados en la diversidad haplotípica, permiten evaluar los eventos de expansión poblacional, cuellos de botella o eventos de selección (Núñez Resendiz *et al.*, 2015), estos análisis se realizaron mediante el programa DNASP v.6.12.01 (Rozas *et al.*, 2017).

8.4.1.5 Prueba de Mantel

Se aplicó una prueba de Mantel en el programa GenAlEx v.6.503 (Peakll y Smouse, 2012), en cual se basó en el análisis comparativo de dos matrices: la matriz de los estimados pareados de Φ_{PT} obtenidos en el apartado de estructura y diferenciación genética; y la matriz de distancias genéticas en formato GEO (.geo) (Apéndice 4), la cual se configuro mediante un análisis pareado de distancias geográficas dentro de GenAlEx v.6.503 (Peakll y Smouse, 2012) a partir de las coordenadas de GPS de las localidades muestreadas (Tabla 2;

excluyendo Yucatán). Para evaluar la significancia estadística, se eligieron 999 permutaciones y se obtuvo el valor del coeficiente de correlación de Pearson, denominado en la prueba como correlación de Mantel (r_m) (Diniz-Filho *et al.*, 2013).

8.4.2 Análisis interespecífico de secuencias de ADN

8.4.2.1 Análisis filogenético

Las secuencias obtenidos a partir del gen *rbcL* fueron comparadas con secuencias publicadas en GenBank mediante un análisis BLAST en NCBI (National Center for Biotechnology Information) para determinar la correspondencia genética. Una vez ensambladas y editadas las secuencias de *rbcL*, se hizo un alineamiento en BioEdit v. 7.0.5 (Hall, 1999) con secuencias del GenBank de otras especies del género *Gracilaria* (Apéndice 5) y como grupo externo dos especies del género *Gracilariopsis*.

Los análisis filogenéticos se efectuaron mediante inferencia bayesiana (IB) empleando el programa Mr Bayers 3.2.2 (Ronquist *et al.*, 2012). Con base en la prueba de razón de máxima verosimilitud implementada en el software TOPALi v.2 (Milne *et al.*, 2009), se seleccionó mejor modelo de evolución de secuencias para el conjunto de datos. El modelo seleccionado para el conjunto de datos fue GTR+G (General Time Reversible + Gama Distribution). Se emplearon cuatro cadenas de Markov Monte Carlo, comenzando con un árbol aleatorio y muestreando los datos cada 1000 iteraciones para 1×10^6 generaciones, descartando el primer 25% de los árboles (calentamiento de las cadenas).

8.4.2.2 Distancias genéticas

Se estimaron distancias genéticas corregidas y no corregidas (*p*-distances) a partir de una matriz modificada con las secuencias de los haplotipos resultantes de la espaciadora de RuBisCo y una matriz del gen *rbcL*, usando el programa MEGA X (Kumar *et al.*, 2018), con 1000 réplicas de *bootstrap*.

8.5 Análisis morfológico

Se realizaron observaciones detalladas de la morfología externa de todos los ejemplares de *Gracilaria flabelliformis* colectados, analizando las secciones basal, media y apical. Se evaluaron características como forma del ápice, el tipo de terminación del ápice, número de ramificaciones, el grosor del talo y la longitud. Una vez identificadas las diferencias de entre los individuos de cada población, los ejemplares se clasificaron en diferentes morfotipos.

9. RESULTADOS

9.1 Análisis intraespecífico

Los resultados asociados a la variación genética de las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* que se obtuvieron a partir de la región espaciadora de la RuBisCo reveló lo siguiente.

9.1.1 Variación genética

El conjunto de datos analizados de las ocho poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* consistió en 124 secuencias con 266 pb (pares de bases) de longitud, de las cuales siete sitios fueron informativos (Tabla 4), lo que representa el 2.6% de variación para ese gen en las

poblaciones estudiadas. A partir de los siete sitios variables se definieron 10 haplotipos (R1-R10) para el conjunto de datos de la espaciadora de RuBisCo. Las 124 secuencias fueron publicadas en el GenBank (Apéndice 6).

Tabla 4. Proporción de sitios variables en secuencias de ADN de *Gracilaria flabelliformis* para haplotipos de la región espaciadora de la RuBisCo. El punto indica misma base respecto de la secuencia del haplotipo R1.

Haplotipos	Sitios variables en las secuencias de ADN						
	66	94	172	178	188	191	232
R1	A	T	G	C	A	G	C
R2	.	G	T	T	G	.	.
R3	T	G	T	T	G	.	.
R4	.	G	T	T	.	C	.
R5	T
R6	T
R7	T	T
R8	.	.	T	.	G	.	.
R9	.	.	T	T	G	.	.
R10	G	.	.

9.1.2 Medidas de diversidad genética

Para el conjunto de datos de *Gracilaria flabelliformis* con la región espaciadora de la RuBisCo se encontraron 10 haplotipos, siete sitios parsimoniosamente informativos con siete mutaciones y 259 sitios invariables. Los estimados de diversidad general al interior de *G. flabelliformis* revelaron una diversidad haplotípica (Hd) de 0.5266 y nucleotídica (π) de 0.00659. La mayor diversidad genética fue encontrada en el Morro de la Mancha ($Hd= 0.682$ y $\pi= 0.00313$), seguido por Playa Mocambo-Costa de Oro ($Hd= 0.583$ y $\pi= 0.00599$). Para las poblaciones de Campeche, en Puerto Real y Sabancuy la diversidad nucleotídica y haplotípica calculada fue de cero, no hubo variación genética, únicamente en Bahía Tortugas se obtuvieron valores de diversidad ($Hd = 0.166$ y $\pi = 0.0025$). En Quintana Roo, las tres poblaciones estudiadas tampoco mostraron variación genética, sus valores de diversidad

calculados fueron nulos. El número de haplotipos y sitios segregantes por población se muestran en la Tabla 5.

Tabla 5. Medidas de diversidad genética para las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* basadas en secuencias de la región espaciadora de la RuBisCo. N: tamaño de la población. H: número de haplotipos. S: número de sitios segregantes. Hd: diversidad haplotípica. π : diversidad nucleotídica.

Población	N	H	S	Hd	π
Morro de la Mancha (MM)	12	4	2	0.682	0.00313
Playa Mocambo-Costa de Oro (PM)	40	7	6	0.583	0.00599
Puerto Real (PR)	3	1	0	0	0
Sabancuy (SA)	10	1	0	0	0
Bahía Tortugas (BT)	23	2	4	0.166	0.0025
Playa Paraíso (PP)	13	1	0	0	0
Playa Xcalacoco (PX)	12	1	0	0	0
Playa Mirador, Tulum (TU)	11	1	0	0	0
Total	124	18	12	1.431	0.01162
General				0.5266	0.00659

9.1.3 Análisis de haplotipos

La red de parsimonia estadística reveló la presencia de 10 haplotipos (R1-R10) interconectados en un único haplogrupo (Fig. 6), separado cada uno por un paso mutacional, excepto entre en haplotipo R2 y R4 en donde se presentaron dos pasos mutacionales. El haplotipo dominante R1, se infirió como el posible haplotipo ancestral tanto por su frecuencia en las poblaciones (81 individuos de los 124 secuenciados), como por el número de conexiones con el resto de los haplotipos, el segundo haplotipo con mayor número de secuencias agrupadas fue el haplotipo R2 (27/124 individuos).

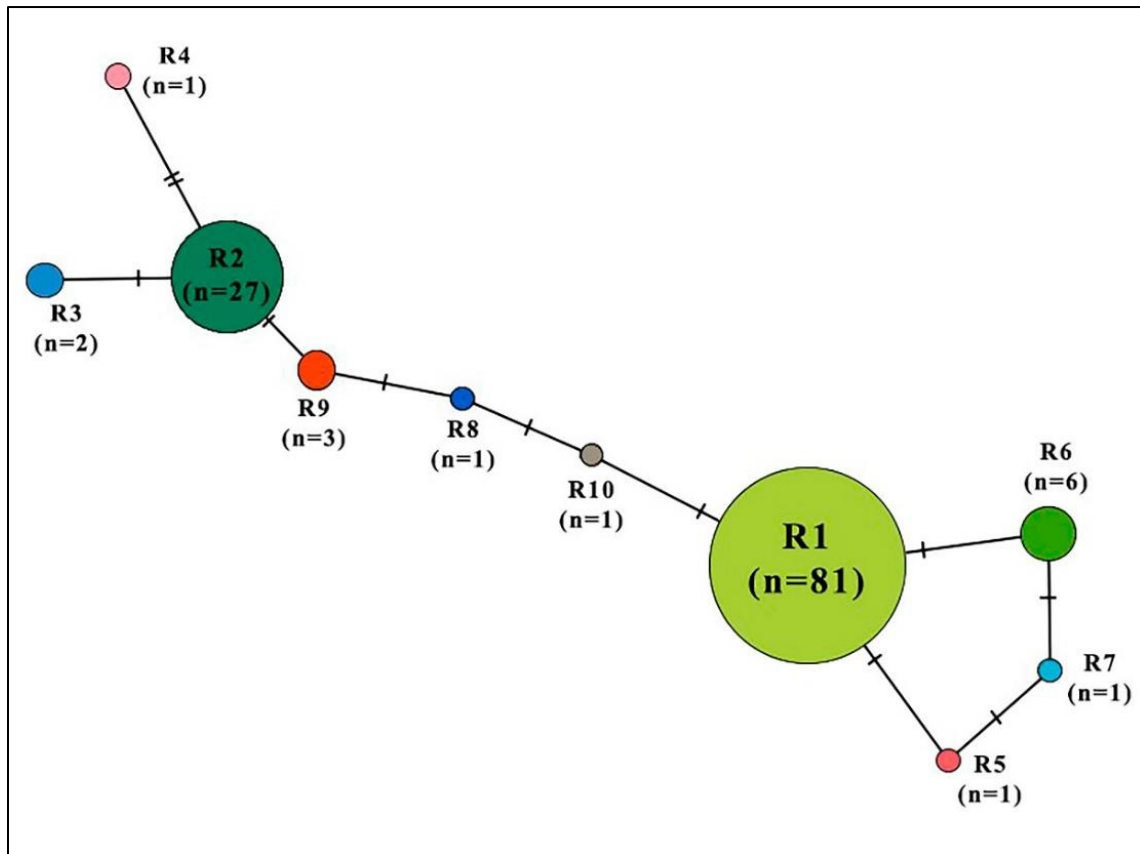


Figura 6. Red de parsimonia estadística de *Gracilaria flabelliformis*. Las barras cruzadas representan el número de pasos mutacionales entre dos haplotipos. Las líneas representan conexiones parsimoniosas entre haplotipos con una probabilidad superior al 95%. n= número de secuencias que pertenecen a cada haplotipo.

Al interior de la red, el haplotipo R1 se separó de R2 por cuatro pasos mutacionales, con cambios de T-G, G-T, C-T y A-G en las posiciones 94, 172, 178 y 188 respectivamente. Estos cambios pertenecen a los haplotipos intermedios que se formaron entre el haplotipo R1 y R2, que son: R10 con un cambio en la posición 188, R8 con cambios en las posiciones 172 y 188, y R9 con cambios en las posiciones 172, 178 y 188. Por otro lado, el haplotipo R2 se separó de R3 y R4 por uno y dos pasos mutacional respectivamente: de R3 con un cambio de A-T en la posición 66, y de R4 con un cambio de G-A en la posición 188 y de G-C en la posición 191. Finalmente, los haplotipos R5, R6 y R7 los cuales se formaron a partir del haplotipo R1, presentaron una separación de un paso mutacional entre R1 y R5 por un cambio

de A-T en la posición 66 y entre R1 y R6 un cambio en la posición 232 de C-T. El haplotipo R7 se formó a partir de R5 y R6, y se encuentra separado de R1 por dos pasos mutacionales, correspondientes a los cambios en las posiciones 66 y 232 (Tabla 4). Los haplotipos R4, R5, R7, R8 y R10 fueron únicos, presentes solo en un individuo, el resto fueron compartidos por más de un individuo.

9.1.4 Distribución haplotípica

De acuerdo con el análisis de la región espaciadora de la RuBisCo se encontraron 10 haplotipos distribuidos en las ocho localidades estudiadas (Fig. 7).

El haplotipo ancestral R1 mostro una amplia distribución con su presencia en las ocho localidades muestreadas, particularmente en cinco de estas fue el único haplotipo hallado: Puerto Real y Sabancuy en Campeche; Playa Paraíso, Playa Xcalacoco y Playa Mirador (Tulum) en Quintana Roo. Caso contrario del haplotipo R2, aunque fue el segundo haplotipo que presento el mayor número del total de individuos (27), únicamente se encontró en dos localidades: en Playa Mocambo-Costa de Oro en Veracruz y en Bahía Tortugas en Campeche.

La mayor diversidad haplotípica se encontró en Veracruz, donde estuvieron presentes los 10 haplotipos identificados. Particularmente, ocho de estos haplotipos se encontraron restringidos a este estado, sin registro de su presencia en las poblaciones de Campeche y Quintana Roo. A su vez, estos ocho haplotipos al interior de las dos poblaciones de Veracruz se presentaron como haplotipos exclusivos para cada una, ya que no se comparten ente ellas, únicamente el haplotipo ancestral R1, que es compartido por todas las poblaciones. Los

haplotipos exclusivos de Playa Mocambo-Costa de Oro fueron R3, R4, R8, R9 y R10, mientras que en el Morro de la Mancha los haplotipos R5, R6 y R7.

En el Morro de la Mancha el haplotipo R6 fue el más abundante, presente en seis de los 12 individuos que pertenecen a esa población, lo que corresponde a una frecuencia del 50% para este haplotipo en esa localidad. En cambio, los haplotipos R5 y R7 presentaron una frecuencia del 8.5%, ya que solo estuvieron presentes en un individuo cada uno, el resto de los individuos (4) presentaron el haplotipo R1. Por otro lado, en Playa Mocambo-Costa de Oro el haplotipo R2 fue el dominante con una frecuencia del 62.5%, presente en 25 de los 40 individuos estudiados en esa localidad, seguido por R1 con una frecuencia del 17.5%. Los demás haplotipos mostraron frecuencias por debajo del 8% en esa población, R3 y R9 se presentaron en dos (5%) y tres (7.5%) individuos respectivamente, mientras que R4, R8 y R10 únicamente se presentaron en un individuo cada uno, la frecuencia para estos haplotipos fue del 2.5% (Apéndice 6).

Para las poblaciones de Campeche y Quintana Roo, la diversidad haplotípica fue prácticamente nula, con solo un haplotipo presente (R1), a excepción de Bahía Tortugas donde también se presentó el haplotipo R2, aunque solo en dos de los 23 individuos estudiados. En contraste con la heterogeneidad haplotípica que se observó en Veracruz, las poblaciones de Campeche y Quintana Roo exhibieron una marcada monotonía haplotípica.

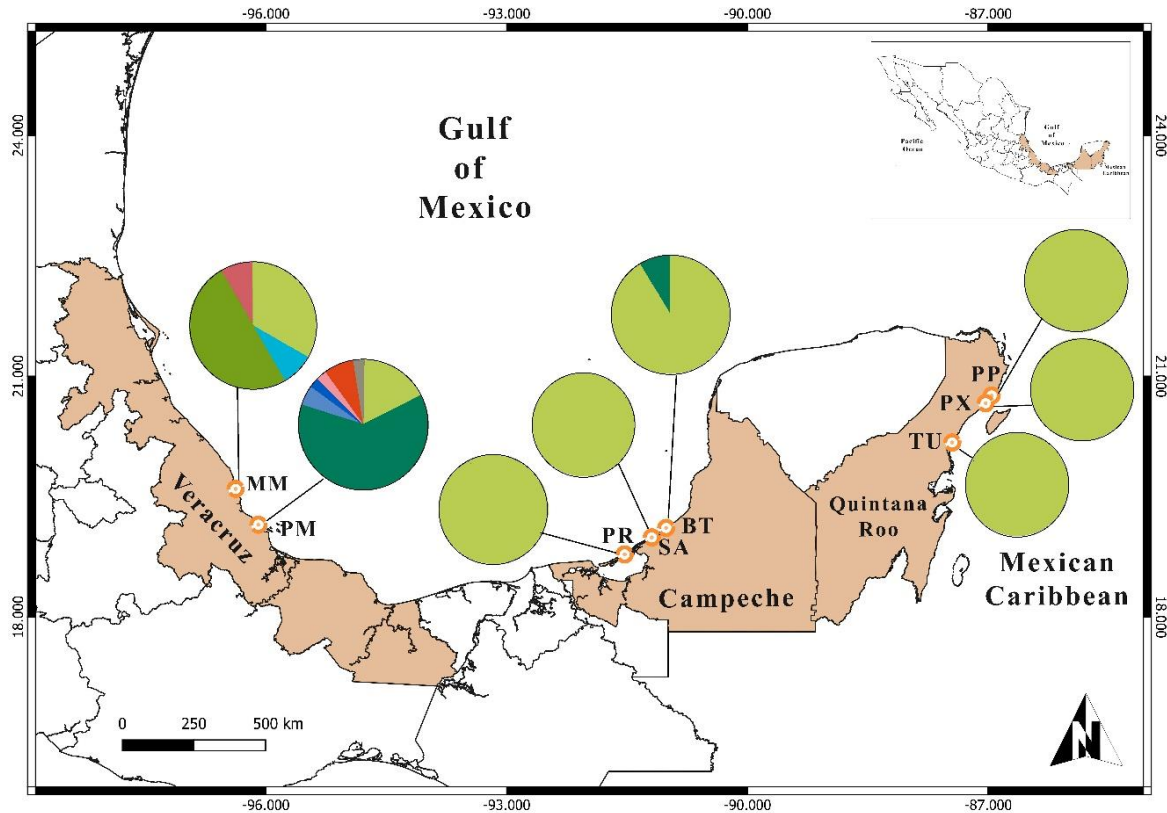


Figura 7. Distribución geográfica de los haplotipos de *Gracilaria flabelliformis*. El color del grafico circular en el mapa corresponde al utilizado en la red haplotípica. MM: Morro de la Mancha; PM: Playa Mocambo-Costa de Oro; PR: Puerto Real; SA: Sabancuy; BT: Bahía Tortugas; PP: Playa Paraíso; PX: Playa Xcalacoco; TU: Playa Mirador, Tulum.

9.1.5 Medidas de diferenciación y estructura

9.1.5.1 Flujo genético

A partir de la información proporcionada de los datos haplotipos y mediante el modelo de Nei (1973), se obtuvo una tasa de migrantes calculada de $Nm = 0.59$ con un valor de $Gst = 0.45838$. Las tasas de migración calculadas a partir de datos de secuencias nucleotídicas fueron: con base en el modelo de Nei (1982), $Nm = 0.33$ con una $\Delta St = 0.00393$ y $\Gamma St = 0.605163$; con base en el modelo de Lynch y Crease (1990, con la corrección de

Jukes y Cantor) el valor obtenido fue $N_m = 0.29$ con un valor de $N_{st} = 0.63007$; y, con base en el modelo de Hudson, Slatkin y Maddison (1992), $N_m = 0.29$ con una $F_{ST} = 0.62945$.

9.1.5.2 Análisis de varianza molecular (AMOVA)

La evaluación de la estructura jerárquica de varianza para el conjunto de datos de la región espaciadora de la RuBisCo en las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*, obtenida mediante el análisis de varianza molecular (AMOVA), arroja valores de diferenciación genética de moderados a altos basados en los estadísticos de Phi (Φ), con un valor bajo de flujo genético ($N_m = 0.337$). El AMOVA reveló una diferenciación significativa entre las poblaciones, respaldada por el valor de Φ_{PT} ($\Phi_{PT} = 0.529$, $P < 0.001$), que corresponde al 9% de la varianza explicada. Aunque la mayor parte de la variación genética se observó entre las regiones (51%), la diferenciación entre ellas fue significativamente baja ($\Phi_{RT} = 0.140$, $P = 0.001$). El 40% restante de la varianza se presentó dentro de las poblaciones, donde también se observó una diferenciación significativa ($\Phi_{PR} = 0.452$, $P < 0.001$). En la tabla 6 se presenta un resumen del AMOVA.

Tabla 6. Resumen del análisis de varianza molecular (AMOVA) para la región espaciadora de RuBisCo de *Gracilaria flabelliformis* que muestra la partición de la varianza genética dentro y entre poblaciones, y regiones geográficas (GM y CM). GL: Grados de libertad, SC: Suma de cuadrados, Cuadrados medios, VE: Varianza estimada, %V: Porcentaje de variación, Phi (Φ): Estadísticos de Phi, p : probabilidad estadística.

Fuente de variación	GL	SC	CM	VE	%V	Phi (Φ)	Valor	p
Entre regiones	1	4.342	4.342	0.043	51%	Φ_{RT}	0.14	0.001
Entre poblaciones	6	11.094	1.849	0.12	9%	Φ_{PR}	0.452	0.001

Dentro de las poblaciones	116	16.951	0.146	0.146	40%	Φ_{PT}	0.529	0.001
Total	123	32.387		0.31	100%			

9.1.5.3 Análisis de los valores de Φ_{PT} pareados

El análisis de diferenciación genético entre localidades, realizado mediante el cálculo de los valores pareados de Φ_{PT} (Tabla 7), indico que las poblaciones de Veracruz (PM y MM) presentaron una diferenciación genética significativa ($\Phi_{PT} > 0.25$, $p < 0.001$) entre estas mismas y con el total de poblaciones de Campeche y Quintana Roo. Por otro lado, para dos poblaciones de Campeche (PR y SA) y las tres de Quintana Roo (PP, PX y TU), los valores de Φ_{PT} pareados indicaron nula diferenciación genética significativa ($\Phi_{PT} = 0$, $p < 0.001$) entre ellas. La población de Bahía Tortugas presento valores de diferenciación genética sin significancia estadística con las poblaciones de PR, SA, PP, PX y TU.

Tabla 7. Valores pareados de Φ_{PT} de las poblaciones basadas en secuencias de la región espaciadora de la RuBisCo. PM: Playa Mocambo-Costo de Oro, MM: Morro de la Mancha, SA: Sabancuy, BT: Bahía Tortugas, PP: Playa Paraíso, PX: Playa Xcalacoco, TU: Playa Mirador, Tulum.

	PM	MM	PR	SA	BT	PP	PX	TU
PM	-							
MM	0.340*	-						
PR	0.443	0.289	-					
SA	0.519*	0.460	0.000*	-				
BT	0.485*	0.455*	0.000	0.000	-			
PP	0.537*	0.501*	0.000*	0.000*	0.010	-		
PX	0.531*	0.489*	0.000*	0.000*	0.005	0.000*	-	
TU	0.525*	0.475*	0.000*	0.000*	0.000	0.000*	0.000*	-

*Significancia estadística ($p < 0.001$)

9.1.5.4 Análisis espacial de la varianza molecular

(SAMOVA)

El SAMOVA revelo para *Gracilaria flabelliformis*, una estructura definida por dos grupos de poblaciones genéticamente diferenciados y aislados geográficamente (Tabla 8). El grupo 1 se conformó las poblaciones de Campeche (PR, SA y BT), Quintana Roo (PP, PX y TU) y una población de Veracruz (MM); el grupo 2, únicamente incluyo a la población de Playa Mocambo-Costa de Oro (PM) de Veracruz. Los índices de fijación calculados por el SAMOVA indicaron que la estructura de dos grupos es la adecuada para el conjunto de datos (Tabla 9). Esto reflejado en el mayor valor de F_{CT} que indica la diferenciación genética entre los grupos geográficamente definidos. La estructura de los demás grupos arrojó valores menores de F_{CT} y valores negativos de F_{SC} . Para la estructura de dos grupos el porcentaje de diferenciación entre grupos geográficos fue de $F_{CT}= 0.73213$; mientras que el valor dentro de las poblaciones fue de $F_{ST}= 0.75208$ y entre las poblaciones al interior de los grupos el valor fue de $F_{SC}= 0.07445$. Todos los índices de fijación para en la estructura de dos grupos fueron significativos.

Tabla 8. Estructura genética definida por SAMOVA.

Grupos definidos por {	
Group 1={	
"BT"	Bahía Tortugas
"MM"	Morro de la Mancha
"PR"	Puerto Real
"SA"	Sabancuy
"PP"	Playa Paraíso
"PX"	Playa Xcalacoco
"TU"	Tulum
}	
Group 2={	

Playa Mocambo-Costa de
"PM" Oro
}

Tabla 9. Valores de significancia calculados para los índices de fijación correspondientes a cada estructura de grupos definida por SAMOVA.

2 Grupos	3 Grupos	4 Grupos	5 Grupos
F _{SC} : 0.07445*	F _{SC} : -0.06969	F _{SC} : -0.05403	F _{SC} : -0.04540
F _{ST} : 0.75208*	F _{ST} : 0.71431	F _{ST} : 0.70367	F _{ST} : 0.67613
F_{CT}: 0.73213*	F _{CT} : 0.73182	F _{CT} : 0.71886	F _{CT} : 0.69019

*Significancia estadística ($p < 0.001$)

El análisis de estructura jerárquica de varianza (AMOVA) calculada para los dos grupos definidos por SAMOVA (Tabla 8), mostro una varianza entre grupos geográficos del 73.21%. La menor varianza fue del 1.99% que corresponde a la varianza al entre poblaciones al interior de los grupos, mientras que la varianza al interior de las poblaciones fue del 24.74% (Tabla 10). Todos los componentes de la varianza fueron significativos ($P < 0.001$).

Tabla 10. Análisis de varianza molecular (AMOVA) y estructura para dos grupos de la región espaciadora de la RuBisCo en las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*. Va= Varianza del componente a; Vb= Varianza del componente b; Vc= Varianza del componente c.

Fuente de variación	d.f.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación
Entre grupos	1	60.554	1.09308 Va*	73.21
Entre poblaciones dentro de los grupos	6	4.291	0.02977 Vb*	1.99
Dentro de las poblaciones	116	42.938	0.37015 Vc	24.79
Total	123	107.782	1.493	

*Significancia estadística ($p < 0.001$)

9.1.6 Pruebas de neutralidad selectiva e historia demográfica

Las pruebas de neutralidad, realizadas mediante los estadísticos de D de Tajima (1989) y F_s de Fu (1997), se aplicaron para el conjunto de datos de las ocho poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*. El valor obtenido del estadístico de D fue positivo, pero no significativo ($D=0.79493$; $p > 0.10$) por otro lado, el estadístico F_s arrojó un valor negativo, sin embargo, tampoco fue significativo ($F_s= -1.055$; $p > 0.10$). Ambos estadísticos carentes de significancia sugieren que no hay evidencia de una desviación notable de lo esperado bajo un modelo de neutralidad. Estadísticos complementarios de las pruebas de neutralidad F^* Fu y Li (1993) y D^* Fu y Li (1993), arrojaron valores positivos ($F^*= 0.27750$ y $D^*= 0.53854$) pero de igual manera, sin significancia estadística (Tabla 11). En cuanto al análisis de distribución Mismatch, el conjunto de datos mostro una distribución multimodal en discrepancia total con la distribución esperada bajo el modelo de expansión repentina (Fig. 8)

Tabla 11. Estadísticos de neutralidad calculados para las secuencias en conjunto de la región espaciadora de la RuBisCo.

	D de Tajima	F_s de Fu	F^* Fu & Li	D^* Fu & Li
<i>Gracilaria flabelliformis</i>	0.79493	-1.055	0.27750	0.53854
	$p > 0.10$	$p > 0.10$	$p > 0.10$	$p > 0.10$

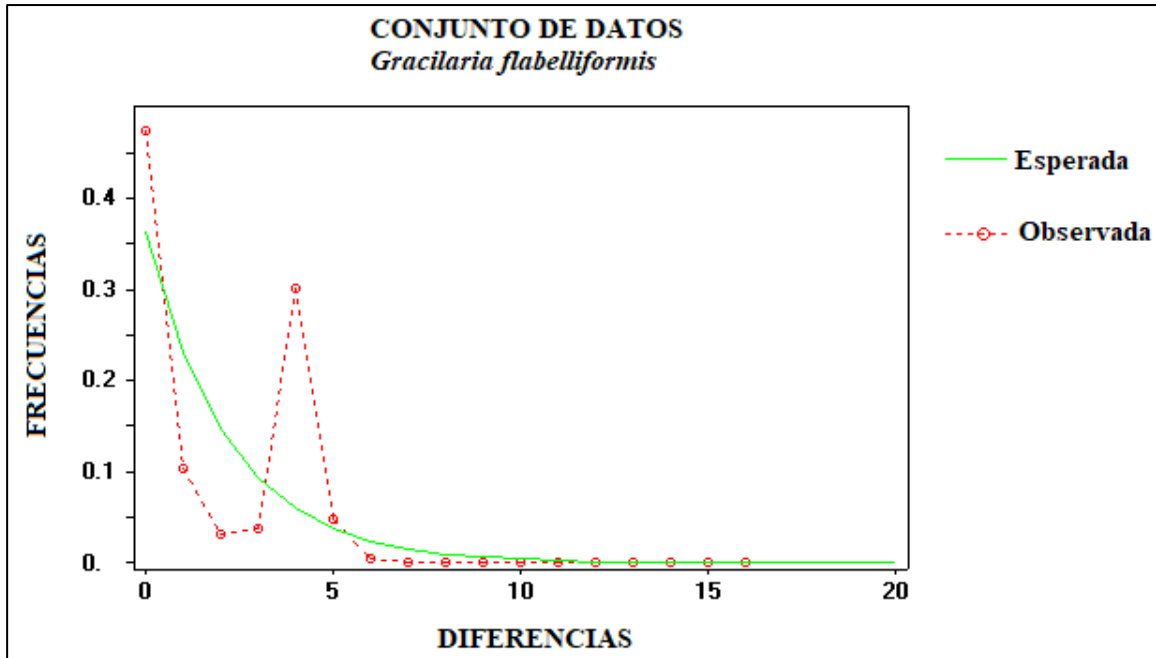


Figura 8. Distribución Mismatch para la región espaciadora de la RuBisCo en *Gracilaria flabelliformis*. La distribución observada está representada por la línea punteada roja y la distribución esperada bajo un modelo de expansión repentina está representada por la línea verde.

9.1.7 Prueba de MANTEL

La prueba de asilamiento por distancia para la región espaciadora de la RuBisCo de las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*, arrojó un coeficiente de determinación de $R^2=0.4872$ (Fig. 9). Aunque los valores no se ajustan a la recta, el valor del coeficiente de correlación fue $r_m=0.698$ con significancia estadística ($P=0.002$), por lo que se rechaza la hipótesis nula (H_0), lo que sugiere que existe una correlación significativa entre la distancia geográfica y la diferenciación genética, apoyando la hipótesis (H_1) de aislamiento por distancia.

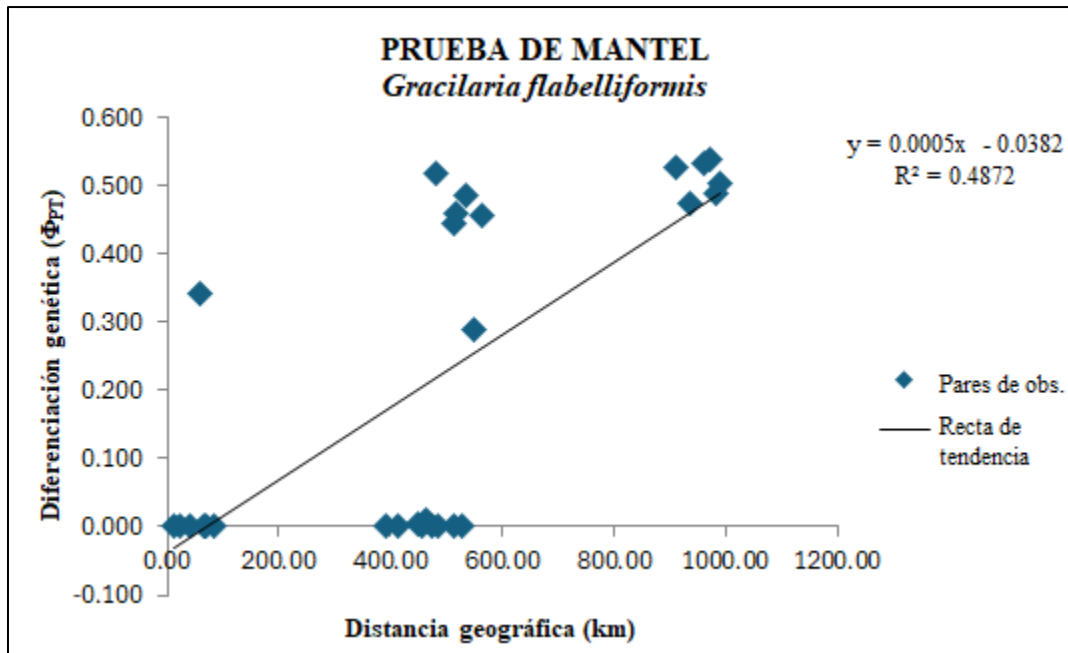


Figura 9. Relación entre Φ_{PT} pareada y distancia geográfica de las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* con la región espaciadora de RuBisCo. Se detalla la ecuación de la recta y el valor de R^2 .

9.2 Análisis interespecífico

9.2.1 Análisis filogenéticos

El análisis filogenético obtenido a partir del gen *rbcL*, consistió en un conjunto de datos de nueve secuencias las cuales correspondían cada una a un diferente haplotipo (Apéndice 7). En conjunto con las secuencias del GenBank (Apéndice 5), se analizó un total de 30 secuencias con 625 pb de longitud.

En la topología generada por el análisis de inferencia bayesiana para el gen *rbcL*, los haplotipos identificados en el presente estudio (R1-R10, con la excepción de R8, que fue descartado) presentaron una correspondencia genética con tres especies de *Gracilaria*: *G. isabellana* Gurgel, Fredericq & J.N.Norris, *G. damicornis* J.Agardh y *G. flabelliformis*. Las nueve secuencias de este estudio se ven claramente polifiléticas, ya que se agruparon en tres clados monofiléticos correspondientes a estas tres especies (Fig. 10), los cuales estuvieron

fuertemente soportados por los valores de probabilidad posterior bayesiana (PPB), con un soporte máximo de 1 en todos los casos. En los clados que correspondieron a *Gracilaria mammillaris*, *G. curtissiae*, *G. ornata*, *G. suzanneae* y *G. occidentales*, no se insertó ninguna de las secuencias del presente estudio. Los valores de soporte de la mayoría de los clados formados fue un soporte máximo de 1.

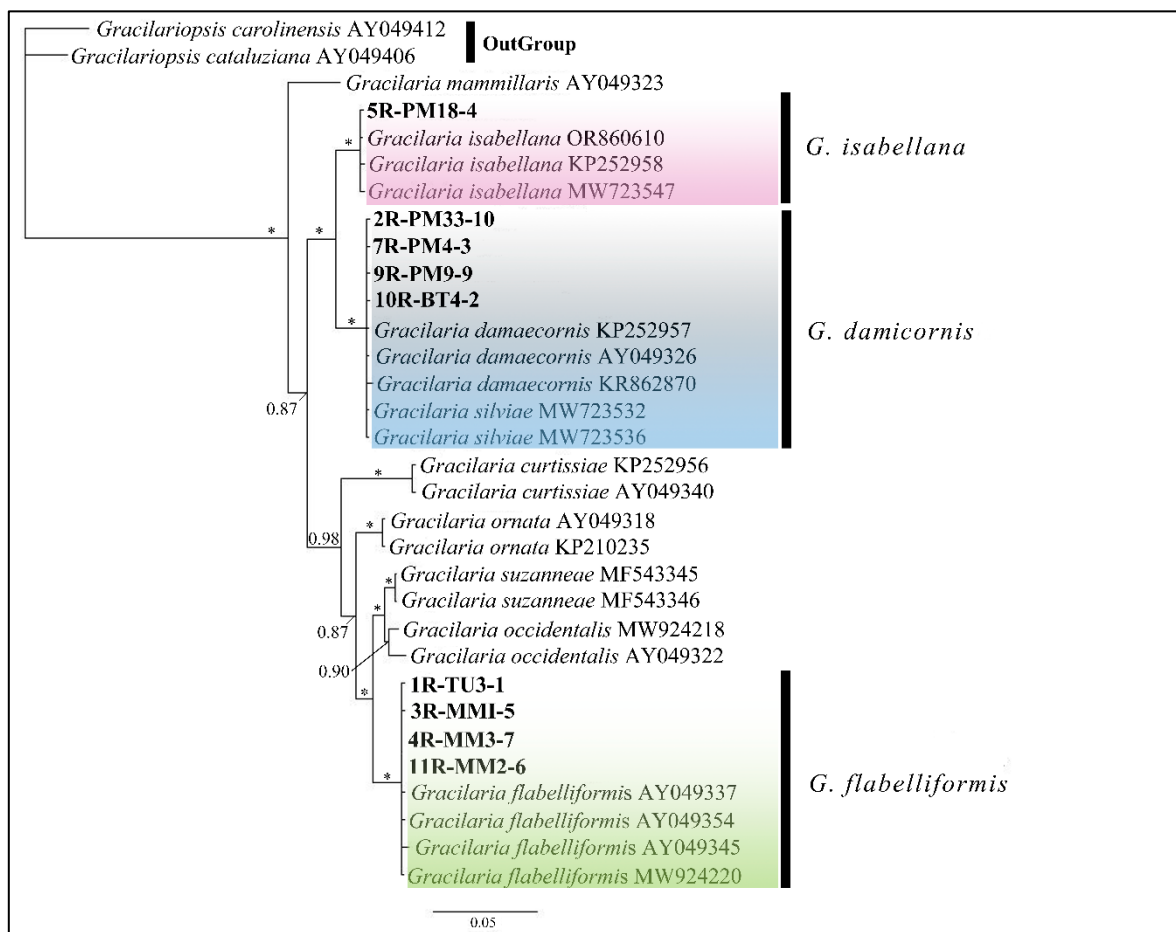


Figura 10. Topología Bayesiana con datos de secuencias del gen *rbcL* para muestras de *Gracilaria flabelliformis*. En las ramas se indican los valores de PPB (probabilidad posterior bayesiana), los máximos valores de 1 se indican con un asterisco (*). Los números de acceso de GenBank se indican a un costado de cada especie. Las secuencias generadas se destacan en negritas, la clave de estas secuencias se conforma por el número de secuencia (1R), la clave de campo (TU3), seguido del número de haplotipo al que corresponde (1). Las especies de *Gracilariopsis* fueron definidas como grupo externo.

9.2.2 Distancias genéticas

Para cada conjunto de datos de los dos genes empleados, se calcularon distancias corregidas y no corregidas (p -distance) interespecíficas e intraespecíficas. Las distancias intraespecíficas con la espaciadora de RuBisco de los 10 haplotipos mostro distancias corregidas y no corregidas con valores mínimos de 0.4% y máximos de 2.3% (Tabla 12). En el caso de las distancias interespecíficas en las que se incluyeron otras especies del género *Gracilaria*, mostro valores de distancias no corregidas con mínimos de 0% y máximos de 7.98%, mientras que las distancias corregidas mínimas fueron de 0% y máximas de 8.93% (Tabla 13).

Tabla 12. Matriz de distancias intraespecíficas de la región espaciadora de RuBisCo, con distancias corregidas (en la posición superior de la matriz, resaltados en negritas) y distancias no corregidas (p -distance) (en la posición inferior de la matriz, no resaltadas) de las secuencias de ADN correspondientes con los haplotipos encontrados en las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1. R1	-	1.500	1.900	1.500	0.400	0.400	0.800	0.800	1.100	0.400
2. R2	1.500	-	0.400	0.800	1.900	1.900	2.300	0.800	0.400	1.100
3. R3	1.900	0.400	-	1.100	1.500	2.300	1.900	1.100	0.800	1.500
4. R4	1.500	0.800	1.100	-	1.900	1.900	2.300	1.900	1.100	1.900
5. R5	0.400	1.900	1.500	1.900	-	0.800	0.400	1.100	1.500	0.800
6. R6	0.400	1.900	2.300	1.900	0.800	-	0.400	1.100	1.500	0.800
7. R7	0.800	2.300	1.900	2.300	0.400	0.400	-	1.500	1.900	1.100
8. R8	0.800	0.800	1.100	1.500	1.100	1.100	1.500	-	0.400	0.400
9. R9	1.100	0.400	0.800	1.100	1.500	1.500	1.900	0.400	-	0.800
10. R10	0.400	1.100	1.500	1.900	0.800	0.800	1.100	0.400	0.800	-

Tabla 13. Matriz de distancias interespecíficas del gen *rbcL*, con distancias no corregidas (en la posición superior de la matriz, resaltados en negritas) y distancias no corregidas (*p*-distance) (en la posición inferior de la matriz, no resaltadas) de las secuencias de ADN correspondientes con los haplotipos encontrados en las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*. En las secuencias del GenBank los números de acceso de se muestran a seguido de cada taxón.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1. 1R-TU3-1	-	5.11	0.00	7.61	5.11	5.11	5.11	0.00	0.00	2.18	2.75	5.72	7.62	5.11	5.11	0.00	6.34	8.93
2. 2R-PM33-10	4.79	-	5.11	2.18	0.00	0.00	0.00	5.11	5.11	3.91	4.51	3.91	2.18	0.00	0.00	5.11	3.91	5.72
3. 3R-MMI-5	0.00	4.79	-	7.61	5.11	5.11	5.11	0.00	0.00	2.18	2.75	5.72	7.62	5.11	5.11	0	6.34	8.92
4. 5R-PM18-4	6.91	2.13	6.91	-	2.18	2.18	2.19	7.61	7.61	6.34	5.72	6.34	0.00	2.18	2.18	7.61	5.11	6.34
5. 7R-PM4-3	4.79	0.00	4.79	2.13	-	0.00	0.00	5.11	5.11	3.91	4.51	3.91	2.19	0.00	0.00	5.11	3.91	5.72
6. 9R-PM9-9	4.79	0.00	4.79	2.13	0.00	-	0.00	5.11	5.11	3.91	4.51	3.91	2.19	0.00	0.00	5.11	3.91	5.72
7. 10R-BT4-2	4.79	0.00	4.79	2.13	0.00	0.00	-	5.11	5.11	3.91	4.51	3.91	2.19	0.00	0.00	5.11	3.91	5.72
8. 4R-MM3-7	0.00	4.79	0.00	6.91	4.79	4.79	4.79	-	0.00	2.18	2.75	5.72	7.62	5.11	5.11	0.00	6.34	8.93
9. 11R-MM2-6	0.00	4.79	0.00	6.91	4.79	4.79	4.79	0.00	-	3.91	4.51	3.91	2.18	0.00	0.00	5.11	3.91	5.72
10. <i>Gracilaria suzanneae</i> MF543345	2.13	3.72	2.13	5.85	3.72	3.72	3.72	2.13	2.13	-	0.05	3.33	6.35	3.91	3.91	2.18	5.11	7.61
11. <i>G. occidentalis</i> MW924218	2.66	4.26	2.66	5.32	4.26	4.26	4.26	2.66	2.66	0.05	-	3.91	5.73	4.51	4.51	2.75	5.72	8.26
12. <i>G. ornata</i> AY049318	5.32	3.72	5.32	5.85	3.72	3.72	3.72	5.32	5.32	3.19	3.72	-	0.06	3.91	3.91	5.72	5.11	7.61
13. <i>G. isabellana</i> OR860610	6.91	2.13	6.91	0.00	2.13	2.13	2.13	6.91	6.91	5.85	5.32	5.85	-	2.18	2.18	7.61	5.11	6.34
14. <i>G. damaecornis</i> KP252957	4.79	0.00	4.79	2.13	0.00	0.00	0.00	4.79	4.79	3.72	4.26	3.72	2.13	-	0.00	5.11	3.91	5.72
15. <i>G. silviae</i> MW723532	4.79	0.00	4.79	2.13	0.00	0.00	0.00	4.79	4.79	3.72	4.26	3.72	2.13	0.00	-	5.11	3.91	5.72
16. <i>G. flabelliformis</i> AY049337	0.00	4.79	0.00	6.91	4.79	4.79	4.79	0.00	0.00	2.13	2.66	5.32	6.91	4.79	4.79	-	6.34	8.92
17. <i>G. curtissiae</i> KP252956	5.85	3.72	5.85	4.79	3.72	3.72	3.72	5.85	5.85	4.79	5.32	4.79	4.79	3.72	3.72	5.85	-	7.61
18. <i>G. mammillaris</i> AY049323	7.98	5.32	7.98	5.85	5.32	5.32	5.32	7.98	7.98	6.91	7.45	6.91	5.85	5.32	5.32	7.98	6.91	-

9.3 Morfología

De acuerdo con el análisis morfológico externo de los 124 individuos, en el cual se observó la parte basal, media y apical, así como forma y número de ramificaciones de cada talo, se identificaron un total de 22 morfotipos. La morfología externa en los ejemplares de *Gracilaria flabelliformis* fue más variable en la terminación de los ápices, donde se observaron ejemplares con ápices bifurcados y terminación apiculada, así como ejemplares con terminaciones redondeadas y sin bifurcación, además de tamaños variables de ápice y de la parte media en los talos. El carácter común en todos los ejemplares es el talo aplanado.

En Veracruz, la población de Playa Mocambo-Costa de Oro (PM), presentó la mayor variación morfológica, los 40 individuos se separaron en ocho morfotipos distintos. En contraste, la población del Morro de la Mancha (MM) presentó una uniformidad morfológica, con la presencia de un solo morfotipo (Fig. 11). En el caso de Campeche, Bahía Tortugas (BT) fue la localidad en la que se identificó la mayor variación morfológica con tres morfotipos presentes, mientras que para Sabancuy (SA) y Puerto Real (PR) se presentaron dos morfotipos (Fig.12). Para el estado de Quintana Roo, la población de Playa Mirador en Tulum (Tu) exhibió un único morfotipo, mientras que en Playa Paraíso (PP) se identificaron dos morfotipos, así como en Playa Xcalacoco (PX) donde también se registraron dos morfotipos (Fig. 13).

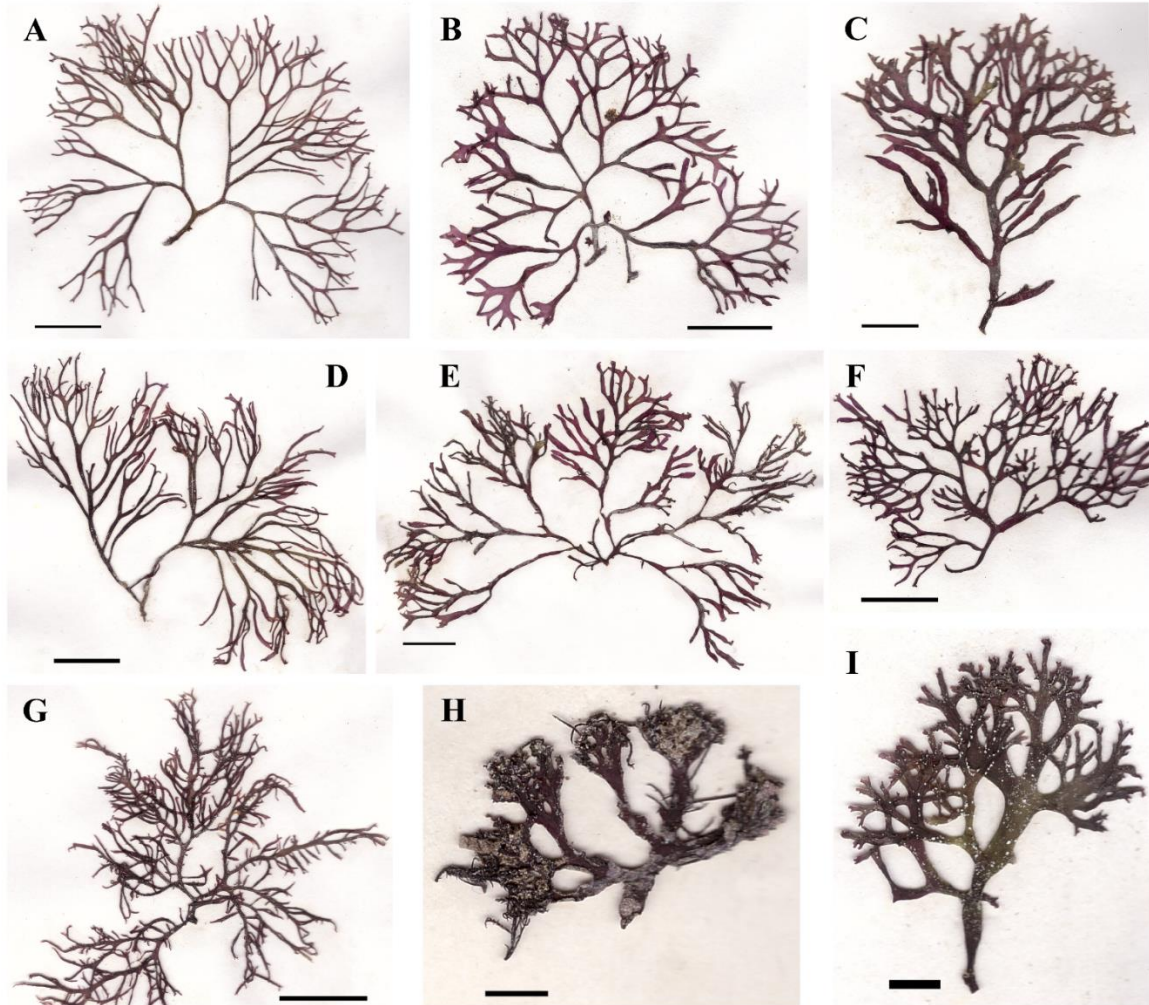


Figura 11. Morfotipos de *Gracilaria flabelliformis* en Veracruz: **A-H.** *G. flabelliformis* de Playa Mocambo-Costa de Oro (UAMIZ1524): **A.** Morfotipo 1. Escala de la barra = 2cm. **B.** Morfotipo 2. Escala de la barra = 2cm. **C.** Morfotipo 3. Escala de la barra = 1cm. **D.** Morfotipo 4. Escala de la barra = 2cm. **E.** Morfotipo 5. Escala de la barra = 2cm. **F.** Morfotipo 6. Escala de la barra = 2cm. **G.** Morfotipo 7. Escala de la barra = 2cm. **H.** Morfotipo 8. Escala de la barra = 0.5 cm. **I.** *Gracilaria flabelliformis*, morfotipo del Morro de la Mancha (UAMIZ1523). Escala de la barra = 0.5 cm.

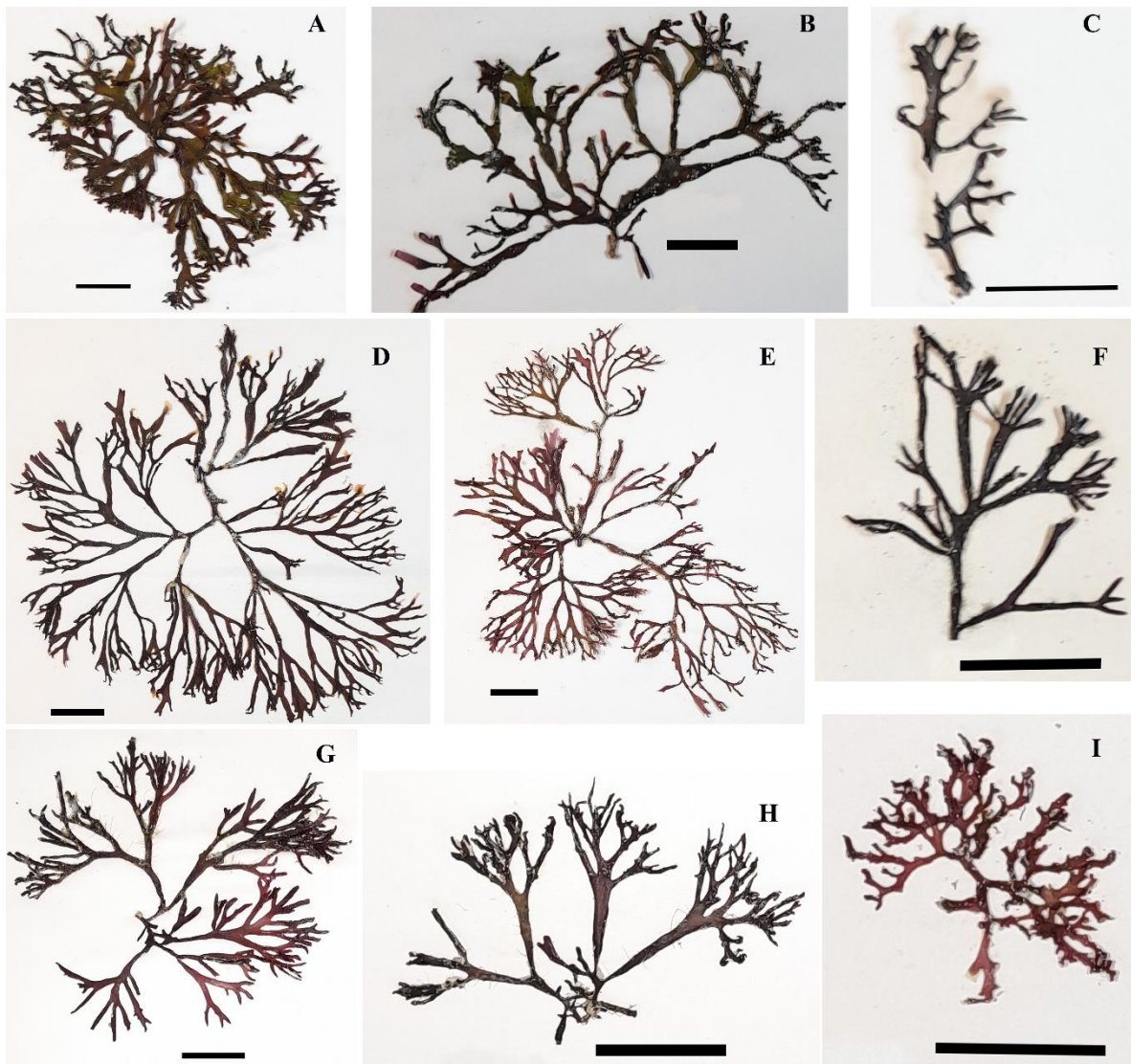


Figura 12. Morfotipos de *Gracilaria flabelliformis* en Campeche: **A-C.** *G. flabelliformis* de Puerto Real (UAMIZ1525): **A-B.** Morfotipo 1, **C.** Morfotipo 2. **D-F.** *G. flabelliformis* de Sabancuy (UAMIZ1526): **D-E.** Morfotipo 1, **F.** Morfotipo 2. **G-I.** *G. flabelliformis* de Bahía Tortugas (UAMIZ1527): **G.** Morfotipo 1, **H.** Morfotipo 2, **I.** Morfotipo 3. Escala de la barra = 2cm.

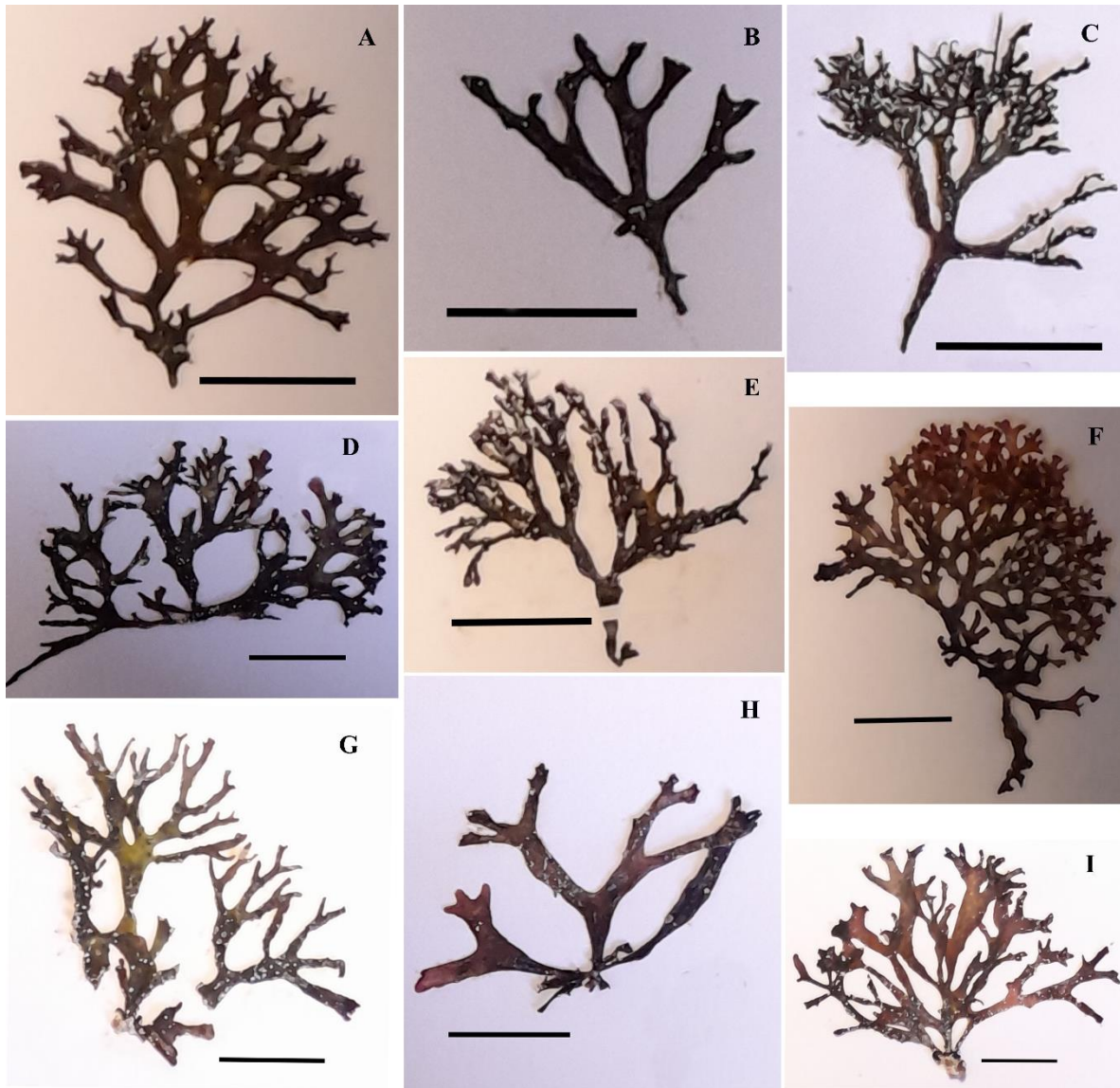


Figura 13. Morfotipos de *Gracilaria flabelliformis* en Quintana Roo: **A-C.** *G. flabelliformis* de Playa Paraíso (UAMIZ1528): **A-B.** Morfotipo 1, **C.** Morfotipo 2. **D-F.** *G. flabelliformis* de Playa Xcalacoco (UAMIZ1529): **D-E.** Morfotipo 1, **F.** Morfotipo 2. **G-I.** *G. flabelliformis*, morfotipo de Playa Mirador, Tulum (UAMIZ1530). Escala de la barra = 2cm.

10. DISCUSIÓN

El marcador molecular empleado para los análisis intraespecíficos en este estudio, fue la región espaciadora de la RuBisCo, la cual mostro alta variación y revelo una estructura genética parcial al interior de las ocho poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* distribuidas en el Golfo de México (GM) y el Caribe mexicano (CM). La región espaciadora *cox2-3* no se empleó en este estudio debido a que el éxito de amplificado para estas poblaciones fue bajo. Otros estudios de variación genética en especies de *Gracilaria* han encontrado a la región espaciadora de la RuBisCo como un marcador más variable que la región espaciadora *cox2-3*, señalando que es un marcador más útil para estudios de variación genética (Núñez Resendiz *et al.*, 2015, 2016). Por otro lado, el gen *rbcL* utilizado en los análisis interespecíficos, fue suficientemente variable para revelar afinidades entre especies y proporcionar resolución suficiente para confirmar la identidad taxonómica de los ejemplares del GM y CM. El gen mitocondrial COI también mostro un bajo éxito de amplificado para las poblaciones de Quintana Roo, por lo que tampoco fue considerado en este estudio.

10.1 Análisis de haplotipos y su distribución geográfica

El análisis de haplotipos de la región espaciadora de RuBisCo revelo que al interior de la red los 10 haplotipos resultantes permanecieron interconectados por no más de un paso mutacional (únicamente dos entre R2-R4), lo que sugiere que las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* presentan cierto intercambio genético, razón por la cual, todos los haplotipos obtenidos conformaron un único haplogrupo. De acuerdo con Bandelt *et al.* (1999), una red haplotípica que muestra haplotipos separados por escasos pasos mutacionales, sugiere que estos están estrechamente relacionados entre sí, y que la baja cantidad de mutaciones

revelaría que las poblaciones no han experimentado un aislamiento prolongado a lo largo del tiempo, por lo que podrían estar presentando una historia evolutiva reciente, la cual permite que se observe cierto grado de conectividad genética al interior de las redes.

El caso particular de R2 y R4 sugiere que estos haplotipos han acumulado más diferencias entre sí, lo que podría reflejar un nivel ligeramente menor de conectividad entre las poblaciones donde estos haplotipos predominan. Sin embargo, dado que la mayoría de los haplotipos están conectados por un solo paso mutacional, el patrón general sugiere que las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* han mantenido un grado significativo de intercambio genético, el cual permite que la red se congregue en un solo haplogrupo.

La distribución haplotípica de *Gracilaria flabelliformis* en el Atlántico mexicano (AM) revelo un patrón de conectividad entre el Golfo de México (GM) y Caribe mexicano (CM), originada por el haplotipo R1, el cual se encontró en todas las poblaciones estudiadas, evidenciando una posible conexión genética entre ambas regiones (GM y CM), además de mostrar una amplia distribución geográfica. Particularmente, se ha sugerido que un haplotipo dominante puede actuar como puente genético entre diferentes áreas, facilitando la continuidad genética entre ellas y reduciendo su diferenciación (Avise, 2000; Wares *et al.*, 2001). La prevalencia de R1 en las ocho localidades muestreadas, sugiere que existen procesos históricos de diversificación a lo largo del AM, que mantienen cierta homogeneidad genética entre las poblaciones. Dicha homogeneidad fue más evidente entre las poblaciones de Campeche y Quintana Roo, donde solo se presentó el haplotipo R1.

La presencia del haplotipo R2, exclusivamente en la población de Playa Mocambo-Costa de Oro (PM) en Veracruz y Bahía Tortugas (BT) en Campeche, apunta a la existencia de barreras geográficas o procesos históricos que han limitado su contacto genético. La alta frecuencia

de R2 observada en PM (25/40 individuos), en contraste con su baja frecuencia en BT (2/23 individuos), podría estar asociado con un evento de cuello de botella, lo cual habría reducido excesivamente esta variante (R2) en las poblaciones, a tal punto que no se halló en ninguna otra población de Campeche ni en las de Quintana Roo. Estos eventos suelen ocurrir cuando una población experimenta una disminución de su tamaño efectivo, lo que restringe la variabilidad y puede acentuar la diferenciación genética entre grupos geográficamente separados (Nei *et al.*, 1975; Excoffier *et al.*, 2009).

El resto de los haplotipos fueron exclusivos para el estado de Veracruz, el cual contuvo además a toda la diversidad haplotípica encontrada para las poblaciones mexicanas de *Gracilaria flabelliformis*, lo que sugiere un alto grado de diferenciación genética y potencialmente indica la presencia de condiciones ambientales o ecológicas heterogéneas que favorecen la variabilidad genética (Allendorf *et al.*, 2010; De Kort *et al.*, 2021). La elevada diversidad haplotípica identificada, resalta su importancia como una región clave para la conservación de estas poblaciones. Es importante mencionar que la distribución geográfica de *G. flabelliformis*, presentó un vacío en el estado de Yucatán y Tabasco, debido a que no se encontraron ejemplares de la especie en ninguno de los sitios muestreados. Lo que es congruente con García-García *et al.* (2020), quienes tampoco recaban algún registro histórico de la especie para estos estado, por lo que se confirma su ausencia en las costas de Yucatán.

El patrón observado, hasta ahora, no es congruente con lo previamente reportado en otros grupos de algas rojas con distribución simpátrica a *Gracilaria flabelliformis*. En los trabajos de Núñez Resendiz *et al.* (2015,2016), sobre el complejo *Gracilaria cornea* /*G. usneoides* (como *Hydropuntia cornea* / *H. usneoides*), la distribución haplotípica mostró un patrón inverso, para el estado de Campeche, donde se encontró una mayor variabilidad intra e inter

poblacional, así como un quiebre genético, evidenciando una zona de aislamiento geográfico para Campeche y un cambio en la composición haplotípica entre el Golfo de México y el Caribe. En este mismo sentido, el trabajo de Palma Ortiz *et al.* (2017), con *Meristotheca cylindrica* (C.Agardh) Gurgel y Fredericq, reveló una alta variación haplotípica dentro de las poblaciones a lo largo de su intervalo de distribución, el cual estuvo restringido a Campeche. Esta variabilidad hallada, fue respaldada además por los diversos índices genéticos calculados, sustentando lo reportado por Núñez Resendiz *et al.* (2015, 2016). Sin embargo, estos autores no incluyeron poblaciones de Veracruz en sus análisis, ya que ambas especies están ausentes en dicho estado (García-García *et al.*, 2020; Pedroche y Senties, 2020). Por lo tanto, no es posible realizar una comparación directa entre esa región y nuestros resultados.

Un estudio que mostro un patrón similar al hallado para las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* en este trabajo, fue el descrito por Díaz-Martínez *et al.* (2023), con dos especies de algas pardas del género *Lobophora* J. Agardh. En dicho estudio se evalúa la distribución haplotípica de *L. variegata* (J.V.Lamouroux) Womersley ex E.C.Oliveira en Quintana Roo y *L. dispersa* Camacho, Freshwater & Fredericq en Veracruz, mostrando diferenciación genética e indicando bajo flujo genético y un posible aislamiento por distancia, ya que ambas especies se restringieron a los estados donde fueron colectadas. Este hallazgo sustenta los resultados obtenidos para *G. flabelliformis*, donde se presenta una restricción de variantes en Veracruz, las cuales no fueron halladas en la Península de Yucatán (Campeche y Quintana Roo). Esto sugiere la existencia de una barrera geográfica y/o ecológica que reduce o elimina la conectividad entre Veracruz y la Península de Yucatán.

Particularmente, Núñez Resendiz *et al.* (2016), sugieren que el patrón de colonización de sus haplotipos resultantes fue desde el Golfo de México hacia el mar Caribe, siguiendo el patrón

de corrientes que existía en el Atlántico mexicano hace 20 ma, el cual era inverso al actual (Coates y Stallar, 2013). El patrón observado en la distribución haplotípica de *Gracilaria flabelliformis* sugiere que posiblemente el patrón de colonización de los haplotipos pudo haber seguido una dinámica similar a la de las corrientes oceánicas previas al cierre del canal de Panamá hace 3 millones de años, las cuales fluían de norte a sur. Esto evidenciado por la elevada variación genética hallada en Veracruz y el posible cuello de botella en la Península de Yucatán, donde la variabilidad genética se reduce significativamente, con la presencia de un único haplotipo presente (R1), lo que sugiere un aislamiento geográfico y/o ecológico que limito la expansión y diversificación genética hacia el sur. Sin embargo, es necesario ampliar el análisis incluyendo secuencias de otras regiones pertenecientes al Atlántico tropical americano, para poder identificar el patrón de colonización, su posible origen y una explicación sólida a la distribución observada en el Atlántico mexicano.

10.2 Medidas de diversidad y flujo génico

Las medidas de diversidad genética calculadas para el conjunto de datos de las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*, mostraron una diversidad haplotípica moderada ($Hd= 0.5266$) y una baja diversidad nucleotídica ($\pi= 0.00659$). La combinación de una $Hd > 0.5$ con una $\pi < 0.5$, sugiere que las poblaciones han experimentado una expansión demográfica después de un evento de reducción población, como es un cuello de botella (Rogers *et al.*, 1992; Grant y Bowen, 1998; Avise, 2000).

Por otro lado, los valores de diversidad obtenidos para cada población (Hd y π ; Tabla. 5), revelaron homogeneidad genética en las poblaciones de Campeche y Quintana Roo, donde además la variación intra e inter poblacional fue nula, lo que sugiere que esas poblaciones de

Gracilaria flabelliformis se encuentran en ambiente uniforme, ya que de acuerdo con Templeton (2021), los ambientes homogéneos tienden a mostrar una reducción en la diversidad genética. Caso contrario de las poblaciones de Veracruz, donde estos mismos índices revelaron una diversidad haplotípica con valores superiores a 0.5 (Hd ; Tabla. 5), lo que sugiere que esas poblaciones se encuentran en un ambiente heterogéneo que promueve variabilidad. Esta observación concuerda con lo registrado en estudios de riqueza florística, donde reportan una mayor diversidad asociada a condiciones heterogéneas del ambiente en contraste con la homogeneidad ambiental donde disminuye la diversidad (Tapia-Silva *et al.*, 2015; García-García *et al.*, 2020).

Ahora bien, las diferencias en los valores de diversidad genética entre las ocho poblaciones estudiadas sugieren distintos procesos demográficos. En las poblaciones de Veracruz, los valores más altos de diversidad genética indican que estas se encuentran en un proceso de expansión demográfica, lo que está permitiendo la generación de mayor variación. Por el contrario, las poblaciones de Campeche y Quintana Roo presentan valores significativamente menores de diversidad, lo que sugiere que estas regiones son las que experimentaron el cuello de botella, en el cual el tamaño efectivo de la población se redujo considerablemente. Como consecuencia de este evento, se produjo una pérdida de diversidad genética. Los bajos niveles de variación también están asociados con un equilibrio demográfico posterior al cuello de botella, donde las condiciones de estabilidad han mantenido estos valores bajos, limitando la capacidad de generar nueva variación.

En cuanto a los valores calculados para las tasas de migración entre las poblaciones bajo diferentes modelos referido fueron $Nm = 0.59$ para haplotipos y $Nm = 0.33$ para secuencias. Estos resultados sugieren un flujo genético moderado entre las poblaciones cuando se

consideran haplotipos, lo que indica cierta conectividad, aunque limitada, entre las regiones analizadas (Slatkin, 1987). Sin embargo, el valor más bajo de Nm para las secuencias ($Nm=0.33$) sugiere que, al nivel de la variación nucleotídica, el flujo es aún más restringido, lo cual podría estar relacionado con la presencia de barreras geográficas o ecológicas que dificultan el intercambio genético entre las poblaciones (Neigel, 2002).

Estos valores son indicativos de una posible estructura de población diferenciada, ya que valores de Nm menores a 1 generalmente se asocian con una restricción en el flujo genético, lo que puede conducir a la diferenciación genética entre las poblaciones (Wright, 1931; Arbuckle y Speed, 2016). En este contexto la diferencia en los valores de Nm para haplotipos y secuencias de las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* podría estar reflejando procesos evolutivos que afectan el flujo genético.

10.3 Diferenciación genética y estructura

El valor general de $F_{ST}=0.62945$, calculado según el modelo de Hudson, Slatkin y Maddison (1992), indica elevada diferenciación genética entre las ocho poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*. Un valor de F_{ST} superior a 0.25 para estudios de diversidad, suele interpretarse como evidencia de una diferenciación genética considerable, lo que sugiere que las poblaciones están parcialmente aisladas y que el flujo genético entre ellas es limitado ($Nm=0.29$) (Wright, 1978; Excoffier *et al.*, 1992; Meirmans, 2006; Holsinger y Weir, 2009; Meirmans y Hedrick, 2010). Este nivel de diferenciación genética es coherente con la idea de que existen barreras geográficas, ecológicas o ambos tipos, que dificultan el intercambio de genes entre las poblaciones de Veracruz y las de la Península de Yucatán, promoviendo así la acumulación de diferencias genéticas con el tiempo (Balloux y Loung-Moulin, 2002).

Además, estos resultados refuerzan la hipótesis de una colonización limitada, incluso en hábitats que aparentemente carecen de barreras físicas evidentes (Palumbi, 2003).

De manera similar, el valor de Φ_{PT} obtenido a través del AMOVA fue moderado-alto y estadísticamente significativo ($\Phi_{PT} = 0.529$, $P < 0.001$). Este hallazgo sugiere que hay una separación genética considerable entre las poblaciones estudiadas, lo que podría estar influenciado por factores como el aislamiento geográfico, barreras ecológicas o la historia evolutiva de las especies (Excoffier *et al.*, 2009). A pesar de que la mayor parte de la variación genética se observó entre las regiones (51%), la diferenciación entre ellas fue significativamente baja ($\Phi_{RT} = 0.140$, $P = 0.001$). Este resultado indica que, aunque las poblaciones están genéticamente diferenciadas, la estructura regional no es tan pronunciada, lo que sugiere que hay un flujo genético moderado que permite cierta homogeneidad genética entre las regiones (Golfo de México y Caribe mexicano).

El 40% restante de la varianza se presentó dentro de las poblaciones, donde también se observó una diferenciación significativa, con un ($\Phi_{PR} = 0.452$, $P < 0.001$). Este hallazgo indica que la variación genética se distribuye considerablemente dentro de las poblaciones, lo que puede reflejar la presencia de microhábitats o subpoblaciones con características genéticas distintas (Rousset, 2000).

El análisis de los valores de Φ_{PT} pareados revelaron una marcada diferenciación genética significativa ($\Phi_{PT} > 0.25$, $P < 0.001$) entre las poblaciones de Veracruz y las de Campeche y Quintana Roo. Este resultado refuerza lo discutido en apartados anteriores, sobre la notable separación genética entre las poblaciones de Veracruz, las cuales posiblemente han estado sujetas a presiones ambientales o históricas que han favorecido la divergencia genética

(Wright, 1978; Hohenlohe *et al.*, 2020). Además, la diferenciación significativa entre las mismas poblaciones al interior de Veracruz (MM y PM; Tabla 7), sustenta la posibilidad de subpoblaciones con características genéticas distintas.

Por otro lado, las poblaciones de Campeche y Quintana Roo mostraron nula diferenciación genética entre sí ($\Phi_{PT} = 0$, $P < 0.001$). Esto revela que las poblaciones comparten un alto grado de similitud genética, lo que podría ser indicativo de un flujo genético considerablemente entre ellas, que permite uniformidad genética. La ausencia de diferenciación puede deberse a una conectividad ecológica o geográfica que facilita la homogeneización genética (Manel *et al.*, 2003).

El análisis en SAMOVA, reveló dos grupos genéticos separados geográficamente. Estos resultados están sustentados por los índices de fijación (Tabla. 9), cuyos valores fueron mayores en comparación con una estructura de 3, 4 y 5 grupos. De acuerdo con este análisis, sugeriría que existen barreras que mantienen separadas las poblaciones, sin embargo, la población del Morro de la Mancha (MM) se agrupó con las poblaciones de Campeche y Quintana Roo, por lo que no se puede sustentar con el SAMOVA una barrera, ya que geográficamente MM presenta mayor distancia con Campeche y Quintana Roo, que Playa Mocambo-Costa de Oro (PM) que fue la población que se aisló en un segundo grupo.

Hasta ahora, todos los resultados han respaldado una estructuración genética parcial entre las ocho poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* estudiadas, particularmente entre las poblaciones de Veracruz y las de la Península de Yucatán. Estos hallazgos evidencian un aislamiento geográfico y reproductivo de las poblaciones de Veracruz, que parecen

restringirse exclusivamente a este estado, mostrando una marcada diferenciación con las demás poblaciones.

10.4 Neutralidad e historia demográfica

El análisis conjunto de *Gracilaria flabelliformis* obtuvo valores positivos de D de Tajima, pero sin significancia estadística ($D= 0.79493$, $P > 0.10$). Lo que sugiere que las poblaciones no muestran signos claros de haber pasado por eventos demográficos recientes, como una expansión o contracción notable, y han mantenido un equilibrio demográfico (Tajima, 1989; Eguiarte *et al.*, 2007). Por otro lado, el valor de F_s de F_u negativo, normalmente sugiere una expansión poblacional, sin embargo, también presenta una falta de significancia estadística ($P > 0.10$) la cual implica que no hay suficiente evidencia para confirmar una expansión reciente. Los valores no significativos de ambos índices sugieren que las poblaciones de *G. flabelliformis* podrían haber estado en equilibrio demográfico durante un periodo largo de tiempo.

Ahora bien, aunque no hay una fuerte señal de expansión poblacional a nivel estadístico, la elevada diversidad haplotípica en Veracruz junto con sus medidas de diversidad, reflejan una expansión histórica. Por lo que se sugiere que ha habido fluctuaciones genéticas en Veracruz que pueden no ser detectadas en los análisis globales de D de Tajima y F_s de F_u , pero que aún reflejan procesos históricos importantes. Por otro lado, la homogeneidad haplotípica y bajos valores de diversidad genética en Campeche y Quintana Roo, sugirieron en apartados anteriores, que estas poblaciones podrían haber experimentado una reducción en su variabilidad genética, como un cuello de botella, aunque los estadísticos de D de Tajima y

F_s de F_u tampoco detectan una contracción significativa, sin embargo, otros análisis con significancia estadística si sugieren un evento de cuello de botella.

El análisis de distribución Mismatch, si mostro congruencia con el cuello de botella sugerido para las poblaciones de *Gracilaria flabelliformis*, ya que la distribución multimodal hallada la cual difiere notablemente con la distribución esperada puede implicar que las poblaciones han experimentado efectos de cuellos de botella o aislamientos en diferentes periodos, lo que lleva a la divergencia genética sin una posterior expansión significativa (Nei, 1987).

10.5 Aislamiento por distancia

La prueba de aislamiento por distancia aplicada a la región espaciadora de la RuBisCo, mostraron un coeficiente de determinación de $R^2 = 0.4872$, lo que indica que cerca de la mitad de la variación en la diferenciación genética puede ser explicada por las distancias geográficas. Aunque los valores se ajustan perfectamente a la recta, el coeficiente de correlación $r_m = 0.698$ fue significativo ($P = 0.002$), lo que permite sugerir la existencia de una correlación significativa entre la distancia geográfica y la diferenciación genética, apoyando la hipótesis alternativa (H_1) de aislamiento por distancia (Wright, 1943; Slatkin, 1993). La correlación observada sugiere que las poblaciones más distantes tienden a ser genéticamente más diferentes.

10.6 Análisis filogenético y distancias genéticas

El análisis filogenético basado en el gen *rbcL* reveló que las secuencias obtenidas en este estudio se insertaron en tres clados diferentes (Fig. 10), correspondientes a tres filo-especies distintas: *Gracilaria isabellana*, *G. damicornis* y *G. flabelliformis*. Esta inserción estuvo

respaldada por los valores máximos de soporte de los clados y por los valores de distancia genética, tanto corregidas como no corregidas, ya que las secuencias dentro de estos clados mostraron valores superiores al 2%. Las secuencias de *Gracilaria damicornis*, en el GenBank se encuentran bajo el nombre *G. damaecornis* sin embargo el nombre correcto es *G. damicornis* (Guiry y Guiry, 2024).

Al interior de la topología filogenética y en el análisis de las distancias genéticas intra e interespecíficas (Fig. 10; Tabla. 13), se incluyó a *Gracilaria silviae* ya que en los resultados del BLAST algunas de las secuencias del gen *rbcL* correspondieron en un 100% con esa especie. Como se observó en el análisis filogenético *G. silviae* se agrupó en un mismo clado con *G. damicornis* y cuatro secuencias de este estudio y con distancias genéticas tanto corregidas como no corregidas de 0% de diferenciación. Esto indica como consecuencia taxonómica que *G. silviae* y *G. damicornis* son la misma especie, por lo que las secuencias de este estudio que se agruparon en ese clado se consideraron que corresponden a *G. damicornis* ya que a *G. silviae* la proponemos como un sinónimo, aunque podrían incluirse más estudios con otro gen que corrobore nuestros hallazgos. Otros estudios filogenéticos que integran un análisis de la región *rbcL* también agrupan a estas dos especies en un mismo clado, sin embargo, no discuten su agrupamiento y las reconocen como especies diferentes (Lyra *et al.*, 2015b, 2021).

Particularmente *Gracilaria damicornis*, con la que se agruparon cuatro secuencias de este estudio (Fig. 10), ha sido previamente reportada para el Golfo de México, en los estados de Veracruz, Tabasco y Campeche (García-García *et al.*, 2020) y así como en el Caribe mexicano, en el estado de Yucatán y Quintana Roo (Pedroche y Sentíes, 2020; García-García *et al.*, 2020; Mendoza-González *et al.*, 2024). En el caso de *G. isabellana*, otra especie con

la que se agrupo una secuencia de este estudio, sus registros previos se limitan al estado de Veracruz (García-García *et al.*, 2020). Por lo que, en lo que respecta a la distribución, *G. damicornis* y *G. flabelliformis* presentan una distribución simpátrica a lo largo del Atlántico mexicano, mientras que con *G. isabellana* la distribución simpátrica se restringe únicamente al estado de Veracruz.

De acuerdo con los resultados de este trabajo basados en el análisis del gen *rbcL*, *G. damicornis* solo se encontró exclusivamente en Veracruz y Bahía Tortugas en Campeche, mientras que *G. isabellana* se restringió a las localidades de Veracruz. Para las localidades de Quintana Roo y el resto de las localidades de Campeche (Sabancuy y Puerto Real), la correspondencia taxonómica con ese gen fue únicamente *G. flabelliformis*. Por lo tanto, la distribución simpátrica de estas tres especies (*G. damicornis*, *G. isabellana* y *G. flabelliformis*) queda restringido a Veracruz, mientras que, en el Caribe mexicano, específicamente Quintana Roo, solo se encuentra *G. flabelliformis*, para el estado de Yucatán no se encontraron ejemplares por que se reporta como un gap en la distribución de estas especies.

Ahora bien, cada una de las secuencias del gen *rbcL* obtenidas en este estudio corresponde a un diferente haplotipo de los revelados por la región espaciadora de RuBisCo para las ocho poblaciones analizadas. La red haplotípica generada no revelo una separación clara en tres haplogrupos (Fig. 6), como sería de esperarse dada la presencia de tres especies diferentes identificadas en el análisis filogenético (*G. damicornis*, *G. isabellana* y *G. flabelliformis*), así mismo los estimados de flujo genético no revelaron nula conectividad, ya que los valores obtenidos del número de migrantes ($Nm= 0.29$) indico cierto grado de conexión genética, aunque las distancias genéticas arrojan valores superiores al 2% que sustentan especies

completamente diferentes. Siguiendo la definición biológica (Mayr,1957) la cual se basa en el concepto de aislamiento reproductivo, diferentes especies no mostrarían intercambio genético, o este sería limitado en el caso de especies en proceso de especiación.

Por otro lado, los análisis de la estructura y diferenciación genética revelaron valores significativos ($\Phi_{PT} > 0.25$; $F_{ST} = 0.62945$) que respaldan la separación que observada en el análisis gen *rbcL*. Aunque estos valores no alcanzan el máximo valor ($F_{ST} = 1$), que indicaría una diferenciación total (Wright, 1978; Hartl y Clark, 1989; Hedrick, 2011), los resultados son lo suficientemente altos como para señalar una diferenciación genética considerable o parcial. De acuerdo con esto, se puede inferir que, si bien los análisis intraespecíficos muestran una estructuración parcial con un flujo genético reducido pero existente, este patrón puede estar asociado a un proceso de especiación reciente que aun permite observar a nivel intraespecífico una evidente separación, como se observó con el complejo *Gracilaria cornea/usneoides* (Núñez Resendiz *et al.*, 2016), donde, a nivel intraespecífico, la red haplotípica reveló conexión entre los grupos y valores de flujo genético existentes. No obstante, a nivel interespecífico, la filogenia con el gen *rbcL* y COI logro distinguir dos especies diferentes, revelando la existencia de un complejo de especies crípticas.

En cuanto a las distancias intraespecíficas calculadas, de la región espaciadora de la RuBisCo reveló valores de distancias tanto corregidas como no corregidas de 0.4% las mínimas distancias hasta 2.3% las máximas. Estas distancias máximas se presentaron entre los haplotipos R2-R7, R3-R6 y R4-R7, estos haplotipos de acuerdo con el análisis del gen *rbcL* correspondieron a las siguientes especies: R2 y R3 a *Gracilaria damicornis*; R4 a *G. isabellana*; R6 y R7 a *G. flabelliformis*. Esto es congruente con lo encontrado en las distancias interespecíficas, aunque los demás haplotipos mostraron valores menores al 2%,

los haplotipos que se agruparon con una misma especie presentaron los valores más bajos (0.4%).

Por otro lado, se introdujeron al análisis filogenético y de distancias genéticas especies que describieron que forman parte del complejo *Gracilaria mammillaris* (Dreckmann, 2012; Vilchis *et al.*, 2022a). De acuerdo con los resultados, cuatro de las secuencias en este estudio (*rbcL*) se insertaron exclusivamente en el clado que corresponde a *G. flabelliformis*, ninguna otra secuencia se agrupó en otro clado de dicho complejo. Particularmente, los clados que se formaron de las cinco especies (*G. mammillaris*, *G. curtissiae*, *G. flabelliformis*, *G. suzanneae*, *G. occidentalis*) resultaron clados monofiléticos independientes con un alto soporte de las ramas. Los valores de distancia corregidos y no corregidos también respaldaron esta separación, al menos entre *G. mammillaris*, *G. flabelliformis* y *G. curtissiae*, con valores superiores al 2%. No obstante, aunque *G. suzanneae* y *G. occidentalis* en la topología se muestran separados en clados hermanos, las distancias genéticas entre estas dos filoespecies no sustentan una clara separación taxonómica, ya que los valores de diferenciación fueron de solo 0.05%, tanto en las distancias corregidas como en las no corregidas. Para *G. mammillaris* se puede observar que filogenéticamente se inserta en un clado alejado de otras cuatro especies del complejo, de hecho, de acuerdo con las distancias genéticas la diferencia de todas las especies del complejo, así como las secuencias de este estudio presentan las máximas distancias tanto corregidas como no corregidas, de hasta un 8.93%.

De acuerdo con lo anterior, este estudio no encontró evidencia de que los individuos estudiados pertenezcan a alguna otra especie del complejo *Gracilaria mammillaris* que no sea *G. flabelliformis* o a otras dos especies que no forman parte del complejo. A pesar de que el área de muestreo, que incluyó a Veracruz, Campeche y Quintana Roo, coincide con el

rango de distribución reportado para las especies del complejo (García-García *et al.*, 2020), ninguna de estas fue hallada en las colectas realizadas según la correspondencia taxonómica. Sin embargo, no se descarta su presencia en la región, ya que para el área cuatro especies del complejo han sido previamente caracterizadas molecularmente (Gurgel y Fredericq, 2004; Gurgel *et al.*, 2018; Vilchis *et al.*, 2022b), a excepción de *G. mammillaris* que no ha sido caracterizado molecularmente en el área (Vilchis *et al.*, 2022b), para este estudio tampoco fue detectada molecularmente.

Aunque la delimitación del complejo *Gracilaria mammillaris* se basa principalmente en características morfológicas, que pueden ser altamente influenciadas por la plasticidad fenotípica de las especies (Dreckmann, 2002, 2012), su separación filogenéticamente ha sido confirmada (Gurgel *et al.*, 2004a, 2018; Gurgel y Fredericq, 2004; Lyra *et al.*, 2015a, 2021; Soares *et al.*, 2018; Vilchis *et al.*, 2022b). Esto fue corroborado en la topología filogenética obtenida en este estudio, donde las secuencias que correspondieron a *G. flabelliformis* mostraron valores de distancia genética corregida y no corregida superiores al 2% en comparación con otras especies del complejo.

10.7 Morfología

El análisis de la morfología externa de los ápices, el patrón de ramificación, así como el grosor de los ejes terminales, mostro evidencia clara de la plasticidad fenotípica de *Gracilaria flabelliformis*, reflejada en el amplio espectro de variación morfológica observado en los ejemplares examinados que correspondieron filogenéticamente a esta especie. Este fenómeno de plasticidad fenotípica, donde un mismo genotípico puede producir diferentes

fenotipos en respuesta a variaciones ambientales, es común en especies de macroalgas que habitan en ambientes dinámicos (Demes *et al.*, 2009; González *et al.*, 2012).

En cuanto a la correspondencia entre el fenotipo y genotipo, no se encontró concordancia ya que se observó que diferentes morfotipos estuvieron asociados a un mismo haplotipo y morfotipos similares correspondieron a haplotipos distintos. Este desacoplamiento entre la morfología y la genética dificulta la identificación taxonómica basada en caracteres morfológicos. En la correspondencia filogenética se identificaron dos especies diferentes a *Gracilaria flabelliformis* (*G. isabellana* y *G. damicornis*), sustentado por la evidente separación de los clados, así como por sus distancias genéticas, sin embargo, la morfología externa no muestra una evidente separación, por lo que se sugiere un complejo críptico de especies planas para el estado de Veracruz, donde presentaron distribución simpátrica, denominado complejo *Gracilaria damicornis* que incluye tres especies: *G. flabelliformis*, *G. isabellana* y *G. damicornis*. Dicho complejo morfológicamente no puede distinguirse, pero filogenéticamente muestran evidente separación (Fig. 10). Se sugieren futuros estudios que integren análisis de caracteres anatómicos, así como estudios que relacionen la morfología con el ambiente, que puedan identificar diferencias a nivel anatómico que correspondan con cada especie, así como para conocer la respuesta morfológica al ambiente.

11. CONCLUSIONES

De acuerdo con el análisis de la región espaciadora de la RuBisCo se reveló que las ocho poblaciones de *Gracilaria flabelliformis* evaluadas en este estudio no constituyen unidades genéticamente homogéneas. Los resultados indican la presencia de una estructura y diferenciación poblacional significativa, sustentada por los valores de flujo genético, Φ_{PT} y F_{ST} . Esta diferenciación se le atribuye a cierto aislamiento geográfico en el estado de Veracruz, donde se observó una alta concentración de la diversidad haplotípica. De los 10 haplotipos resultantes, ocho fueron exclusivos para Veracruz, uno se compartió entre Playa Mocambo-Costa de Oro en Veracruz y Bahía Tortugas en Campeche, mientras que para el resto de las poblaciones de Campeche y Quintana Roo solo se presentó un haplotipo (R1) en sus localidades. Esta alta variabilidad genética en Veracruz podría estar influenciada por su notable heterogeneidad ambiental. En contraste, la notable monotonía haplotípica de Campeche y Quintana Roo sustentada por los nulos valores de diversidad genética y una falta de diferenciación entre las poblaciones de estos estados podría estar relacionado con la homogeneidad ambiental que caracteriza estas regiones, lo que podría limitar la producción de variabilidad genética.

Se sugiere la presencia de un evidente cuello de botella que ha reducido significativamente el flujo genético entre las poblaciones, limitando la variabilidad genética en Campeche y Quintana Roo. Este evento fue corroborado mediante las pruebas de neutralidad y análisis de historia demográfica, los cuales refuerzan la hipótesis de un cuello de botella. Sin embargo, a pesar de esta marcada estructura, se detectó un flujo genético bajo pero existente entre las poblaciones del Golfo de México y Caribe mexicano. Este intercambio genético, aunque limitado, evidencia que las poblaciones no están completamente aisladas. Es importante

mencionar, que esa conectividad genética entre estas dos regiones biogeográficas es originada por *Gracilaria flabelliformis*, la cual demostró una amplia distribución genética, con su presencia en todas las localidades estudiadas, de hecho, corresponde al único haplotipo hallado en las ocho poblaciones. La variabilidad genética hallada exclusivamente en Veracruz parece estar relacionada con la presencia de dos especies adicionales según el gen *rbcL*: *G. isabellana* y *G. damicornis*, las cuales no se hallaron al menos genéticamente en dos localidades Campeche ni en todas las de Quintana Roo, únicamente en Veracruz.

Existe una relación entre la distancia genética y la distancia geográfica, la cual indica que a medida que aumenta la distancia entre poblaciones, también lo hace la diferenciación genética. Esto sugiere que la conectividad genética entre las poblaciones de Veracruz y las de Campeche y Quintana Roo se ha reducido significativamente debido a la distancia geográfica y posiblemente a barreras ecológicas o ambientales, favoreciendo un patrón de aislamiento genético en Veracruz. Este aislamiento ha permitido que los haplotipos exclusivos se restrinjan a esta región, mientras que las poblaciones más distantes, como las del Caribe mexicano, comparten una mayor similitud genética debido a la falta de barreras geográficas o diferencias ambientales significativas.

La variación genética encontrada en las ocho poblaciones no mostro correspondencia con la variación morfológica observada, ya que diferentes morfotipos correspondieron a un mismo genotipo y morfotipos similares correspondieron a genotipos diferentes, por lo que hay un evidente espectro de variación morfológica en las poblaciones del Golfo de México y Caribe mexicano. Esta variación morfológica en relación con lo obtenido por el análisis filogenético, sugiere un complejo críptico de especies que incluye a *Gracilaria flabelliformis*, *G. isabellana* y *G. damicornis*, las cuales se diferencian genéticamente pero morfológicamente

presentan similitud. Dicho complejo se restringe a Veracruz, en Campeche y Quintana Roo parece estar presente únicamente *Gracilaria flabelliformis*.

El conjunto de análisis intraespecíficos e interespecíficos sugiere que las tres especies halladas *Gracilaria flabelliformis*, *G. isabellana* y *G. damicornis* en Veracruz, las cuales se sustentaron por el análisis filogenético, así como por sus distancias genéticas, presentan un proceso de especiación reciente que aun permite observar una evidente separación a nivel intraespecífico.

12. PERPECTIVAS

Dada la complejidad del Atlántico mexicano, por sus aspectos geológicos, geográficos y su compleja historia evolutiva, ofrece una oportunidad para profundizar en el estudio de la variación genética de sus especies. Los resultados obtenidos en esta tesis sobre *Gracilaria flabelliformis*, sumados a estudios previos de otras especies como complejo *G. corneal/usneoides*, *Meristotheca cylindrica*, *Lobophora variegata* y *L. dispersa*, muestran dos patrones biogeográficos y evolutivos contrastantes que deben ser explorados a fondo.

En una perspectiva más amplia, la investigación filogenética y de genética de poblaciones en la región del Atlántico mexicano debe enfocarse en esclarecer como la historia evolutiva de la región han moldeado la diversidad actual. Los patrones observados hasta ahora sugieren una dicotomía clara: mientras que el Golfo de México presenta una considerable heterogeneidad ambiental y genética, el Caribe mexicano muestra una mayor homogeneidad, lo que podría estar asociado con los procesos históricos afectando de manera desigual a las especies de ambas zonas.

Para comprender con profundidad la historia evolutiva que ha dado lugar a la diversidad, es crucial realizar estudios filogeográficos comparados entre especies con distribución simpátrica en el Atlántico mexicano. Estos estudios no solo permitirían identificar patrones comunes o divergentes en la evolución de las especies, sino que también ayudaría a entender como los procesos históricos, tales como la formación de barreras, cambios en las corrientes o el surgimiento de la Península de Yucatán han moldeado la estructura genética al interior de las poblaciones del Golfo de México y Caribe mexicano, y además permitirán vislumbrar la influencia de la evolución histórica del área en los patrones filogeográficos.

De igual manera, la influencia de factores ambientales debe ser considerada. En Veracruz, por ejemplo, la heterogeneidad ambiental está asociada con una mayor variabilidad genética, mientras que en Campeche y Quintana Roo, donde las condiciones ambientales son más homogéneas, se observa una baja diversidad genética. Este tipo de análisis podría arrojar luz sobre cómo las especies responden a los diferentes regímenes ecológicos y cómo estas respuestas han moldeado su diversificación y estructura genética.

Desde esta perspectiva, futuros estudios que combinen análisis filogeográficos comparados, datos ambientales y modelos de historia demográfica serán fundamentales para reconstruir la evolución de las especies en el Atlántico mexicano.

Además, la comparación entre los patrones filogeográficos encontrados para *Gracilaria flabelliformis* y *L. variegata* contra los descritos para *G. cornea/usneoides* y *Meristotheca cylindrica* sugirieron que corresponden a distintas historias espaciales, por lo que futuros trabajos que implementen un análisis de reloj molecular podrían apoyar a dar mayor sustento a las hipótesis planteadas.

Dado que se encontró un posible complejo críptico de especies en el cual las especies presentan un amplio espectro de variación morfológica, es por ello que se considera necesario encontrar un conjunto robusto de caracteres diagnósticos que permita discriminar estas especies crípticas en condiciones simpátricas. Por ello, un análisis de morfometría estadística se propone como una buena herramienta que permita discriminarlas, además de dar sustento morfológico al sugerido complejo críptico.

13. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Aguirre, R. (2002). *Los mares mexicanos a través de la percepción remota III.1*. Instituto de Geografía, UNAM; Editorial Plaza y Valdés, S.A. de C.V. pp. 93. México.
- Allendorf, F., Hohenlohe, P., & Luikart, G. (2010). Genomics and the future of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics*, 11(9), 697–709. <https://doi.org/10.1038/nrg2844>
- Alvera-Azcárate, A., Barth, A., & Weisberg, R. H. (2009). The Surface Circulation of the Caribbean Sea and the Gulf of México as Inferred from Satellite Altimetry. *Journal Of Physical Oceanography*, 39(3), 640-657. <https://doi.org/10.1175/2008jpo3765.1>
- Androulidakis, Y., Kourafalou, V., Olascoaga, M. J., Beron-Vera, F. J., Hénaff, M. L., Kang, H., & Ntaganou, N. (2021). Impact of Caribbean Anticyclones on Loop Current variability. *Ocean Dynamics*, 71(9), 935-956. <https://doi.org/10.1007/s10236-021-01474-9>
- Arbeláez-Cortés, E. (2012). Filogeografía comparada: Conceptos, métodos y patrones generales en aves neotropicales. *Acta Biológica Colombiana*, 17(1), 19-38. <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1596>
- Arbogast, B. S., & Kenagy, G. J. (2001). Comparative phylogeography is an integrative approach to historical biogeography. *Journal Of Biogeography*, 28(7), 819-825. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00594.x>
- Arbuckle, K. & Speed, M.P. (2016). Analysing Convergent Evolution: A Practical Guide to Methods. In: Pontarotti, P. (eds) *Evolutionary Biology*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-41324-2_2

- Ardito M., S., Sentías, A., & Dreckmann, K. M. (2014). Caracterización morfoanatómica de *Hydropuntia usneoides* (Gracilariaceae, Rhodophyta) para la costa venezolana. *Interciencia*, 39(1), 49-53.
- Athié, G, Candela, J, Sheinbaum, J, Badanf, A, & Ochoa, J. (2011). Estructura de la corriente de Yucatán en los canales de Cozumel y Yucatán. *Ciencias marinas*, 37(4a), 471-492.
- Avise, J. C. (1998). The history and purview of phylogeography: A personal reflection. *Molecular Evolution*, 7, 371–379.
- Avise, J. C. (2000). *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press. Massachusetts, USA.
- Avise, J. C. (2009). Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal Of Biogeography*, 36(1), 3-15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02032.x>
- Avise, J. C., & Wollenberg, K. (1997). Phylogenetics and the origin of species. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 94(15), 7748-7755. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.15.7748>
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, L. E., Reeb, C. A., & Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 18, 489–522.
- Ayres-Ostrock, L. M., Valero, M., Mauger, S., Oliveira, M. C., Plastino, E. M., Guillemín, M., & Destombe, C. (2019). Dual influence of terrestrial and marine historical processes on the phylogeography of the Brazilian intertidal red alga *Gracilaria caudata*. *Journal Of Phycology*, 55(5), 1096-1114. <https://doi.org/10.1111/jpy.12892>

- Badan, A., Candela, J., Sheinbaum, J., & Ochoa, J. (2005). Upper-Layer Circulation in the Approaches to Yucatan Channel. En *Geophysical monograph* (pp. 57-69). <https://doi.org/10.1029/161gm05>
- Balloux, F., & Lugon-Moulin, N. (2002). The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, *11*(2), 155-165. <https://doi.org/10.1046/j.0962-1083.2001.01436>.
- Bandelt, H. J., Forster, P., & Rohl, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology And Evolution*, *16*(1), 37-48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Bello-Fuentes, F. J., García-Nava, H., Andrade-Canto, F., Durazo, R., Castro, R., & Yarbuh, I. (2021). Tiempo de retención y capacidad de transporte de los remolinos del noroeste del golfo de México. *Ciencias Marinas*, *47*(2).<https://doi.org/10.7773/cm.v47i2.3116>
- Bellorin, A. M., Oliveira, M. C., & Oliveira, E. C. (2002). Phylogeny and systematics of the marine algal family Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) based on small subunit rDNA and ITS sequences of Atlantic and Pacific species. *Journal of Phycology*, *38*, 551–563. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2002.t01-1-01152.x>
- Bird, C. J., & McLachlan, J. (1982). Some underutilized taxonomic criteria in *Gracilaria* (Rhodophyta, Gigartinales). *Botanica Marina*, *25*, 557–562.
- Bird, C. J., Rice, E. L., Murphy, C. A., & Ragan, M. A. (1992). Phylogenetic relationships in the Gracilariales (Rhodophyta) as determined by 18S rDNA sequences. *Phycologia*, *31*(6), 510–522. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-31-6-510.1>

- Buschmann, A. H., Camus, C., Infante, J., Neori, A., Israel, Á., Hernández-González, M. C., Pereda, S. V., Gomez-Pinchetti, J. L., Golberg, A., Tadmor-Shalev, N., & Critchley, A. T. (2017). Seaweed production: overview of the global state of exploitation, farming and emerging research activity. *European Journal Of Phycology*, 52(4), 391-406. <https://doi.org/10.1080/09670262.2017.1365175>
- Byrne, K., Zuccarello, G. C., West, J., Liao, M. L. & Kraft, G. T. (2002). *Gracilaria* species (Gracilariaceae, Rhodophyta) from southeastern Australia, including a new species, *Gracilaria perplexa* sp. nov.: morphology, molecular relationships and agar content. *Phycological Research* 50: 295-311.
- Candia, A. (1991). El ciclo de vida de *Gracilaria* (Rhodophyta, Gracilariales): variaciones en el patrón reproductivo e implicaciones genéticas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64: 331-334.
- Cao-Romero, C. M. (2002). *Biogeografía de la clase Asteroidea (Blainville, 1830) en las aguas mexicanas del Golfo de México y Caribe mexicano* (Tesis de maestría en ciencias, biología marina). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Chang, C. F., & Xia, B. M. (1988). On two new *Gracilaria* (Gigartinales, Rhodophyta) from South China. In I. A. Abbott (Ed.), *Taxonomy of economic seaweeds with reference to some Pacific and Caribbean species* (Vol. 2, pp. 127-129). California Sea Grant College Program.

- Chopin, T., & Tacón, A. G. J. (2021). Importance of seaweeds and extractive species in global aquaculture production. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 29(2), 139–148. <https://doi.org/10.1080/23308249.2020.1810626>
- Cianciola, E. N., Popolizio, T. R., Schneider, C. W., & Lane, C. E. (2010). Using Molecular-Assisted Alpha Taxonomy to Better Understand Red Algal Biodiversity in Bermuda. *Diversity*, 2(6), 946-958. <https://doi.org/10.3390/d2060946>
- Coates, A. G., & Stallard, R. F. (2013). How old is the Isthmus of Panama? *Bulletin of Marine Science*, 89(4), 801–814.
- Cortés-López, N. G., Ordóñez-Baquera, P. L., & Domínguez-Viveros, J. (2020). Herramientas moleculares utilizadas para el análisis metagenómico. Revisión. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 11(4), 1150-1173. <https://doi.org/10.22319/rmcp.v11i4.5202>
- Cowman, P. F. & Bellwood, D. R. (2013). Vicariance across major marine biogeographic barriers: temporal concordance and the relative intensity of hard versus soft barriers. *Proceedings of the Royal Society* 280: 20131541.
- Crandall, K. A., & Templeton, A. R. (1993). Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intraspecific phylogeny reconstruction. *Genetics*, 134, 959–969.
- De Almeida, C. L. F., De S Falcão, H., De M Lima, G. R., De A Montenegro, C., Lira, N. S., De Athayde-Filho, P. F., Rodrigues, L. C., De Fátima V. de Souza, M., Barbosa-Filho, J. M., & Batista, L. M. (2011). Bioactivities from the marine algae of the genus

Gracilaria. *International Journal of Molecular Sciences*, 12(7), 4550–4573.

<https://doi.org/10.3390/ijms12074550>

De Kort, H., Prunier, J. G., Ducatez, S., Honnay, O., Baguette, M., Stevens, V. M., & Blanchet, S. (2021). Life history, climate and biogeography interactively affect worldwide genetic diversity of plant and animal populations. *Nature Communications*, 12(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-021-20958-2>

De la Lanza Espino, G. & Gómez, C. (2004). Características físicas y químicas del Golfo de México. 105-134. *In*: Caso M., Pisanty I. & Ecurra E. (eds.). Diagnóstico ambiental del Golfo de México. 1ª. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Instituto de Ecología, A.C. y Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studie. Distrito Federal, México. Vol. 1, 626 pp.

De la Lanza Espino, G. (1991). Oceanografía de Mares Mexicanos. AGT Editor, México. 569 pp.

De Queiroz, K. (2007). Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, 56(6), 879-886. <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>

Demes, K. W., Graham, M. H., & Suskiewicz, T. S. (2009). Phenotypic plasticity reconciles incongruous molecular and morphological taxonomies: The giant Kelp, *Macrosystis* (Laminariales, Phaeophyceae), is a monospecific genus. *Journal Of Phycology*, 45(6), 1266-1269. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00752.x>

Destombe, C. & Douglas, S. E. (1991). Rubisco spacer sequence divergence in the rhodophyte alga *Gracilaria verrucosa* and closely related species. *Current Genetics* 19: 395-8.

- Destombe, C., Valero, M. & Guillemin, M. L. (2010). Delineation of two sibling red algal species, *Gracilaria gracilis* and *Gracilaria dura* (Gracilariales, Rhodophyta), using multiple DNA markers: resurrection of the species *G. dura* previously described in the northern Atlantic 200 years ago. *Journal of Phycology* 46: 720-727.
- Díaz-Flores, M. Á., Salas-De-León, D. A., & Monreal-Gómez, M. A. (2017). Origen y evolución del giro ciclónico de la Bahía de Campeche, Golfo de México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 52(3), 441-450. <https://doi.org/10.4067/s0718-19572017000300003>
- Díaz-Larrea, J., Pedroche, F. F. & Senties, A. (2016). Impacto de los estudios moleculares en la ficología comparada mexicana: El caso de las macroalgas marinas. *Cymbella*, 2(1): 1-15.
- Díaz-Martínez, S., Hernández-Anaya, L., Avila-Ortiz, A. G., Cabrera-Martínez, L. I., & Zuccarello, G. C. (2023). *Lobophora dispersa* (Dictyotaceae: Phaeophyceae), a new record for the coast of Veracruz and insights into *Lobophora* genetic differentiation in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 94, e945216. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2023.94.5216>
- Díaz-Tapia, P., Maggs, C. A., Macaya, E. C., & Verbruggen, H. (2018). Widely distributed red algae often represent hidden introductions, complexes of cryptic species or species with strong phylogeographic structure. *Journal Of Phycology*, 54(6), 829-839. <https://doi.org/10.1111/jpy.12778>
- Diniz-Filho, J. A. F., De Campos Telles, M. P., Bonatto, S. L., Eizirik, E., De Freitas, T. R. O., De Marco, P., Santos, F. R., Sole-Cava, A., & Soares, T. N. (2008). Mapping the

evolutionary twilight zone: molecular markers, populations and geography. *Journal Of Biogeography*, 35(5), 753-763. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01912.x>

Diniz-Filho, J. A. F., Soares, T. N., Lima, J. S., Dobrovolski, R., Landeiro, V. L., De Campos Telles, M. P., Rangel, T. F., & Bini, L. M. (2013). Mantel test in population genetics. *Genetics And Molecular Biology*, 36(4), 475-485. <https://doi.org/10.1590/s1415-47572013000400002>

Dobzhansky, T. (1950). Mendelian populations and their evolution. *The American Naturalist*, 84(819), 401-418.

Dreckmann, K. M. (2002). El género *Gracilaria* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en el Pacífico centro-sur mexicano. En A. Senties y K. M. Dreckmann (Eds.), *Monografías Ficológicas* (Vol. 1, pp. 111-203). Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa y Red Latinoamericana de Botánica. Cd. Mx., México.

Dreckmann, K. M. (2012). Los géneros *Gracilaria* e *Hydropuntia* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas del Golfo de México y Caribe. En A. Senties y K.M. Dreckmann (Eds.), *Monografías Ficológicas* (Vol.4, pp. 111-203). Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa y Universidad de la Laguna, Cd. Mx., México.

Dreckmann, K. M., & Senties, A. (2014). Biodiversidad de Gracilariaceae (Rhodophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 69-75. <https://doi.org/10.7550/rmb.40717>

Dupanloup, I., Schneider, S., & Excoffier, L. (2002). A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology*, 11(12), 2571-2581. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2002.01650.x>

- Eguiarte, L. E., Souza, V., & Aguirre, X. (2007). *Ecología molecular*. Instituto Nacional de Ecología. Cd. Mx. México.
- Eguiarte, L., Aguirre-Liguori, J. A., Jardón-Barbolla, L., Aguirre-Planter, E., & Souza, V. (2013). Genómica de poblaciones: nada en evolución va a tener sentido si no es a la luz de la genómica, y nada en genómica tendrá sentido si no es a la luz de la evolución. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 16, 42-56.
- Excoffier, L., Foll, M. & Petit, R. J. (2009). Genetic Consequences of Range Expansions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40:481-501.
- Excoffier, L., Smouse, P. E. & Quattro, J. M. (1992). Analysis of Molecular Variance Inferred From Metric Distances Among DNA Haplotypes: Application to Human Mitochondrial DNA Restriction Data. *Genetics*, 131: 479-491.
- Faria, A. V. F., Martins, N. T., Ayres-Ostrock, L. M., Gurgel, C. F. D., & Plastino, E. M. (2023). Phylogeography of the red alga *Gracilariopsis tenuifrons* (Gracilariales) along the Brazilian coast. *Journal Of Phycology*, 59(5), 1041-1052. <https://doi.org/10.1111/jpy.13363>
- Flanagan, N. S., Peakall, R., Clements, M. A., & Otero, J. T. (2006). Conservation of taxonomically difficult species: The case of the Australian orchid, *Microtis angusii*. *Conservation Genetics*, 7, 847–859. <https://doi.org/10.1007/s10592-006-9119-8>
- Fredericq, S., & Hommersand, M. H. (1989). Proposal of the Gracilariales ord. nov. (Rhodophyta) based on an analysis of the reproductive development of *Gracilaria verrucosa*. *Journal of Phycology*, 25, 213–227. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1989.tb00116.x>

- Fredericq, S., & Hommersand, M. H. (1990). Diagnoses and key to the genera of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta). *Hydrobiologia*, 204/205, 173–178.
- Freshwater D. W. & Rueness J. (1994). Phylogenetic relationships of some European *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) species based on *rbcL* nucleotide sequence analysis. *Phycologia* 33:187-94.
- Fu, Y. X. (1997). Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking, and background selection. *Genetics*, 147, 915–925.
- Fu, Y. X., & Li, W. H. (1993). Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics*, 133(3), 693–709. <https://doi.org/10.1093/genetics/133.3.693>
- Fuglister, F. C. (1960). *Atlantic Ocean Atlas of Temperature and Salinity Profiles and Data from the International Geophysical Year of 1957-1958*. Woods Hole Oceanographic Institution Atlas Series, Vol. 1, Woods Hole Oceanographic Institution, 209 pp., <https://doi.org/10.1575/1912/4331>.
- Fusco, G., & Minelli, A. (2010). Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B Biological Sciences*, 365(1540), 547-556. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0267>
- Gaffney, P. M. (2000). Molecular tools for understanding population structure in Antarctic species. *Antarctic Science*, 12(3), 288-296. <https://doi.org/10.1017/s0954102000000353>
- García-García, A. M. E., Becerril, E. C., Reséndiz, Núñez Resendiz, M. L., Dreckmann, K. M., & Senties, A. (2020). Actualización taxonómica de las algas rojas (Rhodophyta)

- marinas bentónicas del Atlántico mexicano. *Acta Botanica Mexicana*, 127. <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1677>
- García-Reyes, A., & Dymont, J. (2021). Structure, age, and tectonic evolution of the Gulf of Mexico. *Earth And Planetary Science Letters*, 577, 117259. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2021.117259>
- García-Rodríguez, L. D., Riosmena-Rodríguez, R., Kim, S. Y., López-Meyer, M., Orduña-Rojas, J., López-Vivas, J. M., & Boo, S. M. (2013). Recent introduction of *Gracilaria parvispora* (Gracilariales, Rhodophyta) in Baja California, Mexico. *Botanica Marina*, 56(2), 143-150. <https://doi.org/10.1515/bot-2012-0177>
- Gargiulo, G. M., De Masi, F., & Tripodi, G. (1992). Morphology, reproduction and taxonomy of the Mediterranean species of *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta). *Phycologia*, 31(1), 53–80. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-31-1-53.1>
- Godoy, J. (2009). La genética, los marcadores moleculares y la conservación de especies. *Ecosistemas*, 18(1), 23-33.
- González, A., Beltrán, J., Hiriart-Bertrand, L., Flores, V., De Reviere, B., Correa, J. A., & Santelices, B. (2012). Identification of cryptic species in the *Lessonia nigrescens* complex (Phaeophyceae, Laminariales)1. *Journal Of Phycology*, 48(5), 1153-1165. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01200.x>
- Gouy, M., Guindon, S., & Gascuel, O. (2010). SeaView Version 4: A Multiplatform Graphical User Interface for Sequence Alignment and Phylogenetic Tree Building. *Molecular Biology And Evolution*, 27(2), 221-224. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp259>

- Grant, W., & Bowen, B. (1998). Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal Of Heredity*, 89(5), 415-426. <https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.415>
- Guillemin, M. L., Akki, S. A., Givernaud, T., Mouradi, A., Valero, M. & Destombe, C. (2008). Molecular characterisation and development of rapid molecular methods to identify species of Gracilariaceae from the Atlantic coast of Morocco. *Aquatic Botany* 89:324-30.
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. (2024). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 18 February 2023.
- Gurgel, C. F. D. & Fredericq, S. (2004). Systematics of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta): A critical assessment based on *rbcL* sequence analyses. *Journal of Phycology* 40: 138-159.
- Gurgel, C. F. D., Fredericq, S. & Norris, J. N. (2004a). *Gracilaria apiculata* y *G. flabelliformis* (Gracilariaceae, Rhodophyta): restoring old names for common tropical western Atlantic species, including the recognition of three new subspecies, and a replacement name for “*G. lacinulata*”. *Cryptogamie, Algol.* 25 (4): 367-396.
- Gurgel, C. F. D., Fredericq, S. & Norris, J. N. (2004b). Phylogeography of *Gracilaria tikvahiae* (Gracilariaceae, Rhodophyta): a study of genetic discontinuity in a continuously distributed species based on molecular evidence. *Journal of Phycology* 40: 748-758.

- Gurgel, C. F. D., Liao, L. M., Fredericq, S., & Hommersand, M. H. (2003). Systematics of *Gracilariopsis* (Gracilariales, Rhodophyta) based on rbcL sequence analyses and morphological evidence. *Journal Of Phycology*, 39(1), 154-171.
<https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.02046.x>
- Gurgel, C. F. D., Norris, J. N., Schmidt, W. E., Le, H. N., & Fredericq, S. (2018). Systematics of the Gracilariales (Rhodophyta) including new subfamilies, tribes, subgenera, and two new genera, *Agarophyton* gen. nov. and *Crassa* gen. nov. *Phytotaxa*, 374(1), 1.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.374.1.1>
- Hall, T. A. (1999). BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95-98.
- Hamilton, M. B. (2009). *Population genetics*. Wiley-Blackwell.
- Harding, R. M. (1996). New phylogenies: An introductory look at the coalescent. En P. H. Harvey, A. J. Leigh Brown, J. Maynard Smith, y S. Nee (Eds.), *New uses for new phylogenies* (pp. 15–22). Oxford University Press.
- Hart, M. W., & Sunday, J. (2007). Things fall apart: biological species form unconnected parsimony networks. *Biology Letters*, 3(5), 509-512.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0307>
- Hartl, D. L., & Clark, A. G. (1989). *Principles of population genetics*. Sinauer Associates.
- Hau, L. N., & Lin, S. M. (2006). *Gracilariopsis nhatrangensis* (Gracilariaceae, Rhodophyta), a new marine red alga from Nhatrang, southern Vietnam. *Botanical Studies*, 47, 329–337.

- Hedgecock, D. (2019). Population Genetics of Marine Organisms. En K. J. Cochran, H. J. Bokuniewicz, P. L. Yager (Eds.), *Encyclopedia of Ocean Sciences* (pp. 778-783) Elsevier eBooks. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-409548-9.04302-5>
- Hedrick, P. (2011). *Genetics of populations* (4th ed.). Jones & Bartlett Publishers.
- Held, C., & Leese, F. (2007). The utility of fast evolving molecular markers for studying speciation in the Antarctic benthos. *Polar Biology*, 30(4), 513-521. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0210-x>
- Hohenlohe, P. A., Funk, W. C., & Rajora, O. P. (2020). Population genomics for wildlife conservation and management. *Molecular Ecology*, 30(1), 62-82. <https://doi.org/10.1111/mec.15720>
- Holsinger, K. E., & Weir, B. S. (2009). Genetics in geographically structured populations: Defining, estimating and interpreting F_{ST} . *Nature Reviews Genetics*, 10, 639–649.
- Hossain, M. T., Sohag, A. A. M., Haque, M. N., Tahjib-Ul-Arif, M., Dash, R., Chowdhury, M. T. H., Hossain, M. A., Moon, I. S., & Hannan, M. A. (2021). Nutritional Value, Phytochemical Profile, Antioxidant Property and Agar Yielding Potential of Macroalgae from Coasts of Cox's Bazar and St. Martin's Island of Bangladesh. *Journal Of Aquatic Food Product Technology*, 30(2), 217-227. <https://doi.org/10.1080/10498850.2020.1869876>
- Hu, Z., Li, J., Sun, Z., Oak, J., Zhang, J., Fresia, P., Grant, W. S., & Duan, D. (2015). Phylogeographic structure and deep lineage diversification of the red alga *Chondrus ocellatus* Holmes in the Northwest Pacific. *Molecular Ecology*, 24(19), 5020-5033. <https://doi.org/10.1111/mec.13367>

- Huanel, O. R., Nelson, W. A., Robitzch, V., Mauger, S., Faugeron, S., Preuss, M., Zuccarello, G. C., & Guillemin, M. (2020). Comparative phylogeography of two Agarophyton species in the New Zealand archipelago. *Journal Of Phycology*, 56(6), 1575-1590. <https://doi.org/10.1111/jpy.13046>
- Hudson, R. R., Slatkin, M., & Maddison, W. P. (1992). Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data. *Genetics*, 132(2), 583–589. <https://doi.org/10.1093/genetics/132.2.583>
- Iha, C., Grassa, C. J., Lyra, G. M., Davis, C. C., Verbruggen, H., & Oliveira, M. C. (2018). Organellar genomics: a useful tool to study the evolutionary relationships and molecular evolution in Gracilariaceae (Rhodophyta). *Journal of Phycology*. <https://doi.org/10.1111/jpy.12765>
- Iyer, R., Tronchin, E. M., Bolton, J. J. & Coyne, V. E. (2005). Molecular systematics of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) with emphasis on Southern Africa. *Journal of Phycology* 41: 672-684.
- Johns, W. E., Townsend, T. L., Fratantoni, D. M., & Wilson, W. (2002). On the Atlantic inflow to the Caribbean Sea. *Deep Sea Research Part I Oceanographic Research Papers*, 49(2), 211-243. [https://doi.org/10.1016/s0967-0637\(01\)00041-3](https://doi.org/10.1016/s0967-0637(01)00041-3)
- Kim, M. S., Yang, E. C. & Boo, S. M. (2006). Taxonomy and phylogeny of flattened species of *Gracilaria* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from Korea based on morphology and protein-coding plastid *rbc* L and *psb* A sequences. *Phycologia* 45: 520-528.

- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology And Evolution*, 35(6), 1547-1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Lanteri, A., & Confalonieri, V. (2003). Filogeografía: Objetivos, métodos y ejemplos. En J. J. Morrone & J. Llorente (Eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía* (pp. 185–194). CONABIO.
- Lara-Lara, J. R., Arenas, V., Bazán, C., Díaz, V., Escobar, E., García, M., Gaxiola, G., Robles, G., Sosa, R., Soto, L. A., Tapia, M., & Valdez-Holguín, J. E. (2008). Los ecosistemas marinos. En CONABIO. *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 135-159). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Lee, W., Lim, P., Phang, S., Namasivayam, P., & Ho, C. (2016). Agar properties of *Gracilaria* species (Gracilariaceae, Rhodophyta) collected from different natural habitats in Malaysia. *Regional Studies In Marine Science*, 7, 123-128. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.06.001>
- Leigh, J. W., & Bryant, D. (2015). popart: full-feature software for haplotype network construction. *Methods In Ecology And Evolution*, 6(9), 1110-1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12410>
- Leliaert, F., Verbruggen, H., Vanormelingen, P., Steen, F., López-Bautista, J. M., Zuccarello, G. C., & De Clerck, O. (2014). DNA-based species delimitation in algae. *European Journal Of Phycology*, 49(2), 179-196. <https://doi.org/10.1080/09670262.2014.904524>

- Leopardi-Verde, C. L., & Escobedo-Sarti, G. J. (2021). Filogenias: conceptos y generalidades. *Tequío*, 4(11), 7-25. <https://doi.org/10.53331/teq.v4i11.5145>
- Lim, P., Yang, L., Tan, J., Maggs, C. A., & Brodie, J. (2017). Advancing the taxonomy of economically important red seaweeds (Rhodophyta). *European Journal Of Phycology*, 52(4), 438-451. <https://doi.org/10.1080/09670262.2017.1365174>
- Lynch, M., & Crease, T. J. (1990). The analysis of population survey data on DNA sequence variation. *Molecular Biology and Evolution*, 7(4), 1861–1868.
- Lyra, G. D. M., Nunes, J. M. D. C., Pestana, E. M. D. S., De Matos, J. C. G., Caires, T. A., De Jesus, P. B., Da Silva Costa, E. & Oliveira, M. C. (2021). Diversity of Gracilariaceae (Rhodophyta) in Brazil: integrating morphological and molecular data. *Phytotaxa* 496 (1), 1-53. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.496.1.1>
- Lyra, G. M., Costa, E. D., De Jesus, P. B., De Matos, J. C., Caires, T. A., Oliveira, M. C., Oliveira, E. C., Xi, Z., Nunes, J. M. y Davis, C. C. (2015a). Phylogeny of Gracilariaceae (Rhodophyta): evidence from plastid and mitochondrial nucleotide sequences. *Journal Of Phycology*, 51(2), 356-366. <https://doi.org/10.1111/jpy.12281>
- Lyra, G. M., Gurgel, C. F. D., Costa, E. S., De Jesus, P. B., Caires, T., De Matos, J. C. G., Oliveira, M. C., Oliveira, E. C., & Nunes, J. M. C. (2015b). A new tropical species of Gracilariaceae (Rhodophyta, Gracilariales): *Gracilaria silvia* sp. nov. *Phytotaxa*, 222(3), 183–193. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.222.3.2>
- Macaya, E. C., & Zuccarello, G. C. (2010). Genetic structure of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* along the southeastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 420, 103–112. <http://www.jstor.org/stable/24874375>

- Machín-Sánchez, M., Gil-Rodríguez, M. C., & Haroun, R. (2018). Phylogeography of the Red Algal *Laurencia* Complex in the Macaronesia Region and Nearby Coastal Areas: Recent Advances and Future Perspectives. *Diversity*, *10*(1), 10. <https://doi.org/10.3390/d10010010>
- Maggs, C. A., Douglas, S. E., Fenety, J., & Bird, C. J. (1992). A molecular and morphological analysis of the *Gymnogongrus devoniensis* (Rhodophyta) complex in the North Atlantic. *Journal of Phycology*, *28*(2), 214-232.
- Manel, S., Schwartz, M. K., Luikart, G., & Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends In Ecology & Evolution*, *18*(4), 189-197. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(03\)00008-9](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(03)00008-9)
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, *27*(2), 209–220.
- Mantri, V. A., Shah, Y., & Thirupathi, S. (2020). Feasibility of farming the agarose-yielding red alga *Gracilaria dura* using tuve-net cultivation in the open sea along the Gujarat coast of NW India. *Applied Phycology*, *1*, 12–19. <https://doi.org/10.1080/26388081.2019.1648181>
- Martínez-López, B., & Parés-Sierra, A. (1998). Circulación del golfo de México inducida por mareas, viento y la corriente de Yucatán. *Ciencias Marinas*, *24*(1), 65-93.
- Mayr, E. (1957). Species concepts and definitions. En E. Mayr (Ed.), *The species problem: A symposium presented at the Atlanta meeting of the American Association for the Advancement of Science* (pp. 1–22). American Association for the Advancement of Science.

- Meirmans, P. G., & Hedrick, P. W. (2010). Assessing population structure: FST and related measures. *Molecular Ecology Resources*, *11*(1), 5-18. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02927.x>
- Mendoza-González, A.C., Mateo-Cid, L.E., Hernández-Casas, C.M., Nava-Olvera, R., Méndez-Guzmán, I. & Acosta-Calderón, J.A. (2024). Inventory of red algae (Rhodophyta) from the Sian Ka'an Biosphere Reserve, Mexican Caribbean. *Biota Neotropica* *24*(1 e20231572): 1–25. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2023-1572>
- Meunier, T., Pallás-Sanz, E., Tenreiro, M., Portela, E., Ochoa, J., Ruiz-Angulo, A., & Cusí, S. (2018). The Vertical Structure of a Loop Current Eddy. *Journal Of Geophysical Research Oceans*, *123*(9), 6070-6090. <https://doi.org/10.1029/2018jc013801>
- Milne, I., Lindner, D., Bayer, M., Husmeier, D., McGuire, G., Marshall, D. F., & Wright, F. (2008). TOPALi v2: a rich graphical interface for evolutionary analyses of multiple alignments on HPC clusters and multi-core desktops. *Bioinformatics*, *25*(1), 126-127. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btn575>
- Montagne, C. (1842). *Prodromus generum specierumque phycearum novarum, in itinere ad polum antarcticum, ab illustri Dumont d'Urville peracto collectarum, notis diagnosticis tantum huc evulgatarum, descriptionibus verò fusioribus nec no iconibus analyticis jamque illustrandarum auctore*. En C. Montagne, D.M. Gide editorem, Paris, pp. [1]–16.
- Montecinos, A., Broitman, B. R., Faugeron, S., Haye, P. A., Tellier, F., & Guillemin, M. (2012). Species replacement along a linear coastal habitat: phylogeography and

- speciation in the red alga *Mazzaella laminarioides* along the south east pacific. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-97>
- Morrone, J. J. (2013). *Sistemática Fundamentos, métodos, aplicaciones*. UNAM, México. 505 pp.
- Muangmai, N., Maneevat, S., Chirapart, A., & Zuccarello, G. C. (2023). Contrasting patterns of genetic diversity and population discontinuity in the common red seaweed *Gracilaria salicornia* (Gracilariaceae) along the coasts of Thailand. *Phycologia*, 62(5), 452-461. <https://doi.org/10.1080/00318884.2023.2254621>
- Muller-Karger, F. E., Smith, J. P., Werner, S., Chen, R., Roffer, M., Liu, Y., Muhling, B., Lindo-Atichati, D., Lamkin, J., Cerdeira-Estrada, S., & Enfield, D. B. (2015). Natural variability of surface oceanographic conditions in the offshore Gulf of Mexico. *Progress In Oceanography*, 134, 54-76. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.12.007>
- Murphy, S. J., Hurlburt, H. E., & O'Brien, J. J. (1999). "The Connectivity of Caribbean and Gulf of Mexico Waters." *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 104(C7), 15813-15824.
- Nei, M. (1973). Analysis of Gene Diversity in Subdivided Populations. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 70(12), 3321-3323. <https://doi.org/10.1073/pnas.70.12.3321>
- Nei, M. (1982). Evolution of human races at the gene level. *Progress in Clinical Biological Research*, 103(Pt A), 167-181. <https://doi.org/10.1002/9780470171597.ch11>

- Nei, M. (1987). *Molecular Evolutionary Genetics*. En *Columbia University Press eBooks*.
<https://doi.org/10.7312/nei-92038>
- Nei, M., & Li, W. H. (1979). Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 76, 5269–5273. <https://doi.org/10.1073/pnas.76.10.5269>
- Nei, M., & Tajima, F. (1981). DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases. *Genetics*, 97, 145–163.
- Nei, M., Maruyama, T., & Chakraborty, R. (1975). The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29(1), 1-10. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1975.tb00807.x>
- Neigel, J. E. (2002). Is F_{ST} obsolete? *Conservation Genetics* 3, 167–173
<https://doi.org/10.1023/A:1015213626922>
- Norris, J. N. & Gurgel, C. F. D. (2014) Gracilariales; Gracilariaceae. In: *Norris, J.N., Marine Algae of the Northern Gulf of California, II: Rhodophyta, Smithsonian Contributions to Botany, no. 96*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, D.C., pp. 373–404.
- Núñez Resendiz, M. L., Dreckmann, K. M., Sentías, A., & León-Tejera, H. P. (2019b). *Meristotheca spinella* Núñez-Resendiz, Dreckmann & Sentías, sp. nov. (Solieriaceae, Rhodophyta) a new cylindrical species from the southwestern Gulf of Mexico. *Cryptogamie, Algologie*, 40(6), 63-72.
- Núñez Resendiz, M. L., Dreckmann, K. M., Sentías, A., Díaz-Larrea, J., & Zuccarello, G. C. (2015). Genetically recognizable but not morphologically: the cryptic nature

- of *Hydropuntia cornea* and *H. usneoides* (Gracilariales, Rhodophyta) in the Yucatan Peninsula. *Phycologia*, 54(4), 407–416. <https://doi.org/10.2216/15-009.1>
- Núñez Resendiz, M. L., Dreckmann, K. M., Senties, A., Wynne, M. J., & León Tejera, H. (2019a). Marine red algae (Rhodophyta) of economic use in the algal drifts from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Phytotaxa*, 387(3), 219. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.387.3.3>
- Núñez Resendiz, M. L., Dreckmann, K. M., Senties, A., Zuccarello, G. C., & León-Tejera, H. P. (2018). *Tepoztequiella rhizoidea* gen. et sp. nov. (Solieriaceae, Rhodophyta) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Phycologia*, 57(1), 90-99.
- Núñez Resendiz, M. L., Zuccarello, G. C., Dreckmann, K. M., & Senties, A. (2016). Phylogeography of *Hydropuntia cornea*/*Hydropuntia usneoides* complex (Gracilariales, Rhodophyta) in the Yucatan Peninsula. *Phycologia*, 56(1), 14–20. <https://doi.org/10.2216/16-46.1>
- Oey, L. Y., Ezer, T., & Lee, H. C. (2005). "Loop Current, rings and related circulation in the Gulf of Mexico: A review of numerical models and future challenges." *Geophysical Monograph-American Geophysical Union*, 161, 31-56.
- Ortíz-Pérez, M. A. & De la Lanza Espino, G. (2006). Diferenciación del espacio costero de México, un inventario regional. Instituto de Geografía, UNAM. Coyoacán, CDMX. Folio variado.
- Padilla, M. & Sánchez, R. J. (2007). Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de la Sociedad Geológica mexicana* 1: 19-42.

- Palacios Giraldo, D. C. (2009). Identificación y uso de *Gracilaria blodgettii* (harvey) para ensayos de esporulación en condiciones de laboratorio. [Tesis de licenciatura inédita]. Universidad Jorge Tadeo Lozano.
- Palacios-Hernández, E., Carrillo, L., Meza-Romero, S. I., & Ávalos-Cueva, D. (2017). Variabilidad espacio temporal de la temperatura superficial del mar, en el mar caribe. *Ra Ximhai*, 13(3), 243-265.
- Palma Ortiz, C. A., Dreckmann, K. M., Núñez Resendiz, M. L., & Sentías, A. (2017). Variación genética en *Meristotheca cylindrica* (Solieriaceae, Rhodophyta) en Campeche, México. *Hidrobiológica*, 27, 315-326.
- Palumbi, S. R. (2003). Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological Applications*, 13: 146-158. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0146:PGDCAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0146:PGDCAT]2.0.CO;2)
- Pareek, M., Mishra, A. & Jha, B. (2010). Molecular phylogeny of *Gracilaria* species inferred from molecular markers belonging to three different genomes. *Journal of Phycology* 46:1322-1328.
- Peakall, R., & Smouse, P. E. (2012). GenAEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*, 28(19), 2537-2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Peakall, R., Smouse, P. E., & Huff, D. R. (1995). Evolutionary implications of allozyme and RAPD variation in diploid populations of dioecious buffalograss *Buchloë dactyloides*. *Molecular Ecology*, 4, 135–148. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1995.tb00203.x>

- Pedroche, F. F. & Senties, A. (2003). Ficología marina mexicana: Diversidad y Problemática actual. *Hidrobiológica* 13(1): 23-32.
- Pedroche, F., & Senties, A. (2020). Diversidad de macroalgas marinas en México. Una actualización florística y nomenclatural. *Cymbella* 6 (1): 04-55.
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Baltimore, MD: The John Hopkins University Press.
- Pigliucci, M., Murren, C. J., & Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal Of Experimental Biology*, 209(12), 2362-2367.
<https://doi.org/10.1242/jeb.02070>
- Ramírez-Soriano, A., Ramos-Onsins, S. E., Rozas, J., Calafell, F., & Navarro, A. (2008). Statistical power analysis of neutrality tests under demographic expansions, contractions, and bottlenecks with recombination. *Genetics*, 179, 555–567.
<https://doi.org/10.1534/genetics.107.083006>
- Rani, A., Saini, K. C., Fartyal, M., Jaitak, V., & Bast, F. (2024). A concise review on the bioactive potential of the genus *Gracilaria* (Rhodophyta). *Nucleus*.
<https://doi.org/10.1007/s13237-024-00471-9>
- Rentería Alcántara, M. (2007). Breve revisión de los marcadores moleculares. En L. E. Eguiarte, V. Souza, & X. Aguirre (Comps.), *Ecología molecular* (pp. 541–571). Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Rodríguez-Arnaiz, R., Castañeda-Sortibrán, A., & Ordaz, M. G. (2009). Conceptos básicos de genética. Las Prensas de Ciencias.

- Rogers, A. R., & Harpending, H. (1992). Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology And Evolution*. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040727>
- Ronquist, F., Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology*, 61(3), 539-542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Rousset, F. (2000). Genetic differentiation between individuals. *Journal of Evolutionary Biology*, 13(2), 245-253.
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sánchez-DelBarrio, J. C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S. E., & Sánchez-Gracia, A. (2017). DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets. *Molecular Biology And Evolution*, 34(12), 3299-3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Rueness, J. (2005). Life history and molecular sequences of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariales, Rhodophyta), a new introduction to European waters. *Phycologia* 44: 120-128.
- Ruse, M. (1987). Biological Species: Natural Kinds, Individuals, or What? *The British Journal for the Philosophy of Science*, 38(2), 225–242. <http://www.jstor.org/stable/687049>
- Salvador, A. (1991). Origin and development of the Gulf of Mexico basin. En *Geological Society of America eBooks* (pp. 389-444). <https://doi.org/10.1130/dnag-gna-j.389>

- Saunders, G. W. (2005). Applying DNA barcoding to red macroalgae: A preliminary appraisal holds promise for future application. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360, 1879–1888.
- Sawyer, D. S., Buffler, R. T., & Pilger, R. H. (1991). The crust under the Gulf of Mexico basin. En *Geological Society of America eBooks* (pp. 53-72). <https://doi.org/10.1130/dnag-gna-j.53>
- Schilling, C. D. & Pigliucci, M. (1998). Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sunderland, MA: Sinauer.
- Schmitz, W. J., & McCartney, M. S. (1993). On the North Atlantic Circulation. *Reviews of Geophysics*, 31(1), 29-49.
- Schneider, S., Roessli, D., & Excoffier, L. (2000). *Arlequin: A software for population genetics data analysis user manual (version 2.000)*. University of Geneva, Geneva, Switzerland.
- Sheinbaum, J., Candela, J., Badan, A., & Ochoa, J. (2002). Flow structure and transport in the Yucatan Channel. *Geophysical Research Letters*, 29(3). <https://doi.org/10.1029/2001gl013990>
- Shimada, S., Horiguchi, T., & Masuda, M. (1999). Phylogenetic affinities of genera *Acanthopeltis* and *Yatabella* (Gelidiales, Rhodophyta) inferred from molecular analyses. *Phycologia*, 38(6), 528-540.
- Simpson, G. G. (1943). Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleozoology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 44, 221-230. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1943.tb31301.x>

- Slatkin, M. (1987). Gene Flow and the Geographic Structure of Natural Populations. *Science*, 236(4803), 787-792. <https://doi.org/10.1126/science.3576198>
- Soares, L. P., Gurgel, C. F. D., & Fujii, M. T. (2018). *Gracilaria suzanna* sp. nov. (Gracilariales, Rhodophyta), a new flattened species from northeast Brazil based on morphological and molecular evidence. *Phycologia*, 57(3), 345–353. <https://doi.org/10.2216/17-102.1>
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B. S., Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S. A., Martin, K. D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C. A., & Robertson, J. (2007). Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, 57(7), 573-583. <https://doi.org/10.1641/b570707>
- Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123(3), 585–595.
- Tapia-Silva F. O., Hernández-Cervantes O. E., Vilchis-Alfaro M. I., Senties A. & Dreckmann K. M. (2015). Mapping of algae richness using spatial data interpolation. *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences* 40(7/W3): 1005-1008.
- Templeton, A. R. (1989). The meaning of species and speciation: A genetic perspective. En D. Otte y J. A. Endler (Eds.), *Speciation and its consequences* (pp. 3–27). Sinauer Associates Inc.
- Templeton, A. R. (2021). *Population Genetics and Microevolutionary Theory*. John Wiley & Sons.

- Templeton, A. R., Crandall, K. A., & Sing, C. F. (1992). A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics*, *132*, 619–633.
- Thiers, B. (2022). *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Thormann, B., Ahrens, D., Armijos, D. M., Peters, M. K., Wagner, T., & Wägele, J. W. (2016). Exploring the Leaf Beetle Fauna (Coleoptera: Chrysomelidae) of an Ecuadorian Mountain Forest Using DNA Barcoding. *PLoS ONE*, *11*(2), e0148268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148268>
- Tomczak, M., & Godfrey, J. S. (2003). *Regional Oceanography: An Introduction*. Elsevier Science.
- Torres, P., Santos, J. P., Chow, F., & Dos Santos, D. Y. A. (2019). A comprehensive review of traditional uses, bioactivity potential, and chemical diversity of the genus *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta). *Algal Research*, *37*, 288–306. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2018.12.009>
- Vázquez-Domínguez, E. (2002). Phylogeography, historical patterns and conservation of natural areas. En G. Nelson, J. C. Day, L. M. Sportza, J. Loucky, & C. Vásquez (Eds.), *Protected areas and the regional planning imperative in North America* (pp. 369–378). Univ. of Calgary Press.
- Vieira, C., Kim, M. S., De Ramon N'Yeurt, A., Payri, C., D'Hondt, S., De Clerck, O., & Zubia, M. (2023b). Marine Flora of French Polynesia: An Updated List Using DNA

Barcoding and Traditional Approaches. *Biology*, 12(8), 1124.
<https://doi.org/10.3390/biology12081124>

Vilchis, M. I., Dreckmann, K. M., & Sentías, A. (2022a). Análisis morfométrico de cinco especies del complejo *Gracilaria mammillaris* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en el Atlántico mexicano. *Acta Botánica Mexicana*, (129), e2007.
<https://doi.org/10.21829/abm129.2022.2007>

Vilchis, M. I., Dreckmann, K. M., García-Trejo, E. A., Hernández, O. E., & Sentías, A. (2018). Patrones de distribución de las grandes macroalgas en el golfo de México y el Caribe mexicano: una contribución a la biología de la conservación. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(1).
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.1.2226>

Vilchis, M. I., Dreckmann, K. M., Quintanar-Isaías, A., & Sentías, A. (2019). Análisis morfométrico de las especies simpátricas del complejo *Crassiphycus corneus/C. usneoides* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. *Acta Botanica Mexicana*, 127.
<https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1596>

Vilchis, M. I., K. M. Dreckmann, O. E. Hernández, O. C. Palma, M. L. Núñez Resendiz, & A. Sentías. (2022b). Molecular assessment of the species of Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) from the Yucatán Peninsula, Mexico, Including two new records for the Mexican Atlantic. *Botanical Sciences* 100 (2): 493-505. DOI:
<https://doi.org/10.17129/botsci.2915>

- Wang, X., Guo, M., Yan, S., Wang, Y., Sun, Z., Xia, B., & Wang, G. (2023). Diversity of Gracilariaceae (Rhodophyta) in China: An integrative morphological and molecular assessment including a description of *Gracilaria tsengii* sp. nov. *Algal Research*, 71, 103074. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2023.103074>
- Wares, J. P., Gaines, S., & Cunningham, C. W. (2001). A comparative study of asymmetric migration events across a marine biogeographic boundary. *Evolution*, 55(2), 295-306. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01294.x>
- Wenink, P. W., Baker, A. J., Rösner, H. U., & Marcel G. J. Tilanus. (1996). Global Mitochondrial DNA Phylogeography of Holarctic Breeding Dunlins (*Calidris alpina*). *Evolution*, 50(1), 318–330. <https://doi.org/10.2307/2410803>
- Wiley, E. O., & Lieberman, B. S. (2011). *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons.
- Willis K. J. & McElwain J. C. (2002). *The evolution of plants*. Oxford University Press. Oxford. 392 p.
- Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16(2), 97–159. <https://doi.org/10.1093/genetics/16.2.97>
- Wright, S. (1943). Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138. <https://doi.org/10.1093/genetics/28.2.114>
- Wright, S. (1951). The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, 15, 323–354. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x>

- Wright, S. (1978). *Evolution and the genetics of populations: Variability within and among natural populations* (Vol. 4). University of Chicago Press.
- Wyrki, K. (1967). Circulation of water masses in the eastern equatorial Pacific Ocean. *Oceanography*, 23(1), 2-48.
- Yamamoto, H. (1975). The relationship between *Gracilariopsis* and *Gracilaria* from Japan. *Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, 26, 217–222.
- Yang, E. C., Kim, M. S., Geraldino, P. J. L., Sahoo, D., Shin, J. A. & Boo, S. M. (2008). Mitochondrial *cox1* and plastid *rbcL* genes of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariaceae, Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology* 20: 161-168.
- Yang, M. Y., Geraldino, P. J. L. & Kim, M. S. (2013). DNA barcode assessment of *Gracilaria salicornia* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from Southeast Asia. *Botanical Studies* 54: 27.
- Yow, Y. Y., Lim, P. E. & Phang, S. M. (2011). Genetic diversity of *Gracilaria changaii* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from west coast, Peninsular Malaysia based on mitochondrial *cox1* gene analysis. *Journal of Applied Phycology* 23: 219-226.
- Yow, Y. Y., Lim, P. E., y Phang, S. M. (2013). Assessing the use of mitochondrial *cox1* gene and *cox2-3* spacer for genetic diversity study of Malaysian *Gracilaria changii* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from Peninsular Malaysia. *Journal of Applied Phycology*, 25(3), 831–838. <https://doi.org/10.1007/s10811-012-9942-x>
- Zavala-Hidalgo, J., Romero-Centeno, R., Mateos-Jasso, A., Morey, S. L., & Martínez-López, B. (2014). The response of the Gulf of Mexico to wind and heat flux forcing: ¿What

has been learned in recent years? *Atmósfera*, 27(3), 317-334.
[https://doi.org/10.1016/s0187-6236\(14\)71119-1](https://doi.org/10.1016/s0187-6236(14)71119-1)

Zuccarello, G. C., Burger, G., West, J. A., & King, R. J. (1999). A mitochondrial marker for red algal intraspecific relationships. *Molecular Ecology*, 8(8), 1443-1447.

Zuccarello, G. C., Critchley, A. T., Smith, J., Sieber, V., Lhonneur, G. B., & West, J. A. (2006). Systematics and genetic variation in commercial shape *Kappaphycus* and shape *Eucheuma* (Solieriaceae, Rhodophyta). *Journal Of Applied Phycology*, 18(3-5), 643-651. <https://doi.org/10.1007/s10811-006-9066-2>

APÉNDICES

APENDICE 1. Resumen de datos por cada población, con datos de colecta, de secuencias de ADN y referencias de herbario, así como la información de genes secuenciados (indicados con "X") para cada individuo.

Región	Estado	Localidad	Clave de colecta	Clave de secuencia	Voucher	Genes secuenciados para cada individuo			
						Cloroplasto		Mitocondria	
						RuBisCo spacer	<i>rbcL</i>	<i>cox2-3</i>	COI
			EM4	MM4		X		X	X
			EM5	MM5		X		X	X
			EM9	MM9		X		X	X
			EM19	MM19		X		X	X
			EM1	MM1		X	X	X	X
			EM2	MM2		X	X	X	X
			EM6	MM6		X		X	X
			EM7	MM7		X		X	X
			EM8	MM8		X		X	X
		Morro de la Mancha (MM)	EM23	MM23		X		X	X
			EM27	MM27		X			
			EM3	MM3	UAMIZ1523	X	X		
			EG3	PM3		X			
			EG10A	PM10A		X			
			F5	PM5		X			
			F15	PM15		X		X	
			F16	PM16		X		X	
			F27	PM27		X		X	
			EG19	PM19		X			X
			EG1	PM1		X			X
			EG6	PM6		X			X
			EG6A	PM6A		X			
			EG7	PM7		X		X	X
			EG11A	PM11A		X		X	X
			F11	PM11		X		X	
Golfo de México (GM)	Veracruz	Playa Mocambo-Costa de Oro (PM)	F28	PM28		X			
			F32	PM32		X			X
			EG8	PM8	UAMIZ1524	X			X

		EG9	PM9		X	X		X
		EG10	PM10		X			
		EG12A	PM12A		X			
		EG13	PM13		X		X	X
		EG11	PM11B		X		X	X
		EG12	PM12		X		X	X
		F4	PM4		X			
		F12	PM12B		X			
		F20	PM20		X			
		F23	PM23		X			
		F30	PM30		X		X	X
		EG14	PM14		X		X	X
		EG15	PM15A		X			
		EG16	PM16A		X			
		EG17	PM17		X			X
		EG5	PM5A		X			
		EG2	PM2		X			
		EG4	PM4		X		X	X
		EG18	PM18		X		X	X
		F6	PM6		X			
		F22	PM22		X			
		F31	PM31		X			
		F9	PM9A		X			
		F33	PM33		X		X	X
		PR1	PR1		X		X	
		PR2	PR2		X		X	X
		PR4	PR4				X	X
		PR3	PR3				X	
	Puerto Real (PR)	PR5	PR5	UAMIZ1525	X		X	
		Sa1	SA1		X		X	
		Sa2	SA2		X		X	
		Sa3	SA3		X		X	
		Sa4	SA4		X		X	X
		Sa5	SA5		X			X
		Sa6	SA6		X			X
		Sa7	SA7		X			
		Sa8	SA8		X			
		Sa9	SA9		X			
	Sabancuy (SA)	Sa10	SA10	UAMIZ1526	X			
		BT1	BT1		X			
	Campeche	BT2	BT2	UAMIZ1527	X			

			BT3	BT3		X		X	
			BT5	BT5		X		X	
			BT6	BT6		X		X	X
			BT7	BT7		X		X	X
			BT8	BT8		X		X	X
			BT9	BT9		X			
			BT10	BT10		X			
			BT11	BT11		X			
			BT12	BT12		X			
		Bahía	BT13	BT13		X			
		Tortugas	BT15	BT15		X			
		(BT)	BT16	BT16		X			
			BT17	BT17		X			
			BT18	BT18		X			
			BT19	BT19		X			
			BT20	BT20		X			
			BT21	BT21		X			
			BT22	BT22		X		X	
			BT23	BT23		X		X	
			BT4	BT4		X	X		
			BT14	BT14		X			
			PP1	PP1		X			
			PP2	PP2		X		X	
			PP3	PP3		X		X	
			PP4	PP4		X		X	X
			PP5	PP5		X		X	X
			PP6	PP6		X			X
			PP7	PP7		X			
			PP8	PP8		X			
			PP9	PP9		X			
			PP11	PP11		X		X	
			PP13	PP13		X		X	
		Playa Paraíso	PP15	PP15		X			
		(PP)	PP16	PP16	UAMIZ1528	X			
			PX1	PX1		X			
			PX2	PX2		X		X	
			PX3	PX3		X		X	X
			PX4	PX4		X		X	X
			PX5	PX5		X		X	X
Caribe		Playa	PX6	PX6		X			
mexicano	Quintana	Xcalacoco	PX8	PX8	UAMIZ1529	X			
(CM)	Roo	(PX)							

	PX9	PX9		X		X	
	PX10	PX10		X		X	
	PX11	PX11		X			
	PX12	PX12		X			
	PX14	PX14		X			
	T1	TU1		X			
	T2	TU2		X		X	X
	T3	TU3		X	X	X	X
	T5	TU5		X		X	X
	T6	TU6		X		X	X
	T7	TU7		X			
	T8	TU8		X			
	T9	TU9		X		X	
	T10	TU10		X		X	
Playa	T11	TU11		X			
Mirador,	T12	TU12	UAMIZ1530	X			
Tulum (TU)							

APENDICE 2. Matriz genética de la región espaciadora de la RuBisCo en formato ARP.

[Profile]

Title="Gracilariaflabelliformis"
NbSamples=8
GenotypicData=0
GameticPhase=1
RecessiveData=0
DataType=DNA
LocusSeparator=NONE
MissingData='?'

[Data]

[[Samples]]

SampleName="BT"
SampleSize=23
SampleData= {

1_1 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_2 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_3 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_4 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_5 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_6 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_7 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_8 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_9 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_10 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_11 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_12 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_13 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_14 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_15 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_16 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_17 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_18 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_19 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_20 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_21 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_22 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
1_23 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
}

SampleName="PM"
SampleSize=40
SampleData= {

2_1 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_2 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_3 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_4 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_5 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_6 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_7 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_8 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT

```
2_9 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_10 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_11 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_12 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_13 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_14 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_15 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_16 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_17 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_18 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_19 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_20 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_21 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_22 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_23 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_24 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_25 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_26 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_27 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_28 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_29 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_30 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_31 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_32 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_33 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_34 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_35 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_36 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_37 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_38 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_39 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
2_40 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
}
```

```
SampleName="MM"
SampleSize=12
SampleData= {
```

```
3_1 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
3_2 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
3_3 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
3_4 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
3_5 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
3_6 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
3_7 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
3_8 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
3_9 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
3_10 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
3_11 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
3_12 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
}
```

```
SampleName="PR"
SampleSize=3
SampleData= {
```

```

4_1 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
4_2 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
4_3 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
}
    SampleName="SA"
    SampleSize=10
    SampleData= {
5_1 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
5_2 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
5_3 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
5_4 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
5_5 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
5_6 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
5_7 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
5_8 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
5_9 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
5_10 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
}
    SampleName="PP"
    SampleSize=13
    SampleData= {
6_1 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_2 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_3 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_4 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_5 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_6 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_7 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_8 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_9 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_10 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_11 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_12 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
6_13 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
}
    SampleName="PX"
    SampleSize=12
    SampleData= {
7_1 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
7_2 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
7_3 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
7_4 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
7_5 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
7_6 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
7_7 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
7_8 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
7_9 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
7_10 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
7_11 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
7_12 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
}
    SampleName="TU"

```

```
SampleSize=11
SampleData= {
8_1 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
8_2 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
8_3 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
8_4 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
8_5 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
8_6 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
8_7 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
8_8 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
8_9 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
8_10 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
8_11 1 ATTATACTTCTACAGATACAGCTGATTTT
}
```


APENDICE 3. Matriz geográfica para el análisis de SAMOVA en formato ARP.

1	"BT"	91.01	19.11	1
2	"PM"	96.09	19.15	1
3	"MM"	96.38	19.59	1
4	"PR"	91.19	18.99	1
5	"SA"	91.53	18.78	1
6	"PP"	86.96	20.76	1
7	"PX"	87.03	20.66	1
8	"TU"	87.45	20.17	1

APENDICE 4. Matriz geográfica para la prueba de Mantel en formato GEO. PM: Playa Mocambo-Costa de Oro. MM: Morro de la Mancha. BT: Bahía Tortugas. PR: Puerto Real. SA: Sabancuy. PP: Playa Paraíso. PX: Playa Xcalacoco. Tu: Tulum.

PM	MM	BT	PR	SA	PP	PX	TU	
0.000								PM
57.873	0.000							MM
533.842	565.476	0.000						B-T
515.513	548.444	22.931	0.000					PR
481.667	517.105	65.679	42.754	0.000				SA
971.508	991.639	461.934	484.478	526.770	0.000			PP
962.177	982.844	450.672	473.152	515.356	13.223	0.000		PX
912.386	935.886	391.608	413.624	455.179	82.816	69.604	0.000	TU

APENDICE 5. Secuencias del GenBank empleadas en los análisis filogenéticos.

Especie	Localidad	Numero de acceso al GenBank	Referencia de la publicación
<i>Gracilaria mammillaris</i>	USA: Los Ángeles	AY049323	Gurgel y Fredericq, 2004
	Polinesia Francesa: Islas de la Sociedad, Moorea.	OR860610	Vieira <i>et al.</i> , 2023
<i>Gracilaria isabellana</i>	Brasil: Santa Catarina	KP252958	Lyra <i>et al.</i> , 2015a
	Brasil	MW723547	Lyra <i>et al.</i> , 2021
	Brasil: Santa Catarina, Ponta das Canas	KP252957	Lyra <i>et al.</i> , 2015a
<i>Gracilaria damaecornis</i>	USA: Florida	AY049326	Gurgel y Fredericq, 2004
	Brasil: Bahía	KR862870	Lyra <i>et al.</i> , 2015b
<i>Gracilaria silviae</i>	Brasil	MW723532	
	Brasil	MW723536	Lyra <i>et al.</i> , 2021
<i>Gracilaria curtissiae</i>	Brasil: Rio Grande del Norte, Diogo Lopes	KP252956	Lyra <i>et al.</i> , 2015a
	Venezuela	AY049340	
<i>Gracilaria ornata</i>	Panamá	AY049318	
	Panamá	KP210235	Gurgel y Fredericq, 2004
	Brasil: Ceara, Paracuru, Pedra Rachada	MF543345	
<i>Gracilaria suzanneae</i>	Brasil: Ceara, Fortaleza, Farol Beach	MF543346	Soares <i>et al.</i> , 2018
	México	MW924218	Vilchis <i>et al.</i> , 2022b
<i>Gracilaria occidentalis</i>	USA: Los Angeles	AY049322	
	Venezuela	AY049337	
	USA: Walton Rocks, Florida	AY049354	
	Venezuela: Isla Margarita	AY049345	Gurgel y Fredericq, 2004
<i>Gracilaria flabelliformis</i>	México	MW924220	Vilchis <i>et al.</i> , 2022b
<i>Gracilariopsis carolinensis</i>	USA: North Carolina, Willmington	AY049412	
<i>Gracilariopsis cata-luziana</i>	México: Veracruz, Anton Lizardo	AY049406	Gurgel <i>et al.</i> , 2003

APENDICE 6. Detalles de los individuos analizados con la región espaciadora de la RuBisCo. Se presenta el sitio de colecta, el haplotipo presente en cada individuo, así como su frecuencia en la población, referencias de herbario y número de acceso al Genbank.

Región	Localidad	Sitio de colecta	Haplotipo (frecuencia)	Clave del individuo	Voucher	Número de acceso del Genbank
Golfo de México (GM)	Veracruz	El Morro de la Mancha (MM)	R1 (33%)	EM4	UAMIZ1523	PQ367393
				EM5		PQ367394
				EM9		PQ367395
				EM19		PQ367396
			R5 (8.5%)	EM1		PQ367397
			R6 (50%)	EM2		PQ367398
				EM6		PQ367399
		EM7		PQ367400		
		EM8		PQ367401		
		EM23		PQ367402		
		R7 (8.5%)	EM27	PQ367403		
			EM3	PQ367404		
		Playa Mocambo-Costa de Oro (PM)	EG3	PQ367405		
R1 (17.5%)	EG10A		UAMIZ1524	PQ367406		
F5			PQ367407			

			F15	PQ367408
			F16	PQ367409
			F27	PQ367410
			EG19	PQ367411
		R2 (62.5%)	EG1	PQ367412
			EG6	PQ367413
			EG6A	PQ367414
			EG7	PQ367415
			EG11A	PQ367416
			F11	PQ367417
			F28	PQ367418
			F32	PQ367419
			EG8	PQ367420
			EG9	PQ367421
			EG10	PQ367422
			EG12A	PQ367423
			EG13	PQ367424
			EG11	PQ367425
			EG12	PQ367426
			F4	PQ367427

				F12		PQ367428
				F20		PQ367429
				F23		PQ367430
				F30		PQ367431
				EG14		PQ367432
				EG15		PQ367433
				EG16		PQ367434
				EG17		PQ367435
				EG5		PQ367436
			R3 (5%)	EG2		PQ367437
				EG4		PQ367438
			R4 (2.5%)	EG18		PQ367439
			R8 (2.5%)	F6		PQ367440
			R9 (7.5%)	F22		PQ367441
				F31		PQ367442
				F9		PQ367443
			R10 (2.5%)	F33		PQ367444
	Campeche	Puerto Real (PR)	Real R1 (100%)	PR1	UAMIZ1525	PQ367445
				PR2		PQ367446
				PR4		PQ367447

		Sabancuy (SA)	R1 (100%)	Sa1	UAMIZ1526	PQ367448
				Sa2		PQ367449
				Sa3		PQ367450
				Sa4		PQ367451
				Sa5		PQ367452
				Sa6		PQ367453
				Sa7		PQ367454
				Sa8		PQ367455
				Sa9		PQ367456
				Sa10		PQ367457
		Bahía Tortugas (BT)	R1 (91%)	BT1	UAMIZ1527	PQ367458
				BT2		PQ367459
				BT3		PQ367460
				BT5		PQ367461
				BT6		PQ367462
				BT7		PQ367463
				BT8		PQ367464
				BT9		PQ367465
				BT10		PQ367466
				BT11		PQ367467

				BT12		PQ367468
				BT13		PQ367469
				BT15		PQ367470
				BT16		PQ367471
				BT17		PQ367472
				BT18		PQ367473
				BT19		PQ367474
				BT20		PQ367475
				BT21		PQ367476
				BT22		PQ367477
				BT23		PQ367478
			R2 (9%)	BT4		PQ367479
				BT14		PQ367480
Caribe mexicano (CM)	Quintana Roo	Playa Paraíso (PP)	R1 (100%)	PP1	UAMIZ1528	PQ367481
				PP2		PQ367482
				PP3		PQ367483
				PP4		PQ367484
				PP5		PQ367485
				PP6		PQ367486
				PP7		PQ367487

				PP8		PQ367488			
				PP9		PQ367489			
				PP11		PQ367490			
				PP13		PQ367491			
				PP15		PQ367492			
				PP16		PQ367493			
		Playa Xcalacoco (PX)	R1 (100%)	PX1	UAMIZ1529	PQ367494			
				PX2		PQ367495			
				PX3		PQ367496			
				PX4		PQ367497			
				PX5		PQ367498			
				PX6		PQ367499			
				PX8		PQ367500			
				PX9		PQ367501			
				PX10		PQ367502			
				PX11		PQ367503			
				PX12		PQ367504			
				PX14		PQ367505			
				Playa Mirador, Tulum (TU)		R1 (100%)	T1	UAMIZ1530	PQ367506
							T2		PQ367507

				T3	PQ367508
				T5	PQ367509
				T6	PQ367510
				T7	PQ367511
				T8	PQ367512
				T9	PQ367513
				T10	PQ367514
				T11	PQ367515
				T12	PQ367516



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00232

Matrícula: 2223803827

Filogeografía de *Gracilaria flabelliformis* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas de Golfo de México y Caribe mexicano.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 15:00 horas del día 23 del mes de octubre del año 2024 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

M. EN C. MARIA EUGENIA ZAMUDIO RESENDIZ
MTRO. OSCAR EDUARDO HERNANDEZ CERVANTES
DRA. MARTHA ISABEL VILCHIS ALFARO
MTRO. ALEXIS DE JESUS ESCARCEGA BATA

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretario el último, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:


MAESTRA EN BIOLOGÍA

DE: ESTEFANY CUEVAS SANCHEZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

APROBAR

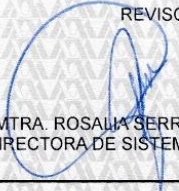
Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



Estefany Cuevas Sanchez

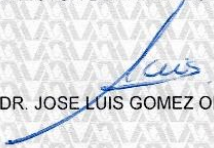
ESTEFANY CUEVAS SANCHEZ
ALUMNA

REVISÓ



MTRA. ROSALIA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS




DR. JOSE LUIS GOMEZ OLIVARES

PRESIDENTA



M. EN C. MARIA EUGENIA ZAMUDIO RESENDIZ

VOCAL



MTRO. OSCAR EDUARDO HERNANDEZ CERVANTES

VOCAL



DRA. MARTHA ISABEL VILCHIS ALFARO

SECRETARIO



MTRO. ALEXIS DE JESUS ESCARCEGA BATA