



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**Filogeografía de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*
(Rhodomelaceae, Rhodophyta) en las costas mexicanas del
Golfo de México y Caribe**

TESIS

Que para obtener el grado de
Maestro en Biología

PRESENTA

PALMA ORTIZ CARLOS ADÁN

CODIRECTORES:

Dr. Kurt Martin Dreckmann Estay

Dr. Abel Senties Granados

ASESORA:

Dra. María Luisa Núñez Resendiz

México, CDMX

MARZO, 2021

La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana
pertenece al Padrón de
Posgrados de Calidad del CONACyT.

Declaración de originalidad

El (La) que suscribe PALMA ORTIZ CARLOS ADÁN, 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 *Alsidum seaforthii* y *A. triquetrum* en las costas mexicanas del Golfo de México y Caribe",

Declaro que:

1. La tesis o idónea comunicación de resultados que presento ante el H. Jurado para lo obtención del grado de Maestro 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 autoral 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 la misma, 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 17 de Marzo del 2021.

Atentamente



Palma Ortiz Carlos Adán

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.

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

PALMA ORTIZ CARLOS ADÁN

El día 19 de Marzo del año 2021

Comité Tutorial y Jurado

Co-tutor: Dr. Abel Sentíes Granados

Co-tutor: Dr. Kurt Martin Dreckmann Estay

Asesor: Dra. María Luisa Núñez Resendiz

Sinodal: Dra. Martha Isabel Vilchis Alfaro

Sinodal: M. en B. Óscar Eduardo Hernández Cervantes

Sinodal: Dr. Luis Manuel Guevara Chumacero

AGRADECIMIENTOS

Gracias totales a mi familia y amigos por su apoyo, comprensión e inspiración. Los amo

Bernardo (Tibi)

Constanza (Nena)

Laura (Lau)

Edén (Uy)

Alan (El Jebi)

Mamá (Dominga)

Papá (Lutas Noé)

Gracias al equipo de trabajo del Laboratorio de Macroalgas Marinas y Salobres, amigos y colegas: Kurt, Luisa, Vo, May, Isa, Óscar, Doc.

Esta tesis va dedicada a quienes ya no nos acompañan pero aún así están con nosotros:

Tía Rosa, Tío Juan, Tío Ray, Mayté.

Un abrazo no breve a todos.

ÍNDICE

	<i>Página</i>
AGRADECIMIENTOS	5
ÍNDICE	6
ÍNDICE DE FIGURAS	9
ÍNDICE DE TABLAS	10
ÍNDICE DE ANEXOS	12
RESUMEN	14
ABSTRACT	16
1 INTRODUCCIÓN	18
2 MARCO TEÓRICO	22
2.1 Conceptos relevantes en filogeografía	22
2.1.1 Variación en el ADN: la base de la evolución molecular	24
2.1.2 Diferenciación y estructura genética	26
2.1.3 Neutralidad selectiva e historia demográfica.	29
2.2 Marcadores moleculares empleados en estudios de rodofitas en México	32
3 ANTECEDENTES	34
3.1 La familia Rhodomelaceae Horaninow 1847	34
3.2 Aspectos taxonómicos del género <i>Alsidium</i> C. Agardh 1827	36
3.2.1 <i>Alsidium seaforthii</i> y <i>A. triquetrum</i>	39
4 JUSTIFICACIÓN	40
5 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	42
6 HIPÓTESIS	42
7 OBJETIVOS	43
7.1 General	43
7.2 Específicos	43
8 MATERIAL Y MÉTODOS	44
8.1 CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ÁREA DE ESTUDIO	44
8.1.1 Delimitación de la muestra y trabajo de campo	47

8.2	ANÁLISIS MOLECULAR	49
8.2.1	Extracción de ADN	49
8.2.2	Amplificación vía PCR	49
8.2.3	Electroforesis en gel de agarosa al 0.8%	51
8.2.4	Purificación de amplificados	51
8.2.5	Secuenciación de amplificados	51
8.3	Análisis intraespecífico de secuencias de ADN	51
8.3.1	Variación y diversidad génica	52
8.3.2	Estructura y diferenciación genética	52
8.3.3	Prueba de Mantel	53
8.3.4	Pruebas de neutralidad selectiva e historia demográfica	53
8.3.5	Análisis de haplotipos	53
8.3.6	Distancias genéticas	54
8.4	Análisis interespecífico de secuencias de ADN	55
8.4.1	Análisis filogenético	55
8.4.2	Distancias genéticas	56
8.5	Morfología	56
9	RESULTADOS	56
9.1	Análisis intraespecífico	56
9.1.1	Variación y diversidad genética	56
9.1.2	Estructura y diferenciación genética	59
9.1.3	Prueba de Mantel	62
9.1.4	Pruebas de neutralidad selectiva e historia demográfica	64
9.1.5	Análisis de haplotipos	65
9.1.6	Distancias genéticas	69
9.2	Análisis interespecífico	70
9.2.1	Análisis filogenético	70
9.2.2	Distancias genéticas	72
9.3	Morfología	75
10	DISCUSIÓN	78

10.1	Análisis intraespecífico	78
10.1.1	Variación y diversidad genética	78
10.1.2	Estructura y diferenciación genética	79
10.1.3	Prueba de Mantel	81
10.1.4	Pruebas de neutralidad selectiva e historia demográfica	82
10.1.5	Análisis de haplotipos y distancia geográfica	83
10.1.6	Distancias genéticas	86
10.2	Morfología externa	87
10.3	Análisis interespecífico	88
10.3.1	Análisis filogenético y distancias genéticas	88
11	CONCLUSIONES	91
12	PERSPECTIVAS	92
13	REFERENCIAS	95
14	ANEXOS	108
14.1	TABLAS	108
14.2	MATRICES EMPLEADAS	115
14.2.1	<i>Alsidium seaforthii</i> , espaciadora de Rubisco	115
14.2.2	<i>Alsidium triquetrum</i> , espaciadora de Rubisco	122
14.3	PRODUCTO DEL PRESENTE TRABAJO DE TESIS	129

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Hábito de <i>Alsidium seaforthii</i> . Ejemplar: S-1. Sisal, Yucatán.	19
Figura 2. Observación de parte apical del eje de <i>A. seaforthii</i> mediante microscopio estereoscópico. Ejemplar: PIII-1.3. Puente Chenkán III, Campeche.	19
Figura 3. Corte transversal de parte media de <i>A. seaforthii</i> . cc=célula central, pc=células pericentrales, m=médula, co=corteza. Ejemplar: PT-1. Puerto Telchac, Yucatán.	19
Figura 4. (Izq.). Hábito de <i>Alsidium triquetrum</i> . Ejemplar: S-5. Sisal, Yucatán. (Der.). Observación de parte apical del eje de <i>A. triquetrum</i> mediante microscopio estereoscópico. Ejemplar: S-6. Sisal, Yucatán.	20
Figura 5. Énfasis sobre la sistemática de los géneros <i>Alsidium</i> y <i>Bryothamnion</i> , a partir del árbol filogenético obtenido mediante máxima verosimilitud con los marcadores rbcL, psbA y COI-5P (modificado de García-Soto & Lopez Bautista 2018).	37
Figura 6. Provincias marinas de México. Región del Golfo dividido en las provincias IV y V. Región del Caribe mexicano con la provincia VI (Lara-Lara <i>et al.</i> 2008).	45
Figura 7. Circulación de las corrientes en el litoral del Atlántico mexicano (modificado de Vilchis <i>et al.</i> 2017). A: Corriente del Lazo. B: Corriente del Caribe.	46
Figura 8. Relación entre Φ_{PT} pareada y distancias geográficas de las poblaciones de <i>Alsidium seaforthii</i> con la región espaciadora de Rubisco. Se detalla la ecuación de la recta y el valor de R^2 .	63
Figura 9. Relación entre Φ_{PT} pareada y distancias geográficas de las poblaciones de <i>Alsidium triquetrum</i> con la región espaciadora de Rubisco. Se detalla la ecuación de la recta y el valor de R^2 .	63
Figura 10. Redes de parsimonia estadística de la región espaciadora de Rubisco de <i>Alsidium seaforthii</i> (I), <i>A. triquetrum</i> (II) y el tercer grupo genético definido (III). Los rectángulos corresponden con el posible haplotipo ancestral; las líneas sencillas indican un paso mutacional; los círculos negros indican haplotipos extintos o no muestreados; n= número de individuos pertenecientes a cada haplotipo.	67

Figura 11. Distribución haplotípica de la región espaciadora de Rubisco de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetum* del litoral del Golfo de México y Caribe mexicano. Se indica la localidad encima de cada gráfico y el número de individuos por haplotipo dentro de cada sección, además de los porcentajes de individuos por haplotipo. Localidades de Veracruz (rojo): Playa Paraíso, Costa de Oro (sin muestreo); Campeche (verde): Sabancuy, Bahía de Tortugas, Puente Chenkán III, Punta Xen; Yucatán (azul): Sisal, Puerto Progreso, Puerto Telchac; Quintana Roo (amarillo): Punta Esmeralda, Xcalacoco (Playa del Carmen), Tulum (modificado de Google Maps). 68

Figura 12. Topología bayesiana obtenida con secuencias de *rbcL* de las especies de *Alsidium*, *Digenea* y representantes de Rhodomelaceae. Los números de acceso de GenBank se indican a un lado. Los valores de probabilidad posterior bayesiana se indican en los nodos. 71

Figura 13. Observación de partes apicales de *Alsidium seaforthii* mediante microscopio estereoscópico. Se detalla el ejemplar de herbario y la localidad de cada individuo. Barra = 5 mm. 76

Figura 14. Observación de partes apicales de *Alsidium triquetrum* mediante microscopio estereoscópico. Se detalla el ejemplar de herbario y la localidad de cada individuo. Barra = 5 mm. 77

ÍNDICE DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Resumen de los principales parámetros utilizados en la genética de poblaciones y filogeografía dentro del presente trabajo (modificado de Casillas & Barbadilla 2017, Ramírez-Soriano <i>et al.</i> 2008).	30
Tabla 2. Comparación de caracteres morfológicos entre tres especies de <i>Alsidium</i> : <i>A. corallinum</i> , <i>A. triquetrum</i> y <i>A. seaforthii</i> (modificado de (García-Soto & Lopez-Bautista 2018).	37
Tabla 3. Comparación de los caracteres morfológicos principales entre las especies del género <i>Alsidium</i> , exceptuando <i>A. vagum</i> por su escasa información en literatura	

(modificado de Guimarães *et al.* 2019). LT = longitud aproximada del talo, E = eje, NPc = número de células pericentrales, SF = sistema de fijación al sustrato. 39

Tabla 4. Localidades de muestreo a lo largo del litoral del Atlántico mexicano, divididas en dos regiones: Golfo de México y Caribe mexicano. Se indican las coordenadas geográficas de cada localidad 48

Tabla 5. Marcadores moleculares y secuencia de los oligonucleótidos empleados en el presente trabajo, además de su referencia en literatura (modificado de Núñez-Resendiz 2015, Palma-Ortiz 2018). 50

Tabla 6. Detalle de los ciclos de amplificación mediante PCR empleados en el presente trabajo y su referencia en literatura. DI=desnaturalización inicial, D=desnaturalización, A=alineamiento, E=extensión, EF=extensión final (modificado de Núñez-Resendiz 2015, Palma-Ortiz 2018). 50

Tabla 7. Medidas de diversidad y variación genética para las poblaciones de *Alsidium seaforthii*, obtenidas mediante la región espaciadora de Rubisco. n = número de secuencias/individuos, S = sitios segregantes, h = número de haplotipos, Hd = diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. Se destaca en rojo la población con los valores más altos de cada parámetro. 57

Tabla 8. Medidas de diversidad y variación genética para las poblaciones de *Alsidium triquetrum*, mediante la región espaciadora de Rubisco. n = número de secuencias/individuos, S = sitios segregantes, h = número de haplotipos, Hd = diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. Se destaca en rojo la población con los valores más altos de cada parámetro. 58

Tabla 9. Análisis de varianza molecular (AMOVA) conjunto para la región espaciadora de Rubisco de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*. GL = grados de libertad, SC = suma de cuadrados, CM = cuadrados medios, CV = componente de la varianza, PV = porcentaje de la varianza explicado. 59

Tabla 10. Análisis de varianza molecular (AMOVA) para la región espaciadora de Rubisco de *Alsidium seaforthii* (izq.) y *A. triquetrum*. (der.). GL = grados de libertad, SC = suma de cuadrados, CM = cuadrados medios, CV = componente de la varianza, PV = porcentaje de la varianza explicado. 60

- Tabla 11.** Valores pareados de Φ_{PT} (debajo de la diagonal) y Nm (encima de la diagonal) obtenidos mediante el análisis de varianza molecular (AMOVA) en las poblaciones de *Alsidium seaforthii* (A) y *A. triquetrum* (B). 61
- Tabla 12.** Matriz de distancias geográficas entre los pares de poblaciones de *Alsidium seaforthii* (A) y *A. triquetrum* (B). Se detalla la distancia en km. 62
- Tabla 13.** Estimados de los parámetros de variación y diversidad genética, así como de las pruebas de neutralidad selectiva e historia demográfica para la región espaciadora de Rubisco de *Alsidium seaforthii*, *A. triquetrum* y en conjunto. En rojo se destacan los estimados carentes de significancia estadística ($P > 0.05$). n = número de secuencias/individuos, L = longitud del marcador (pb), Hd = diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica, θ = theta. 64
- Tabla 14.** Matriz de distancias genéticas p no corregidas, correspondientes con los haplotipos encontrados en *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* para la región espaciadora de Rubisco (Srbc). Se resaltan con rojo los valores superiores de divergencia entre los haplotipos de *A. seaforthii*, *A. triquetrum* y Btri-R3. 69
- Tabla 15.** Matriz de distancias genéticas p no corregidas, correspondientes con los grupos genéticos encontrados en *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* para la región espaciadora de Rubisco (Srbc). Se resaltan con rojo los valores superiores de divergencia entre grupos y en verde las distancias al interior de los grupos. 70
- Tabla 16.** Matriz de distancias genéticas p no corregidas, correspondientes con los haplotipos encontrados en *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* de la subunidad larga de Rubisco (*rbcL*). Se comparan los registros en bases de datos de *A. corallinum*, *A. oliveiranum*, *A. seaforthii* y *A. triquetrum*. Se destacan los valores de divergencia más altos. 74

ÍNDICE DE ANEXOS

Página

Anexo 1. Ejemplares de *Alsidium seaforthii* considerados para el estudio poblacional intraespecífico mediante la región espaciadora de Rubisco. Se señala la clave de

laboratorio empleada, la localidad, el estado y el haplotipo resultante en la red haplotípica mediante máxima parsimonia. Se destacan en morado los ejemplares representantes de cada haplotipo, los cuales sirvieron como base para el estudio interespecífico mediante *rbcL*. 108

Anexo 2. Ejemplares de *Alsidium triquetrum* considerados para el estudio poblacional intraespecífico mediante la región espaciadora de Rubisco. Se señala la clave de laboratorio empleada, la localidad, el estado y el haplotipo resultante en la red haplotípica mediante máxima parsimonia. Se destacan en morado los ejemplares representantes de cada haplotipo, los cuales sirvieron como base para el estudio interespecífico mediante *rbcL*. 110

Anexo 3. Especies consideradas para el análisis interespecífico mediante *rbcL*. Se detalla la especie y el voucher (en caso de tenerlo) además de la localidad, el número de acceso registrado en Genbank y la longitud de la secuencia. Se consideraron las especies con registro molecular del género *Alsidium*, el género *Digenea*, especies de la familia Rhodomelaceae y el grupo externo (*Bostrychia*). NE=localidad no especificada. 112

RESUMEN

Introducción. En el litoral del Atlántico mexicano, *Alsidium* está representado por las especies simpátricas *A. seaforthii* y *A. triquetrum*, ambas de importancia económica en diversas industrias por sus metabolitos secundarios. Sin embargo, han sido poco estudiadas en México por lo que se desconocen numerosos aspectos biológicos exceptuando la morfología y su distribución. **Objetivos.** 1) Evaluar la variación genética en las poblaciones de *A. seaforthii* y *A. triquetrum*; 2) describir la estructura genética y la distribución haplotípica en localidades muestreadas del Golfo de México y Caribe mexicano; 3) determinar la sistemática de ambas especies dentro de la familia Rhodomelaceae. **Material y métodos.** A partir de 137 individuos de *A. seaforthii* y *A. triquetrum*, procedentes de 17 localidades de los estados de Veracruz, Campeche, Yucatán y Quintana Roo, se determinaron medidas de variación, distancias, estructura y diferenciación genética, además de redes de haplotipos, mediante secuencias de ADN de la región espaciadora de Rubisco (análisis intraespecífico). A partir de los haplotipos generados se realizó un análisis filogenético integrando secuencias de *rbcL* de especies de la familia Rhodomelaceae provenientes del GenBank (análisis interespecífico). **Resultados.** El análisis intraespecífico de *A. seaforthii* determinó cuatro haplotipos interconectados así como valores bajos de diversidad genética concentrados en su mayoría en Campeche ($Hd_T=0.15715$, $\pi_T=0.00087$), mientras que en *A. triquetrum* se obtuvieron seis haplotipos con valores de diversidad moderados ligeramente mayores ($Hd_T=0.18228$, $\pi_T=0.00219$) destacando la localidad de Sisal, Yucatán, con la mayor contribución en variación genética. Al interior de *A. seaforthii* se

obtuvo nula estructuración y distancia genética, sin desviaciones respecto de lo esperado bajo neutralidad, en tanto que *A. triquetrum* mostró leve diferenciación acompañada de procesos demográficos con efecto en el tamaño poblacional, además del surgimiento de un haplotipo completamente diferenciado de ambas especies restringido a Sisal, Yucatán, en un intervalo de 5.6%-9.6%. Por otra parte, el análisis interespecífico arrojó una hipótesis filogenética que confirma la monofilia del género *Alsidium* al incluir todas las especies de las que se tiene registro molecular, además de su ubicación como género hermano de *Digenea* en la reestablecida tribu Alsidiae. Las distancias interespecíficas mostraron un intervalo de variación de 2.12%-4.73%.

Conclusiones. Los bajos niveles de variación y estructura genética acompañados de cierta variación morfológica, sugieren un caso de plasticidad fenotípica para *A. seaforthii* y *A. triquetrum* en el Atlántico mexicano, además de localidades de interés que coinciden con barreras genéticas ubicadas en Campeche y Yucatán, respectivamente. El haplotipo detectado mediante el análisis intraespecífico, diferenciado totalmente de ambas especies y restringido a Sisal, Yucatán, sugiere un proceso de especiación en curso.

Palabras clave: Diversidad genética, estructura genética, espaciadora de Rubisco, haplotipos, plasticidad fenotípica.

ABSTRACT

Introduction. *Alsidium* is a red algae genus represented on the Mexican Atlantic coast by sympatric species *Alsidium seaforthii* and *A. triquetrum*, both of economic importance due to their secondary metabolites. However, they are poorly known in Mexico, so many biological aspects are unknown except for their morphology and distribution. **Objectives.** 1) To analyze genetic variation in *A. seaforthii* and *A. triquetrum* populations; 2) to describe genetic structure and haplotype distribution in Gulf of Mexico and Mexican Caribbean localities; 3) to determine systematics of both species within the Rhodomelaceae family. **Material and methods.** From 137 individuals of *A. seaforthii* and *A. triquetrum*, from 17 localities in Veracruz, Campeche, Yucatán and Quintana Roo, measures of genetic variation, distances, structure and genetic differentiation, in addition to haplotype networks, were determined by DNA sequences of the Rubisco spacer region (intraspecific analysis). From the haplotypes generated, a phylogenetic analysis was performed integrating GenBank *rbcL* sequences from Rhodomelaceae species (interspecific analysis). **Results.** The intraspecific analysis of *A. seaforthii* determined four haplotypes as well as low genetic diversity values, mostly concentrated in Campeche ($Hd_T = 0.15715$, $\pi_T = 0.00087$), while in *A. triquetrum* were determined six haplotypes and moderately higher diversity values were obtained ($Hd_T = 0.18228$, $\pi_T = 0.00219$) mostly in Sisal, Yucatán, with the highest contribution in genetic variation. Within *A. seaforthii* null structure and genetic distance were obtained, without deviations from expected under neutrality, while *A. triquetrum* showed slight differentiation besides demographic processes with

population size effects; moreover, a completely differentiated haplotype from both species was revealed, restricted to Sisal, Yucatán, in a 5.6% -9.6% range. The interspecific analysis yielded a phylogenetic hypothesis which confirms *Alsidium* monophyly by including all molecularly characterized species, and its relationship with sister genus *Digenea* within the re-established Alsidiae tribe. The interspecific distances showed a 2.12% -4.73% variation range. **Conclusions.** Both variation and genetic structure low levels accompanied by little morphological variation, suggest phenotypic plasticity for *A. seaforthii* and *A. triquetrum* in the Mexican Atlantic, in addition to certain Campeche and Yucatán localities next to genetic barriers. The haplotype detected by intraspecific analysis, totally differentiated from both species and restricted to Sisal, Yucatán, suggests an ongoing speciation process.

Keywords: genetic diversity, haplotype distribution, phenotypic plasticity, Rubisco spacer, structure.

1 INTRODUCCIÓN

El género *Alsidium* C. Agardh (1827), cuya especie tipo es *A. corallinum* C. Agardh, consta de ocho especies taxonómicamente válidas registradas en ambientes tropicales, tanto en intermareal como submareal (Wynne 2017, García-Soto & Lopez-Bautista 2018, Guiry & Guiry 2021). En México se han registrado tres especies de dicho género: en el litoral del Pacífico *A. pacificum* E. Y. Dawson; en el Atlántico *A. seaforthii* (Turner) J. Agardh y *A. triquetrum* (S.G. Gmelin) Trevisan en estados del Golfo de México y el Caribe (Taylor 1960, Ortega *et al.* 2001 Guiry & Guiry 2021). Su hábitat lo constituye en mayor medida la zona intermareal, con roca basáltica como sustrato de crecimiento (Ortega *et al.* 2001).

La especie *Alsidium seaforthii* posee las siguientes características vegetativas: talos erectos y tupidos, de color púrpura rojizo, textura firme, membranosas en etapas tempranas, subcartilagosas en las partes más antiguas; de 8 a 20 cm de altura (Fig. 1); ejes complanados que derivan en ramificaciones dísticas (Fig. 2); entre 6 y 8 células pericentrales (Fig. 3) densamente corticadas; ramas corticadas desarrolladas en las axilas de tricoblastos deciduos pequeños, marginales o, a veces, en 3-4 hileras cortas u oblicuas, estrechamente afiladas; pericarpios subglobosos, subterminales en las ramas pinadas (García-Soto & Lopez-Bautista 2018, Taylor 1960).

Por otra parte, *Alsidium triquetrum* está caracterizada por presentar talos de ~25 cm de altura (Fig. 4 izq.), desde una base discoidal, de color marrón-púrpura opaco, consistencia carnosa-cartilaginosa; entre 7 y 9 células pericentrales, densamente corticadas; ramas triangulares bajo sección transversal en microscopio; ramitas de

alrededor de 2 mm de largo dispuestas de manera en espiral alterna en el talo angular (Fig. 4 der.) (García-Soto & Lopez-Bautista 2018, Taylor 1960).

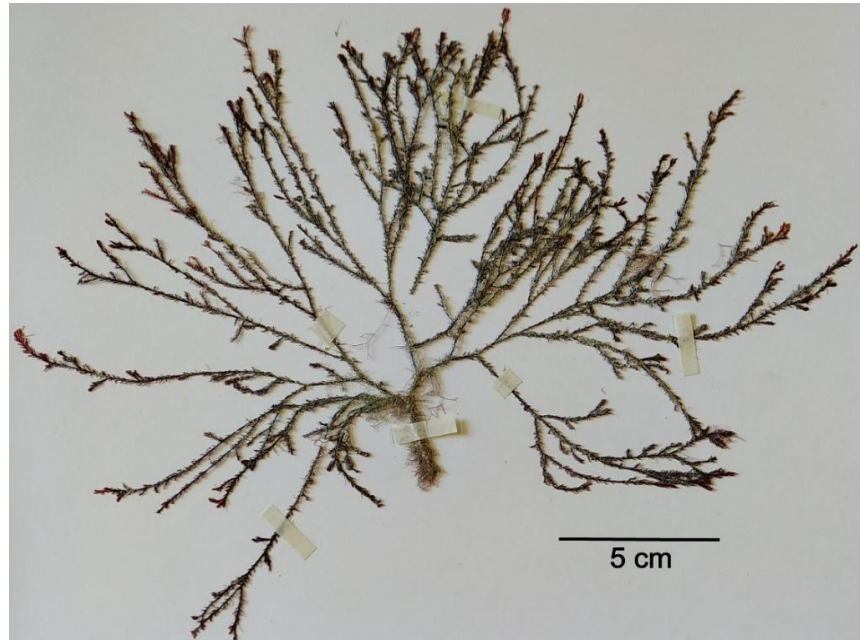


Figura 1. Hábito de *Alsidium seaforthii*. Ejemplar: S-1. Sisal, Yucatán.



Figura 2. Observación de parte apical del eje de *A. seaforthii* mediante microscopio estereoscópico. Ejemplar: PIII-1.3. Puente Chenkán III, Campeche.

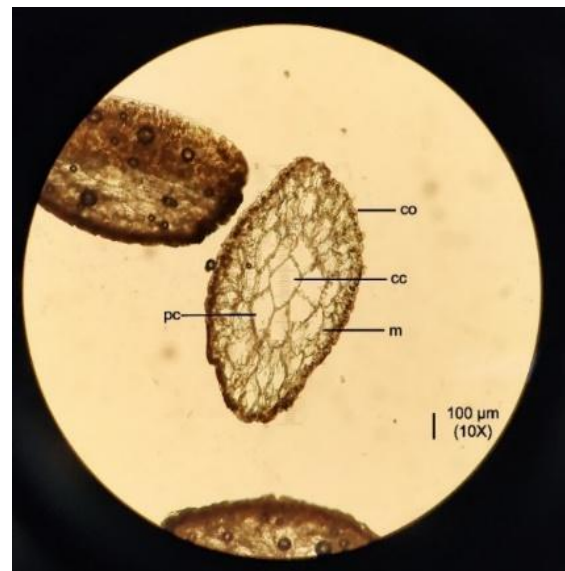


Figura 3. Corte transversal de parte media de *A. seaforthii*. cc=célula central, pc=células pericentrales, m=médula, co=corteza. Ejemplar: PT-1. Puerto Telchax, Yucatán.



Figura 4. (Izq.). Hábito de *Alsidium triquetrum*. Ejemplar: S-5. Sisal, Yucatán. (Der.). Observación de parte apical del eje de *A. triquetrum* mediante microscopio estereoscópico. Ejemplar: S-6. Sisal, Yucatán.

Ambas especies presentan componentes estructurales tales como agar y carragenanos en la pared celular, sustancias que confieren cierta importancia económica, además de productos del metabolismo secundario útiles en diversas industrias como agentes neuroprotectores, antioxidantes, antiinflamatorios y antinociceptivos (Agra Cavalcante-Silva *et al.* 2012). Un ejemplo de su aplicación directa en la industria médica es la utilización de proteínas aglutinantes (lectinas) de *Alsidium triquetrum* y *A. seaforthii* para detectar cambios de comportamiento celular asociados a la transformación, diferenciación tumoral y metástasis de carcinoma en el

colon humano (Pinto *et al.* 2009). Finalmente, por su buen contenido nutricional, son parte importante de la dieta tradicional de distintas poblaciones humanas, aunada a la presencia de agentes antioxidantes, neuroprotectores y coadyuvantes en el tratamiento de enfermedades relacionadas con el estrés oxidativo, como ciertos ácidos fenólicos y cinámicos obtenidos a partir de extracto de *A. triquetrum* (Vidal *et al.* 2006).

En las costas mexicanas del Golfo de México y el Caribe, *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* han sido registradas desde el norte del litoral del Atlántico en Tamaulipas hasta Chetumal, en la península de Yucatán (Taylor 1960, Ortega *et al.* 2001, Núñez-Resendiz *et al.* 2019). Sin embargo, ambas especies sólo han sido incluidas en listados florísticos sin información ecológica o morfológica asociada más allá del sustrato en el que pueden ser encontradas. Adicionalmente, desde su descripción original, la morfología de ambas especies fue brevemente descrita y poco se conoce acerca de su fenología reproductiva (Taylor 1960).

En expediciones recientes realizadas en Veracruz y la Península de Yucatán, se han observado diferencias en la morfología externa con énfasis en el patrón de ramificación y el grosor del talo tanto en *Alsidium seaforthii* como *A. triquetrum*, aunque sin un respaldo formal en la literatura (Núñez-Resendiz, Dreckmann & Sentíes *com. pers.*). Dichas variaciones morfológicas podrían ser explicadas a la luz de los estudios de evolución molecular, a través del análisis de los polimorfismos de las secuencias de ADN, la evaluación de la distribución haplotípica y la estructura genética. De igual manera, se pretende una examinación de la sistemática del género dentro de la familia Rhodomelaceae al incorporar representantes de haplotipos pertenecientes a los

litorales del Atlántico mexicano, debido al establecimiento actual de la sinonimia del género *Bryothamnion* con el género *Alsidium* C.Agardh (1827) a partir de estudios moleculares recientes (García-Soto & Lopez-Bautista 2018, Díaz-Tapia *et al.* 2017), destacando la ausencia de ejemplares de México.

2 MARCO TEÓRICO

El conocimiento de la diversidad taxonómica en la ficología tradicionalmente se ha construido mediante el análisis morfológico y anatómico, además de su recopilación en listados florísticos. Sin embargo, a través de la implementación reciente de herramientas moleculares dentro de la ficología, bajo enfoques integrales como la filogeografía y la sistemática molecular, se busca documentar aspectos y mecanismos relevantes en la evolución de los linajes algales tales como los procesos de especiación, identificación y delimitación de especies, determinación y resolución de complejos crípticos de especies, la distribución geográfica de los haplotipos en función de barreras geográficas y la interacción de los mecanismos evolutivos a nivel poblacional (deriva génica, selección natural, flujo génico, mutación). A continuación, se definirán y contextualizarán tales elementos.

2.1 Conceptos relevantes en filogeografía

La filogeografía, considerada una subdisciplina de la biogeografía histórica así como un puente entre la macroevolución y microevolución, estudia los principios y procesos que gobiernan la distribución geográfica de los linajes genealógicos (Avice *et al.* 1987),

a través de un análisis conjunto en materia de biogeografía, análisis filogenético y genética de poblaciones (Domínguez-Domínguez & Vázquez-Domínguez 2009). En los estudios filogeográficos, usualmente se utilizan secuencias de ADN de varios individuos de una especie para reconstruir las relaciones históricas de sus poblaciones en un contexto geográfico, enfatizando la influencia de eventos geológicos o paleoecológicos que asocien la historia de las especies con su ambiente, ya que el objetivo es entender los patrones y procesos de diversificación de linajes intraespecíficos en espacio y tiempo (Arbeláez-Cortés 2012). La filogeografía es considerada una herramienta útil para la taxonomía en cuanto al reconocimiento y delimitación de especies, así como para la biología de la conservación, ya que permite la definición de unidades de conservación y manejo de especies bajo un enfoque evolutivo, como las unidades evolutivas significativas (Domínguez-Domínguez & Vázquez-Domínguez 2009).

La filogeografía comparada busca congruencias en los patrones filogeográficos y en los procesos demográficos de especies que comparten su distribución geográfica, contrastando dichos patrones con información geográfica, paleoecológica o biogeográfica, por lo que se espera que los mismos eventos (geológicos, ecológicos, etc.) hayan afectado en sincronía a las especies haciendo que la dinámica histórica de sus poblaciones sea semejante (Arbeláez-Cortés 2012, Domínguez-Domínguez & Vázquez-Domínguez 2009). Mediante métodos filogeográficos, se busca obtener congruencia de tres tipos: a) topológica, que implica la semejanza entre patrones filogeográficos de las especies estudiadas ante los mismos eventos históricos; b)

temporal, fundamentada en que si dos especies comparten un patrón filogeográfico se debe al efecto sincrónico de un evento histórico; c) demográfica, que analiza indicios de cambios poblacionales históricos, por ejemplo, en el aumento de tamaño poblacional de varias especies al expandir su área de distribución (Arbeláez-Cortés 2012).

La reciente introducción de la filogeografía, en conjunto con la genética de poblaciones, en estudios de diversidad en las macroalgas marinas ha permitido el descubrimiento de nuevos linajes para la ciencia o complejos morfológicos de especies crípticas (Yow *et al.* 2013; Núñez-Resendiz *et al.* 2015). Adicionalmente, ha permitido vislumbrar y proponer hipótesis sobre los patrones biogeográficos, geológicos y procesos evolutivos, que han dado origen a la diversidad biológica actual en diferentes áreas del planeta (Zuccarello *et al.* 2006; Leileart *et al.* 2014). Tales patrones y procesos se infieren a partir del estudio de la variación genética dentro y entre las poblaciones de una especie.

2.1.1 Variación en el ADN: la base de la evolución molecular

La base de la variación morfológica observable, en la mayoría de los casos, contiene componentes genéticos asociados a la distribución diferencial del material genético a nivel de secuencia de ADN, lo cual constituye los polimorfismos o los estados de carácter observables a simple vista. De manera similar, los polimorfismos de ADN son la presencia de uno o más alelos en un locus en una población, así como las diferencias a nivel de nucleótidos en sitios homólogos por lo que representan la unidad básica de la variación genética (Hamilton 2009).

El método más sencillo para cuantificar la evolución a nivel molecular es a través de la comparación de secuencias de ADN, lo cual se lleva a cabo mediante el alineamiento de las secuencias y la determinación de los sitios variables o polimórficos (Hamilton 2009). A partir de la comparación de secuencias génicas se puede obtener una serie de parámetros que caracterizan el polimorfismo de ADN en una muestra, descritos a continuación.

Diversidad nucleotídica (π). Es el número promedio de nucleótidos distintos por sitio entre dos secuencias de ADN tomadas al azar; es independiente del tamaño de muestra y de la longitud del marcador, por lo que es útil y comparable entre poblaciones, incluso entre especies (Eguiarte *et al.* 2007, Kartavtsev 2015, Nei & Li 1979, Nei & Tajima 1981). Se distingue del desajuste nucleotídico al ser el cociente de éste entre la longitud en pb del marcador molecular.

Diversidad haplotípica (H_d , h). Es la probabilidad de que dos haplotipos al azar sean distintos, o la singularidad de un haplotipo en una población, además de ser un equivalente de la heterocigosis esperada bajo el modelo de alelos infinitos (Kartavtsev 2015, Nei 1987, Nei & Tajima 1981).

Theta (θ). Estima la proporción esperada de sitios nucleotídicos polimórficos en la muestra. Se obtiene de dos maneras: a partir del número de sitios segregantes así como de su relación con la diversidad nucleotídica (Hartl & Clark 2007, Watterson 1975).

Proporción de sitios segregantes (P_s o S^*). Detalla la relación entre número de sitios segregantes, o aquellos donde se detecta polimorfismo, y el total de sitios comparados entre las secuencias (Hartl & Clark 2007, Hedrick 2011).

2.1.2 Diferenciación y estructura genética

Los parámetros de diferenciación genética son medidas indirectas del flujo génico y el grado de divergencia entre las poblaciones obtenidos a partir del análisis de la variación genética, los cuales son útiles para evaluar el impacto de la distribución geográfica en la estructuración (Hedrick 2011). Los parámetros más utilizados son los siguientes:

Estadísticos F de Wright (1951). Se desarrollaron tres coeficientes utilizados para determinar la variabilidad al nivel poblacional total (T), en subpoblaciones (S) e individual (I), de los cuales el más utilizado es F_{ST} , también conocido como índice de fijación, y representa una medida de la diferenciación genética entre subpoblaciones (Hedrick 2011, Wright 1951). Wright (1978) provee una interpretación de distintos intervalos para el valor del F_{ST} , útiles también en medidas análogas: 0-0.05 poca variación genética; 0.05-0.15 moderada diferenciación genética; 0.15-0.25 gran diferenciación genética, y >0.25 bastante diferenciación genética (Hartl & Clark 2007).

Estadísticos Φ de Excoffier *et al.* (1992). Análogos a los estadísticos mencionados anteriormente, los estadísticos Φ (Φ_{PT} , Φ_{RT} y Φ_{PR}) reflejan la correlación entre la diversidad haplotípica en distintos niveles de subdivisión jerárquica. Φ_{PT} provee un estimado de la proporción de varianza genética de las poblaciones respecto a la varianza total, Φ_{RT} detalla la correlación de individuos dentro de una región

respecto al total, y finalmente Φ_{PR} señala la correlación de las poblaciones respecto a la región (Excoffier *et al.* 1992, Peakall *et al.* 1995, Flanagan *et al.* 2006). A partir del estimado de Φ_{PT} es posible obtener un estimado indirecto de flujo génico, el número efectivo de migrantes por generación (N_m) (Peakall & Smouse 2006, 2012).

La obtención de estimados adecuados de flujo génico, $N_m > 1$, trae consigo la homogenización de la variación genética; en cambio, con valores bajos de flujo génico y por consiguiente gran diferenciación genética, los mecanismos evolutivos como la deriva génica, selección natural e incluso mutaciones conducen a la distribución diferencial de la variación genética a lo largo de las poblaciones de una especie, lo que se denomina estructura genética (Hedrick 2011).

AMOVA. Los estadísticos de diferenciación y estructura usualmente se obtienen al realizar un análisis de varianza molecular (AMOVA), el cual permite la partición jerárquica de la variación genética entre poblaciones y regiones a partir de una matriz del cuadrado de las distancias entre todos los pares de haplotipos, y que además utiliza un enfoque permutacional para evaluar su significancia estadística (Excoffier *et al.* 1992, Peakall *et al.* 1995). Se 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. Este método evalúa la significancia estadística de la relación entre la distancia geográfica y la divergencia genética entre poblaciones, a partir de la asociación de dos matrices con datos geográficos y datos de diferenciación o distancias genéticas, bajo un modelo lineal de proporcionalidad (Mantel 1967, Diniz-Filho *et al.* 2013, Núñez-Resendiz 2015).

Distancias genéticas. Son utilizadas para cuantificar 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 (corregidas) o no (no corregidas) (Hamilton 2009). Estas distancias genéticas pueden ser representadas a través de matrices, ya que surgen de la comparación entre dos secuencias, y posteriormente transformadas a porcentajes (Palma-Ortiz 2018).

Análisis de haplotipos. A partir de la estructura de una población se generan gráficamente las redes de haplotipos, las cuales se definen como el conjunto de nodos que trazan las relaciones evolutivas entre los haplotipos contemplados (Núñez Resendiz 2015). El método más utilizado para su construcción es la parsimonia estadística, el cual agrupa secuencias en conjuntos de haplotipos separados consistentes de haplotipos cercanamente relacionados y conectados por pasos mutacionales libres de homoplasia (Núñez-Resendiz 2015, Templeton *et al.* 1992, Thormann *et al.* 2016). El haplotipo que mejor representa al grupo externo se escoge con base en tres criterios: mayor antigüedad, mayor frecuencia en las subpoblaciones y mayor número de conexiones con otros haplotipos (Clement *et al.* 2000, Crandall & Templeton 1993). La construcción de redes de haplotipos mediante máxima parsimonia se establece como un método de identificación de especies que separa grupos de secuencias en distintas redes o haplogrupos si los haplotipos se conectan por ramas largas afectadas por homoplasia (Leliaert *et al.* 2014).

2.1.3 Neutralidad selectiva e historia demográfica.

La relación entre los parámetros de la variación genética ocurre bajo un modelo y una serie de supuestos en los que ocurre la evolución en las secuencias de ADN. El modelo más simple es el modelo de sitios infinitos (ISM) (Kimura 1969), en el cual las secuencias están constituidas por un número infinito de sitios nucleotídicos sin recombinación, con sustituciones selectivamente neutrales ocurridas en distintas posiciones (Hartl & Clark 2007).

Las diferencias entre los estimados de la variación genética constituyen un criterio para detectar desviaciones al equilibrio logrado bajo el modelo de sitios infinitos, lo cual deriva en la detección de ciertos tipos de selección o eventos demográficos (Eguiarte 2007, Fu & Li 1993, Hartl & Clark 2007, Ramírez-Soriano *et al.* 2008) reflejados en los valores de los siguientes estadísticos:

D de Tajima (Tajima 1989). La diferencia entre los estimados de θ , obtenidos mediante la diversidad nucleotídica o a partir del número de sitios segregantes, se utiliza como una prueba de bondad de ajuste al modelo de sitios infinitos (Hartl & Clark 2007). Si $D=0$, entonces las diferencias no son significativas por lo que se ajusta a dicho modelo; si $D>0$ las frecuencias de los nucleótidos polimórficos son casi iguales, por lo que se sugiere selección balanceadora o diversificadora al igual que la reciente unión entre dos poblaciones; si $D<0$, las frecuencias de los nucleótidos polimórficos son muy desiguales; se sugiere selección purificadora, así como poblaciones en expansión o un evento reciente de cuello de botella (Eguiarte *et al.* 2007, Hartl & Clark 2007, Tajima 1989, 1993).

F* de Fu & Li (1993). Es un parámetro basado directamente en la coalescencia y en ausencia de recombinación; se compara el número de mutaciones externas e internas, así como en la correlación existente entre el número de mutaciones totales (η) y π_n , con sus valores esperados bajo neutralidad para detectar selección natural (Fu & Li 1993). En presencia de selección negativa o purificadora así como en presencia de mutaciones ventajosas recientemente fijadas, habrá un exceso de mutaciones en las ramas externas debido a la presencia de mutaciones deletéreas en bajas frecuencias. Por lo contrario, en presencia de selección balanceadora se observará una deficiencia de mutaciones en las ramas externas (Fu & Li 1993).

F_s de Fu (1997). Este estadístico se basa en la diversidad haplotípica y el valor dado de θ . F_s tiende a ser negativo con un exceso de mutaciones recientes (de ahí un exceso en el número de haplotipos), por lo que sirve como evidencia contra la neutralidad e indica una reciente expansión poblacional; el estimado positivo evidencia una deficiencia de variantes, como lo esperado en reducciones recientes del tamaño poblacional (cuellos de botella) o la influencia de selección balanceadora (Fu 1997, Eguiarte *et al.* 2007, Ramírez-Soriano *et al.* 2008).

En resumen, se presenta una recapitulación de los distintos parámetros utilizados en el presente trabajo de tesis (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de los principales parámetros utilizados en la genética de poblaciones y filogeografía dentro del presente trabajo (modificado de Casillas & Barbadilla 2017, Ramírez-Soriano *et al.* 2008).

Medida o parámetro	Descripción	Referencia(s)
A) Medidas de variación y diversidad genética		

n	Número de secuencias (individuos)	
H	Número de haplotipos	
S	Número de nucleótidos segregantes por sitio	Nei (1987)
P_s, S^*	Relación entre el número de sitios segregantes y el total de sitios de la muestra	Hedrick (2011)
Hd	Probabilidad de que dos haplotipos al azar sean distintos ($=H_E$)	Nei & Tajima (1981)
π	Número promedio de nucleótidos distintos por sitio entre dos secuencias al azar	Nei & Li (1979) Nei & Tajima (1981)
θ	Proporción de sitios polimórficos esperados ($=\pi$ bajo neutralidad)	Watterson (1975)
B) Medidas de diferenciación y estructura		
F_{ST}	Medida de la diferenciación genética entre subpoblaciones	Wright (1951)
F_{CT}	Proporción de varianza genética total debida a la diferenciación entre grupos de poblaciones	Dupanloup <i>et al.</i> 2002
Estadísticos Φ	Correlación de la diversidad haplotípica en distintos niveles de subdivisión jerárquica	Excoffier <i>et al.</i> (1992) Peakall <i>et al.</i> (1995)
Prueba de Mantel	Estructuración de la variación genética en el espacio geográfico	Mantel (1967)
C) Pruebas de neutralidad selectiva e historia demográfica		
D de Tajima	Comparación entre los estimados de π y θ en función del modelo neutral	Tajima (1989)
F^* de Fu & Li	Comparación entre el número de mutaciones singleton y la diversidad haplotípica	Fu & Li (1993)
F_s de Fu	Comparación entre π , θ y Hd	Fu (1997)

2.2 Marcadores moleculares empleados en estudios de rodofitas en México

Los análisis moleculares poblacionales usualmente se realizan con secuencias de ADN extranuclear, debido a la gran cantidad de variación genética detectable a nivel poblacional incluso si están presentes en regiones no codificantes (Hartl & Clark 2007, Núñez-Resendiz 2015).

Es común que en las rodofitas se empleen marcadores moleculares de distinto nivel de resolución asociados a distintos genomas, ya sea de cloroplastos, mitocondrias o nucleares, con el objetivo de la delimitación, identificación y reconocimiento de especies, como *rbcL*, espaciadora de Rubisco, COI-5P, espaciadora de *cox2-3*, ADN ribosomal y el factor de elongación de la ficoeritrina (Leliaert *et al.* 2014).

Los genomas extranucleares (mitocondrial y plastidial) tienen características tales como ploidía n , ausencia de recombinación y herencia uniparental, por lo que son sugeridos como candidatos para el análisis tanto intra como interespecífico en materia de genética de poblaciones, filogeografía y sistemática (Zuccarello *et al.* 1999a,b, Yow *et al.* 2011). En particular, las regiones intergénicas o espaciadoras son secuencias de ADN no codificante que muestran generalmente niveles de polimorfismo mayores que los de regiones codificantes, de ahí su utilidad como marcadores moleculares a nivel poblacional (Chávez 2006, Hedrick 2011).

Análisis intraespecífico. Debido al nivel de resolución y la variación detectada en grupos de rodofitas como el complejo críptico de *Hydropuntia cornea* / *H. usneoides*

(Núñez-Resendiz *et al.* 2015) y *Meristotheca cylindrica* / *Tepoztequiella rhizoidea* (Palma-Ortiz 2018), se sugieren los siguientes marcadores designados para el análisis intraespecífico:

Región intergénica espaciadora de Rubisco. Marcador plastidial que separa las subunidades *rbcL* y *rbcS* de la ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa oxigenasa (Rubisco, EC 4.1.1.39) (Núñez-Resendiz 2015, Zuccarello *et al.* 1999b).

Región intergénica espaciadora de *cox2-3*. Marcador mitocondrial ubicado entre las subunidades 2 (*cox2*) y 3 (*cox3*) de la Citocromo *c* oxidasa (COX, EC 1.9.3.1) (Zuccarello *et al.* 1999a).

Análisis interespecífico. El uso de marcadores moleculares cuya resolución permite identificar grupos de especies y categorías superiores ha tenido un gran impacto en la sistemática de las algas marinas, ya que se utilizan constantemente en la delimitación e identificación de especies, así como la resolución de complejos de especies crípticas de distintos órdenes de rodofitas como Gelidiales, Gigartinales, Gracilariales, Laminariales y Ceramiales (Tan *et al.* 2012, Leliaert *et al.* 2014). Los marcadores empleados son los siguientes:

Citocromo *c* oxidasa subunidad I (COI-5P). Marcador mitocondrial codificante, subunidad principal de la citocromo *c* oxidasa (COX, EC 1.9.3.1) con un gran nivel de resolución filogenética, en ocasiones incluso a nivel poblacional, y que constituye el principal marcador del código de barras de ADN (Saunders *et al.* 2005, Tan *et al.* 2012).

Subunidad larga de Rubisco (rbcL). Marcador plastidial codificante, subunidad larga de la Rubisco (EC 4.1.1.39) con nivel de resolución filogenético supraespecífico por su lenta tasa de evolución, por lo que es un potencial candidato como marcador de código de barras de ADN (Freshwater & Rueness 1994, Pareek *et al.* 2010, Tan *et al.* 2012).

Los marcadores moleculares mencionados, importantes tanto por su utilización como código de barras de ADN en rodofitas como para la detección de variación a nivel poblacional, no solo pueden considerarse en un análisis conjunto para la identificación de especies, sino también para su delimitación y su descubrimiento a través de los enfoques basados en las distancias genéticas, cladogramas y construcción de redes de haplotipos (Leliaert *et al.* 2014).

3 ANTECEDENTES

3.1 La familia Rhodomelaceae Horaninow 1847

La familia Rhodomelaceae, perteneciente al orden Ceramiales, es la más diversa entre las algas rojas, ya que comprende el mayor número de géneros (más de 150) y especies reconocidos (entre 600 y 1000). Sin embargo, estas cifras han fluctuado debido a subestimaciones evidenciadas por estudios moleculares actuales y al elevado número de sinonimias y estado incierto en géneros tales como *Polysiphonia* Greville y *Laurencia* Lamouroux (Díaz-Tapia *et al.* 2017, Guimarães *et al.* 2019, Guiry & Guiry 2021). Debido a la presencia de la fecundación directa de la célula auxiliar y su

temprana formación, así como al alto grado de desarrollo del pericarpo y las células protectoras, su posición filogenética se considera como la más derivada dentro del orden Ceramiales (Senties & Dreckmann 2014).

Las especies pertenecientes a Rhodomelaceae se caracterizan por una talla desde unos cuantos mm hasta los 30 cm, con niveles de organización filamentosos y pseudoparenquimatosos, con la condición polisifónica estricta y la presencia de cuatro o más células periaxiales alternadas alrededor de una célula axial central (Senties & Dreckmann 2014, Díaz-Tapia *et al.* 2017, Guiry & Guiry 2021). La mayoría de las especies de Rhodomelaceae se distribuye en zonas tropicales, subtropicales y templadas, con mayor ocurrencia en ambientes intermareales y presentan el ciclo de vida típico de rodofitas denominado diplobióntico haplo-diploide (Senties & Dreckmann 2014, Taylor 1960).

En México, la familia Rhodomelaceae está representada por 28 géneros y alrededor de 100 especies en la costa del Pacífico, en tanto que en el Atlántico se reportaron 23 géneros con alrededor de 80 especies (Senties & Dreckmann 2014). En total se han reportado 36 géneros en México, lo que corresponde aproximadamente al 16% de los géneros registrados mundialmente (36/224) y el 19% de las especies mundiales (180/933). Tales especies están distribuidas a lo largo de 17 entidades costeras de México, siendo las entidades de Baja California (20/69), Baja California Sur (21/68) y Quintana Roo (21/68) las entidades con mayor número de registros de géneros y especies (Ortega *et al.* 2001, Senties & Dreckmann 2014).

3.2 Aspectos taxonómicos del género *Alsidium* C. Agardh 1827

El estudio filogenómico de Díaz-Tapia *et al.* (2017) proporcionó las bases para una reclasificación en tribus de los distintos géneros pertenecientes a Rhodomelaceae, por lo que los géneros *Alsidium* C. Agardh, *Bryothamnion* Kützinger y *Digenea* C. Agardh se ubicaron en la reestablecida tribu Alsidieae Ardissoni 1883 al diferenciarse de la tribu Polysiphoniae, la cual por criterios morfológicos tradicionales abarcó dichos géneros. La tribu Alsidieae se caracteriza por ejes corticados de crecimiento indeterminado, entre 5 y 12 células pericentrales, ramificaciones cortas y dispuestas radialmente, además de ramas espermatangiales laminares, un tetrasporangio por segmento y cistocarpos globosos.

Reestablecimiento del género *Alsidium* C. Agardh 1827. El análisis concatenado de los marcadores moleculares *rbcL*, *psbA* y COI-5P realizado en representantes de los géneros *Bryothamnion* y *Alsidium* (*B. triquetrum* de Venezuela y EE. UU.; *B. seaforthii* de Venezuela, EE. UU., Barbados y Brasil; *A. corallinum* C. Agardh, de Islas Canarias), reveló el estado no monofilético de *Bryothamnion* al asignar a *B. triquetrum* como especie hermana de *A. corallinum* y la exclusión de *B. seaforthii*, aunque esta última como grupo hermano de ambas, por lo que en conjunto con el análisis morfológico no se garantizó el reconocimiento taxonómico del género *Bryothamnion* (García-Soto & Lopez-Bautista 2018) (Fig. 5). Por lo tanto, según el principio de prioridad, las especies del género *Bryothamnion* se transfirieron al nombre genérico de *Alsidium*, por lo que se establecieron las siguientes combinaciones: *Alsidium seaforthii* (Turner) García-Soto & Lopez-Bautista, cuyo sinónimo nomenclatural es

Bryothamnion seaforthii, y *Alsidium triquetrum* (S. G. Gmelin) Garcia-Soto & Lopez-Bautista, cuyo sinónimo nomenclatural es *B. triquetrum*. Como consecuencia, la nueva interpretación morfológica del género resultó en la comparación de los principales caracteres de las especies de *Alsidium* y una diagnosis actualizada del género (Tabla 2, Tabla 3) (García-Soto & Lopez-Bautista 2018, Guiry & Guiry 2021).

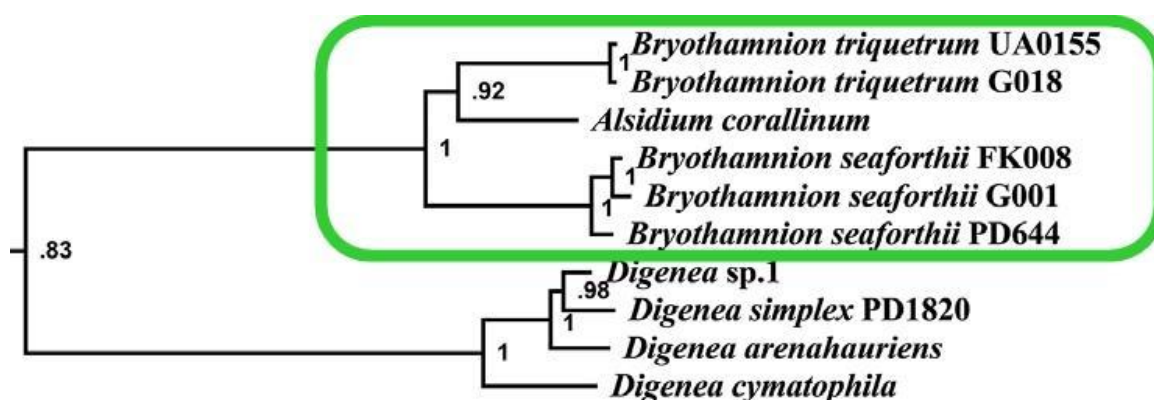


Figura 5. Énfasis sobre la sistemática de los géneros *Alsidium* y *Bryothamnion*, a partir del árbol filogenético obtenido mediante máxima verosimilitud con los marcadores *rbcL*, *psbA* y *COI-5P* (modificado de García-Soto & Lopez Bautista 2018).

Tabla 2. Comparación de caracteres morfológicos entre tres especies de *Alsidium*: *A. corallinum*, *A. triquetrum* y *A. seaforthii* (modificado de (García-Soto & Lopez-Bautista 2018).

Caracter	<i>Alsidium corallinum</i>	<i>Alsidium triquetrum</i>	<i>Alsidium seaforthii</i>
Hábito	Erecto	Erecto	Erecto
Longitud del talo	Hasta 15 cm	Hasta 25 cm	Hasta 20 cm
Forma del talo	Terete, radialmente organizado	Terete, angular, radialmente organizado, triangular en sección transversal	Terete, radialmente organizado y gradualmente bilateral
Sistema de fijación	Corteza basal	Disco basal	Pie de fijación rizomatoso
Corteza	Corticado extensivamente	Corticado extensivamente, corticado denso proximalmente	Corticado extensivamente, corticado denso proximalmente

Patrón de ramificación	Regular o alternado irregular	Alternado irregular	Pinnado, moderado basalmente y subfastigiado apicalmente
Ramitas	Organización en espiral, dispersas, irregulares, con siete células pericentrales y una capa de células corticales	Tres filas, en sucesión espiralada en las axilas de tricoblastos, bifurcadas al menos una vez	Organización dística, marginales o en 3-4 filas, 1-4 bifurcaciones
No. de células pericentrales	6-8	7-9	8-9
Tricoblastos	Espiralados, presentes en todo segmento y posteriormente deciduos	En espiral de 1/3, presente en segundo segmento, escaso desarrollo, incipiente y posteriormente decidido	En divergencia de 1/2, presente en segundo segmento, escaso desarrollo, incipiente y posteriormente decidido
Tetrasporangios	Formados en partes engrosadas superiores de ramitas, individuales o agrupados	Brotos axilares en ramitas adventicias terminales, individuales o agrupados	Brotos axilares en ramitas adventicias terminales, individuales o agrupados
Cistocarpos	Globosos a urceolados, laterales en ramitas últimas	Ovalados, a menudo aparentan segmento final de ramitas, subterminales	Globosos, a menudo aparentan segmento final de ramitas, subterminales

En la actualidad, el género *Alsidium* cuenta con *A. corallinum* como especie tipo, además de ocho especies taxonómicamente válidas (Guiry & Guiry 2021). Cabe destacar que solo cuatro de las especies de *Alsidium* están caracterizadas molecularmente con *rbcl* y COI (*A. corallinum*, *A. oliveiranum*, *A. seaforthii*, *A. triquetrum*), en tanto que las cuatro restantes carecen de datos moleculares asociados (*A. helminthochorton* Schwendimann, *A. pacificum* E. Y. Dawson, *A. pusillum* E. Y. Dawson, *A. vagum* (Zanardini) Zanardini) (Guimarães *et al.* 2019, Guiry & Guiry 2021).

Una breve comparación morfológica entre dichas especies se estableció por Guimarães *et al.* (2019) (Tabla 3).

Tabla 3. Comparación de los caracteres morfológicos principales entre las especies del género *Alsidium*, exceptuando *A. vagum* por su escasa información en literatura (modificado de Guimarães *et al.* 2019). LT = longitud aproximada del talo, E = eje, NPc = número de células pericentrales, SF = sistema de fijación al sustrato.

Especie	LT (cm)	E	NPc	SF
<i>A. corallinum</i>	20	Terete	5-8	Costra basal
<i>A. helminthochorton</i>	5	Terete	7-9	Eje postrado
<i>A. oliveiranum</i>	25	Terete	7	Costra basal
<i>A. pacificum</i>	1.5	Terete	7	Eje postrado
<i>A. pusillum</i>	1	Terete	5	Eje postrado
<i>A. seaforthii</i>	20	Complanado	8-9	Pie de fijación rizomatoso
<i>A. triquetrum</i>	25	Complanado o triangular	7-9	Disco basal

3.2.1 *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*

La especie *Alsidium seaforthii* fue descrita por primera vez con el basiónimo *Fucus seaforthii* Turner 1808 (Turner 1808-1809, Guiry & Guiry 2021) con las siguientes características:

Fucus seaforthii, fronda entre membranacea y cartilaginosa, plana, sin nervadura, lineal, mayormente dicotómica, rodeados por ambos lados de múltiples ramitas dísticas, horizontales y cortas, colocadas uno cerca del otro.

Posteriormente, la inclusión y sinonimia de *F. seaforthii* en el género *Bryothamnion*, con *B. seaforthii* como resultado, solo incluye la descripción de dicho género (Kützting 1843):

Hábito plano, fusiforme, ramas divididas, numerosas, dísticas separadas. Cistocarpos ventricosos, peciolados, solitarios, insertados en el ápice de las ramas. Tetrasporangios inmersos en la pinación de las ramas. - Estructura parenquimática.

Por otra parte, *Alsidium triquetrum*, cuya primera descripción y basiónimo es *Fucus triqueter* S. G. Gmelin (Gmelin 1768, Guiry & Guiry 2021), al igual que en *F. seaforthii* se hace la diagnosis de la especie sin mención de posible variación del hábito externo. Posteriormente se incluyó a *F. triqueter* como sinónimo de *Bryothamnion triquetrum* en 1915 por M. Howe (Guiry & Guiry 2021).

Más adelante, Taylor (1960) hizo la ampliación de la caracterización morfológica del género *Bryothamnion* y sus especies con su correspondiente diagnosis en un estudio florístico en México (véase *Introducción*). Finalmente, como se mencionó con anterioridad, mediante un análisis morfológico y filogenético cuya hipótesis asignó a las especies *B. seaforthii* y *B. triquetrum* en distintas posiciones dentro del cladograma como especies hermanas de *Alsidium corallinum*, se transfirieron las especies de *Bryothamnion* al género *Alsidium* por el principio de prioridad debido a la antigüedad nomenclatural de éste (García-Soto & Lopez-Bautista 2018, Guiry & Guiry 2021).

4 JUSTIFICACIÓN

A pesar de la poca atención que se ha dado a las especies del género *Alsidium*, en recientes investigaciones de campo se ha observado que al interior de las poblaciones

de *A. triquetrum* y *A. seaforthii*, los individuos exhiben ciertas variaciones morfológicas. En el caso puntual de *A. triquetrum* se observaron diferencias en cuanto a la ramificación y el grosor del talo tanto en la península de Yucatán como en el litoral de Veracruz, inclusive individuos con características morfológicas de ambas especies.

A raíz de los recientes resultados encontrados con la introducción de la filogeografía en los estudios de macroalgas marinas, la compleja historia geológica del Golfo de México y Caribe, y la distribución simpátrica de ambas especies, se pretende evaluar la estructura genética de las poblaciones de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*, ya que esta implica un proceso incipiente de especiación asociado al aislamiento geográfico del área. Dada la abundancia de estas especies en la zona, la falta de estudios que proporcionen mayor conocimiento sobre ellas y la probable variación genética subyacente, resulta interesante el estudio filogeográfico de ambas especies.

En adición, a pesar de que las algas rojas poseen un genoma plastidial cuyo tamaño es de alrededor de 180 kb y el más diverso conjunto de genes entre los organismos de Archeplastida, se encuentran poco representadas en las bases de datos tales como GenBank; en particular, *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* cuentan con una representación menor a 30 registros, entre genomas y locus específicos mitocondriales, plastidiales y ribosomales (Díaz-Tapia et al. 2017, García-Soto & Lopez-Bautista 2018), por lo que es necesaria una mejor representación de las secuencias de rodofitas en bases de datos y, particularmente, la consideración de ejemplares de los litorales mexicanos debido a la variación morfológica y las barreras geográficas/genéticas del área, como el caso particular de la Península de Yucatán.

5 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Las poblaciones mexicanas de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* constituyen unidades genéticamente homogéneas, o existe diferenciación genética significativa acompañada de estructura poblacional en cada especie?

¿Coinciden los patrones filogeográficos de las especies simpátricas *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*?

¿Cuáles son los mecanismos geológicos, evolutivos y ecológicos que han determinado la diversidad y estructura genética de las poblaciones de ambas especies?

¿Qué relación sistemática existe entre las especies del género *Alsidium* y las poblaciones mexicanas identificadas como *Bryothamnion seaforthii* y *B. triquetrum* del presente estudio?

6 HIPÓTESIS

Si existe estructura genética significativa en las poblaciones de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*, entonces los grupos genéticos corresponden con entidades diferenciadas a nivel específico.

Si la ubicación sistemática de los haplotipos encontrados en *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* difiere de la sistemática actual de la familia Rhodomelaceae, entonces tales entidades deben describirse como especies nuevas con su correspondiente caracterización morfológica.

7 OBJETIVOS

7.1 General

Análisis intra, interespecífico y morfológico de las poblaciones de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*, pertenecientes a distintas localidades de las costas mexicanas del Golfo de México y Caribe.

7.2 Específicos

Determinación de estimados de variación y diversidad genética, estructura, redes de haplotipos, eventos de historia demográfica y neutralidad selectiva en poblaciones de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* en el Golfo de México y Caribe.

Determinación de la sistemática de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* mediante el análisis filogenético de inferencia bayesiana y máxima verosimilitud, a partir de secuencias representativas de cada haplotipo generado con la incorporación de secuencias de distintas especies de la familia Rhodomelaceae.

Determinación de distancias genéticas no corregidas (p -distances), generales y representativas según los haplotipos generados en el análisis intraespecífico e interespecífico de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*.

Comparación de la morfología de *A. seaforthii* y *A. triquetrum* a partir de ejemplares muestreados en el Golfo de México y Caribe.

8 MATERIAL Y MÉTODOS

8.1 CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de México es una cuenca semicerrada que se comunica con el Océano Atlántico y con el Mar Caribe por el estrecho de Florida y por el canal de Yucatán, respectivamente. Esta región se localiza en una zona de transición entre el clima tropical y subtropical, entre los 18° y 30° N, y 82° y 98° W. Cinco estados mexicanos ubican sus costas en el litoral del Golfo (Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán) y uno en la costa del Caribe (Quintana Roo), lo que representa cerca de 3200 km de litoral mexicano y cerca del 32% del total de 11 122 km de extensión de los litorales continentales mexicanos en conjunto con islas y cayos de la región (Lara-Lara *et al.* 2008, Ortíz-Pérez & de la Lanza-Espino 2006).

La estructura geológica de la plataforma continental en el Golfo de México corresponde con una serie de cuencas de sedimentación marginal o deltaica del Cenozoico, formadas por sedimentos terrígenos y marinos orientados suavemente hacia la porción central del Golfo, en tanto que la península de Yucatán es un banco calcáreo de estructura tabular con movimiento de emersión paulatina que cierra la configuración del Golfo de México por el oriente. Por otra parte, al oriente de la península de Yucatán se encuentran las costas del Mar Caribe con un ambiente de mar tropical en cuyo borde se ubica una barrera arrecifal angosta paralela al litoral del Caribe mexicano, de alrededor de 800 km (Ortíz-Pérez & de la Lanza-Espino 2006).

Regionalización biogeográfica. El Golfo de México (IV) y el Caribe mexicano (V) corresponden con dos regiones oceánicas de México. En cuanto a la regionalización por provincias marinas, el Golfo de México se subdivide en: suroeste del Golfo de México (IV) y Banco de Campeche (V), mientras que el Caribe mexicano (VI) se conserva como tal (Fig. 6) (Lara-Lara *et al.* 2008). Sin embargo, la regionalización propuesta por Ortiz-Pérez & de la Lanza-Espino (2006) contempla cinco provincias en el litoral del Atlántico mexicano: costa nororiental (Tamaulipas), costa centro-oriental (Veracruz), costa centro-sur (Laguna del Ostión, Veracruz, hasta Laguna de Términos, Campeche), costa noroccidental de la península de Yucatán (Campeche, Yucatán) y costa del Mar Caribe (Quintana Roo).

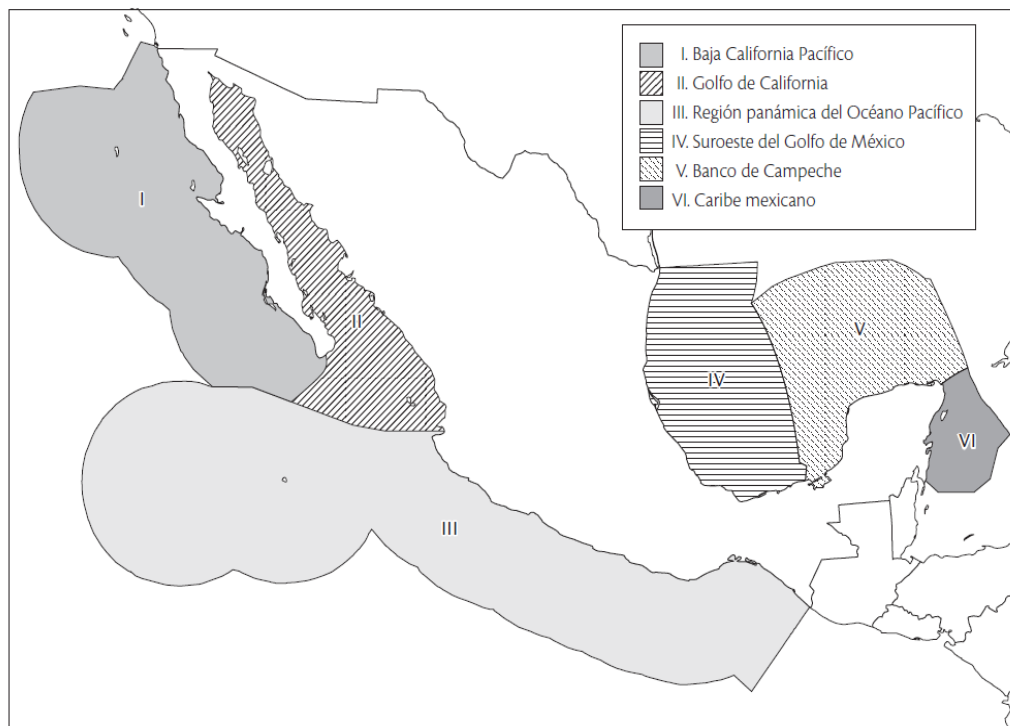


Figura 6. Provincias marinas de México. Región del Golfo dividido en las provincias IV y V. Región del Caribe mexicano con la provincia VI (Lara-Lara *et al.* 2008).

Corrientes marinas. El Golfo de México recibe principalmente en su circulación aguas del Caribe procedentes del Canal de Yucatán. Por su ubicación, su dinámica oceanográfica está caracterizada por la fuerte corriente que proveniente del Mar Caribe que penetra al Golfo de México por el Estrecho de Yucatán, denominada Corriente del Lazo, la cual una vez que impacta con el litoral del norte de Veracruz y el sur de Tamaulipas se divide en dos flujos: uno con dirección hacia el Atlántico Norte por el Estrecho de la Florida para ser parte de la Corriente del Golfo; el segundo flujo con dirección sur hacia el Sistema Arrecifal Veracruzano (Fig. 7) (Vilchis *et al.* 2017). Los giros anticiclónicos y ciclónicos procedentes de la Corriente del Lazo tienen propiedades bióticas conservativas sobre todo en los primeros y que determinan la productividad pelágica mediante afloramientos y corrientes de plataforma particularmente en los segundos; además, la permanente presencia de un amplio giro ciclónico en la Bahía de Campeche determina los reclutamientos de las comunidades locales (Lara-Lara *et al.* 2008).

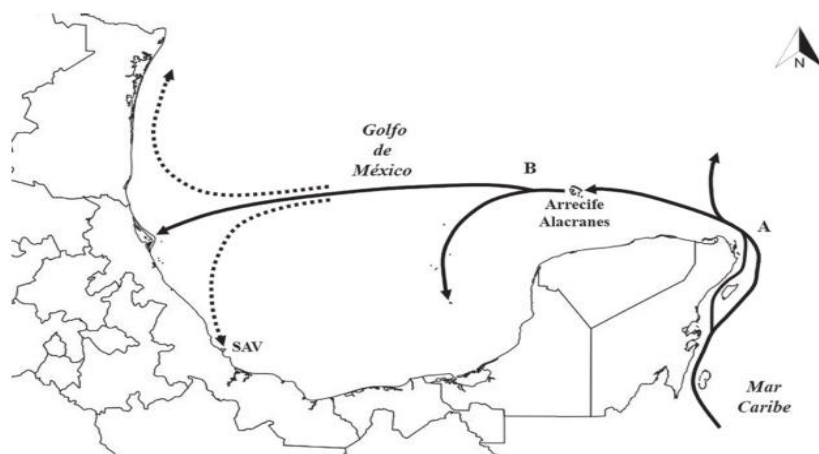


Figura 7. Circulación de las corrientes en el litoral del Atlántico mexicano (modificado de Vilchis *et al.* 2017). A: Corriente del Lazo. B: Corriente del Caribe.

Oleaje. En la región del Golfo y Caribe mexicano, tres tipos de oleaje tienen lugar: olas y marejadas de tormenta asociadas con ciclones tropicales; olas y marejadas de tormenta con frentes fríos (“nortes”); olas y marejadas generadas dentro del límite de la tirada del viento en la superficie del Golfo. Aunque la altura de las mareas es pequeña a lo largo del Golfo (<0.5 m), es importante en las zonas de mezcla de ambientes estuarinos por el movimiento de agua y sedimentos (Ortíz-Pérez & de la Lanza-Espino 2006).

Clima y temperatura. Según el gradiente climático latitudinal de norte a sur, en la costa nororiental se registra un clima árido y seco, en el sector central un clima tropical sub-húmedo, la parte meridional corresponde con tropical subhúmedo y en la costa norte y noroeste de la península de Yucatán un clima seco. La temperatura en verano alcanza su valor máximo alrededor de los 28°C en la costa nororiental, incrementándose hasta casi los 30 °C en la región central y suroriental, en tanto que en el invierno el gradiente de temperaturas varía de los 19°C a los 22.5°C en el sector nororiental e incrementándose, de igual forma, hacia la región central y la costa oriental de Yucatán hasta los 24°C, mientras que en el Caribe mexicano la temperatura asciende hasta los 25.5°C (Ortíz-Pérez & de la Lanza-Espino 2006).

8.1.1 Delimitación de la muestra y trabajo de campo

Se realizaron muestreos en la zona intermareal y submareal para la recolección de un intervalo de 7-19 individuos de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* en 10 localidades de cuatro estados mexicanos ubicados en el litoral del Atlántico (Tabla 4), por lo que se

delimitó la muestra a un total de 138 individuos. La recolección se hizo en distintas expediciones durante los años 2017-2020.

Posteriormente al trabajo de campo, los especímenes muestreados fueron procesados de la siguiente manera: una porción de 2 cm de longitud sustraída de los ápices de las ramas se preservó en sílica gel para análisis molecular, en tanto que el resto del talo fue montado en hoja de herbario como referencia e integrado a la Colección de Macroalgas Marinas del Herbario Metropolitano UAMIZ para el análisis morfológico.

Tabla 4. Localidades de muestreo a lo largo del litoral del Atlántico mexicano, divididas en dos regiones: Golfo de México y Caribe mexicano. Se indican las coordenadas geográficas de cada localidad

Región	Estado	Localidad	Coordenadas
Golfo de México	Veracruz	Playa Paraíso	19.59499, -96.39555
		Bahía de Tortugas	18.97181, -91.17761
	Campeche	Sabancuy	19.10802, -91.01183
		Puente Chenkán III	19.21876, -90.86135
		Punta Xen	19.34716, -90.72002
		Sisal	21.16675, -90.02448
Caribe mexicano	Yucatán	Puerto Progreso	21.28119, -89.66516
		Puerto Telchac	21.3419, -89.2636
	Quintana Roo	Playa Norte	21.25969, -86.75147
		Xcalacoco (Playa del Carmen)	20.62765, -87.07301
		Punta Esmeralda	20.62765, -87.07301
	Tulum	20.21141, -87.46535	

8.2 ANÁLISIS MOLECULAR

Las muestras previamente procesadas se sometieron a procedimientos moleculares de extracción de ADN, amplificación de las regiones génicas de interés, la purificación posterior y su secuenciación.

8.2.1 Extracción de ADN

A partir de ~10 mg de tejido seco, previamente etiquetado y almacenado a temperatura ambiente con sílica gel, se realizó la extracción de ADN mediante la utilización del kit de extracción DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Valencia, CA, USA) con modificaciones menores a la técnica del fabricante. Se asignaron claves de laboratorio para cada individuo y cada microtubo de 2 mL con ADN genómico se almacenó a -4°C.

8.2.2 Amplificación vía PCR

Las reacciones de PCR se realizaron con el kit Taq PCR Core Kit (Qiagen) y los oligonucleótidos específicos según el marcador por amplificar: para el análisis intraespecífico con la región espaciadora de Rubisco se utilizaron los pares de oligonucleótidos spacer-F y spacer-R (Maggs *et al.* 1992). Para el análisis interespecífico, la región *rbcl* se amplificó mediante los oligonucleótidos F-RBCStart y R-RBCStart (Freshwater & Rueness 1994) (Tabla 5); las muestras utilizadas bajo este enfoque fueron seleccionadas según los haplotipos generados bajo las regiones espaciadoras del análisis intraespecífico.

Tabla 5. Marcadores moleculares y secuencia de los oligonucleótidos empleados en el presente trabajo, además de su referencia en literatura (modificado de Núñez-Resendiz 2015, Palma-Ortiz 2018).

Marcador molecular	Oligonucleótido	Secuencia (5'→3')	Referencia
Espaciadora de RuBisCo	Spacer F	TGTGGACCTCTACAAACA GC	Maggs <i>et al.</i> 1992
	Spacer R	GTAACCCCATAGTTCCC AAT	
<i>rbcL</i>	FRBCStart	TGTGTTGTCGACATGTCT AACTCTGTAGAAG	Freshwater & Rueness 1994
	RRBCStart	TGTGTTGCGGCCGCCCTT GTGTTAGTCTCAC	

El volumen total de PCR por muestra fue de 25 µL con los siguientes reactivos del kit Taq PCR Core Kit (Qiagen, Valencia, CA, USA): 2.5 µL de amortiguador de PCR 10X, 0.5 µL de solución de dNTP (10 mM por base), 0.5 µL de BSA 0.4%, 1 µL de MgCl₂ 25mM y 0.125 µL de Taq polimerasa 5U/µL, además de los siguientes reactivos: 17.375 µL de agua desionizada, 1 µL de ADN genómico 1 µL de oligonucleótido forward 10µM y 1 µL de oligonucleótido reverse 10µM. Los ciclos de PCR se utilizaron bajo condiciones distintas para la región espaciadora (CRASRBCL, HYDROPUNTIARBCLS) y la región codificante (RBCL) (Tabla 6).

Tabla 6. Detalle de los ciclos de amplificación mediante PCR empleados en el presente trabajo y su referencia en literatura. DI=desnaturalización inicial, D=desnaturalización, A=alineamiento, E=extensión, EF=extensión final (modificado de Núñez-Resendiz 2015, Palma-Ortiz 2018).

Ciclo	DI	D	A	E	EF	Duración	Referencia	Información adicional
CRASRBCL HYDROPUNTIARBCLS	95°C, 1'	93°C, 1'	50°C, 1'	72°C, 2'	72°C, 3'	207m	Núñez-Resendiz 2015	Tapa 105°C Incubación 4°C
		35 Ciclos						
RBCL	96°C, 4'	94°C, 1'	42°C, 1'	72°C, 1.5'	72°C, 10'	204 min.		
		35 ciclos						

8.2.3 Electroforesis en gel de agarosa al 0.8%

La amplificación vía PCR se comprobó mediante electroforesis en gel de agarosa al 0.8% (0.4 g de agarosa UltraPure + 25 mL de amortiguador TAE 0.5X + 0.5 µL de GelRed). Se vertieron 3 µL de muestra + 1µL de amortiguador de carga por pozo, además de 4 µL de marcador de peso molecular Invitrogen de 100 pb + 1 µL de amortiguador de carga en cada pozo inicial. Se realizó el proceso a 100V y 400 mA por 18 minutos.

8.2.4 Purificación de amplificadores

Los amplificadores de PCR se purificaron con el kit QIAquick Purification Kit (Qiagen) según la técnica del fabricante, con la posterior electroforesis en gel de agarosa según lo descrito con anterioridad y modificada con 2 µL de muestra.

8.2.5 Secuenciación de amplificadores

Las muestras amplificadas se etiquetaron y enviaron para su secuenciación al laboratorio de Macrogen en la República de Corea (10F, 254 Beotkkot-ro, Geumcheon-gu, Seúl, 08511), mediante el kit de secuenciación BigDye en un secuenciador ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Princeton, NJ, EE. UU.).

8.3 Análisis intraespecífico de secuencias de ADN

Una vez obtenidas las secuencias de cada individuo con el marcador intraespecífico (espaciadora de RuBisCo), y revisado su respectivo cromatograma, éstas se editaron y alinearon mediante ClustalW (Thompson *et al.* 1994) en su matriz particular por cada marcador molecular y por cada especie con el programa MEGA X (Kumar *et al.* 2018).

Como resultado, se obtuvieron cuatro archivos en formato FASTA (.fas), los cuales se sometieron a una búsqueda en BLAST de nucleótidos (Altschul *et al.* 1990). Ambas matrices se convirtieron al formato PHYLIP (.phy) y NEXUS (.nex) en DnaSp v.6.12.01 (Librado & Rozas 2017) para su disponibilidad en análisis posteriores, los cuales se describirán a continuación:

8.3.1 Variación y diversidad génica

Los siguientes parámetros se estimaron con el programa DnaSP v.6.12.01 (Librado & Rozas, 2017): número de sitios segregantes (S), número de haplotipos (H), diversidad haplotípica (H_d), diversidad nucleotídica (π) y theta (θ). Los sitios polimórficos se visualizaron gráficamente en las matrices generadas por el programa GenAEx v.6.503 (Peakall & Smouse 2006, 2012).

8.3.2 Estructura y diferenciación genética

Los estimados de flujo génico (N_m) e índice de fijación (F_{ST}) según Hudson, Slatkin & Maddison (1992) fueron obtenidos con el programa DnaSP v.6.12.01 (Librado & Rozas, 2017). Con la finalidad de observar la diferenciación y estructura genética al interior de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*, se realizó un análisis de varianza molecular (AMOVA) para cada marcador mediante GenAEx v.6.503 (Peakall & Smouse 2006, 2012): se importaron las matrices de secuencias en formato PHYLIP (.phy), con ambos marcadores haploides para cada especie, por lo que se obtuvieron los estimados de flujo génico (N_m) y los estimados de Φ_{PT} , pareados y generales, según Peakall *et al.* (1995) y su significancia estadística con 999 permutaciones.

8.3.3 Prueba de Mantel

Se estableció una comparación entre la matriz de los estimados pareados de Φ_{PT} según Peakall *et al.* (1995) obtenidos en el apartado anterior, junto con la matriz de de distancias geográficas obtenida a partir del análisis pareado de distancias geográficas dentro de GenAlex v.6.503 (Peakall & Smouse 2006, 2012). 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).

8.3.4 Pruebas de neutralidad selectiva e historia demográfica

Se estimaron los estadísticos siguientes: D de Tajima (Tajima 1989), F^* de Fu & Li (Fu & Li 1993) y F_s de Fu (Fu 1997); la significancia estadística de D y F^* se obtuvo mediante 1000 réplicas, los intervalos de confianza (límite inferior y superior) y el valor de la probabilidad del estimado, dado el valor de theta y los sitios segregantes, para los estimados de F_s de Fu se calcularon mediante simulaciones coalescentes, ambos con el programa DnaSp v.6.12.01 (Librado & Rozas, 2009). Se trataron las siguientes hipótesis: H_0 : tamaños poblacionales constantes y/o neutralidad selectiva; H_a : tamaños poblacionales discontinuos y/o selección natural operante.

8.3.5 Análisis de haplotipos

Las relaciones haplotípicas se estimaron mediante la construcción de redes de parsimonia estadística con TCS v.1.21 (Clement *et al.* 2000) a partir de las matrices en formato PHYLIP generadas anteriormente. Una secuencia representativa de cada

haplotipo según la especie, de ambos marcadores moleculares, fue depositada en la base de datos del GenBank.

Se hizo una recopilación de las secuencias que conforman a cada haplotipo, así como su frecuencia por cada localidad en Hojas de cálculo de Google (Alphabet Inc.), en conjunto con su respectivo gráfico circular. Se elaboró un mapa que conjunta la ubicación geográfica de las localidades y la frecuencia haplotípica por marcador y por especie en Dibujos de Google (Alphabet Inc.).

8.3.6 Distancias genéticas

Se estimaron distancias genéticas no corregidas (p -distances) a partir de matrices modificadas con los haplotipos resultantes de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* por marcador en MEGA X (Kumar *et al.* 2018), con 1000 replicaciones de *bootstrap* y la inclusión de transiciones más transversiones (d). Los valores más representativos, mínimos y máximos, se convirtieron en porcentajes.

Con el objetivo de contrastar la evidencia del análisis intraespecífico en *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* y la sistemática actual del género *Alsidium* dentro de la familia Rhodomelaceae, se hizo un análisis interespecífico tanto filogenético como de distancias genéticas, tal que permitiera determinar la ubicación sistemática de los ejemplares del Atlántico mexicano en función de las especies de *Alsidium* con registro molecular y la distancia existente que las diferencia, además de evaluar la congruencia entre los grupos definidos por las redes de haplotipos a través del marcador utilizado para el análisis intraespecífico (espaciadora de Rubisco) y la hipótesis filogenética construida a través del marcador interespecífico (*rbcl*).

8.4 Análisis interespecífico de secuencias de ADN

8.4.1 Análisis filogenético

Las secuencias utilizadas en el análisis interespecífico fueron tomadas a partir de los haplotipos resultantes del análisis intraespecífico, además de la adición de secuencias de distintas especies de la tribu Alsidiae (géneros *Alsidium* y *Digenea*) así como ciertos miembros de la familia Rhodomelaceae con su grupo externo correspondiente (*Bostrychia* sp.). La búsqueda del modelo óptimo de evolución de ADN se implementó mediante jModelTest v. 2.1.6; la posterior selección se realizó con base en los valores más altos del criterio de información Akaike (AIC) y el mayor número de parámetros analizados (K) (Darriba *et al.* 2012, Guindon & Gascuel 2003).

Los análisis filogenéticos de inferencia bayesiana (IB) y máxima verosimilitud (ML) se realizaron con el programa TOPALi v. 2.5 (Milne *et al.* 2004). La topología y los valores de probabilidad posterior de inferencia bayesiana se obtuvieron mediante la opción de MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.* 2012), dentro del mismo programa, con una frecuencia de muestreo de cada 100 generaciones durante 1×10^7 generaciones y burn-in del 25%. En el programa referido, tanto la topología como el cálculo del soporte de ramas del análisis de máxima verosimilitud se realizó mediante RaxML (Stamatakis 2014) y *bootstrap* (Felsenstein 1985) con 100 réplicas, respectivamente. Los árboles resultantes se exportaron al formato New Hampshire Tree (.tre) con el objetivo de ser editados en MEGA X (Kumar *et al.* 2018).

8.4.2 Distancias genéticas

Se estimaron distancias genéticas no corregidas (p -distances) a partir de matrices modificadas con los haplotipos resultantes, por marcador y por especie, en MEGA X (Kumar *et al.* 2018), con 1000 replicaciones de *bootstrap* y la inclusión de transiciones más transversiones (d). Se incluyeron especies representantes de la tribu Alsidiae de los géneros *Alsidium* y *Digenea* con fines comparativos. Los valores más representativos, mínimos y máximos, se convirtieron en porcentajes.

8.5 Morfología

Se realizaron observaciones de segmentos del ápice y hábito externo de ejemplares de Herbario UAMIZ, con tal de reconocer patrones de ramificación y la variación morfológica externa bajo el microscopio estereoscópico, con un respaldo mediante fotografía.

9 RESULTADOS

9.1 Análisis intraespecífico

9.1.1 Variación y diversidad genética

El conjunto de datos de las dos especies, *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*, consistió en 137 secuencias con 275 pb de longitud, distribuidas en 11 localidades de cuatro estados (Veracruz, Campeche, Yucatán y Quintana Roo). En general, resultaron 30 sitios segregantes, 245 sitios invariables, 16 mutaciones singleton y 14 sitios parsimoniosamente informativos. La proporción de sitios segregantes fue de 10.1%

($P_s=0.1090909090909091$). La diversidad nucleotídica general fue de $\pi_T= 0.02202$ y la diversidad haplotípica $Hd_T= 0.61307$, además de 11 haplotipos en total. A continuación se detallarán los estimados particulares de cada especie.

El conjunto de datos de *Alsidium seaforthii* consistió en 73 secuencias con 275 pb de longitud distribuidas en 8 poblaciones correspondientes a tres estados de México. En general, resultaron 4 sitios segregantes, por tanto 271 sitios invariables, dos mutaciones singleton, dos sitios parsimoniosamente informativos y un gap. La proporción de sitios segregantes fue de 1.45% ($P_s=0.0145$) (Tabla 7, Anexo 1).

Las medidas totales de variación y diversidad genética mostraron valores bajos, además de los parámetros de desajuste nucleotídico $k_T=0.238$ y theta $\theta_T=0.00299$. La población con mayor diversidad, tanto nucleotídica como haplotípica, fue Bahía de Tortuga, en tanto que la variación detectada de cero fue en las poblaciones de Puerto Telchac, Puerto Progreso, Sabancuy y Playa Paraíso (Tabla 7).

Tabla 7. Medidas de diversidad y variación genética para las poblaciones de *Alsidium seaforthii*, obtenidas mediante la región espaciadora de Rubisco. n = número de secuencias/individuos, S = sitios segregantes, h = número de haplotipos, Hd = diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. Se destaca en rojo la población con los valores más altos de cada parámetro.

Estado	Localidad	n	S	h	Hd	π
Yucatán	Sisal	8	2	2	0.25	0.00182
	Puerto Telchax	7	0	1	0	0
	Puerto Progreso	7	0	1	0	0
	Puente Chenkán III	15	1	2	0.133	0.00048
Campeche	Sabancuy	6	0	1	0	0
	Bahía de Tortugas	14	2	3	0.38462	0.00184
	Punta Xen	10	2	2	0.2	0.00145

Veracruz	Playa Paraíso, La Mancha	6	0	1	0	0
	TOTAL	73	4	4	0.15715	0.00087

El conjunto de datos de *Alsidium triquetrum* consistió en 64 secuencias con 275 pb de longitud distribuidas en nueve poblaciones correspondientes a cuatro estados de México, aunque la localidad de Playa Norte, Q. Roo, fue excluida de los análisis por el número de individuos considerados hasta el momento. En general, resultaron 17 sitios segregantes, por tanto 258 sitios invariables, 15 mutaciones singleton, dos sitios parsimoniosamente informativos y un gap. La proporción de sitios segregantes fue de 6.18% ($P_S=0.0618$) (Tabla 8, Anexo 2).

Las medidas totales de variación y diversidad genética mostraron valores moderados mayores a los de *Alsidium seaforthii*, entre ellos los estimados de desajuste nucleotídico $k_T=0.593$ y theta $\theta_T=0.0131$. La población con mayor diversidad, tanto nucleotídica como haplotípica, fue Sisal, en tanto que la variación detectada de cero se presentó en cinco poblaciones de Campeche y Quintana Roo (Tabla 8).

Tabla 8. Medidas de diversidad y variación genética para las poblaciones de *Alsidium triquetrum*, mediante la región espaciadora de Rubisco. n = número de secuencias/individuos, S = sitios segregantes, h = número de haplotipos, Hd = diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. Se destaca en rojo la población con los valores más altos de cada parámetro.

Estado	Localidad	n	S	h	Hd	π
Yucatán	Sisal	10	16	5	0.66667	0.01225
	Puente Chenkán III	5	0	1	0	0
Campeche	Bahía de Tortugas	2	0	1	0	0
	Punta Xen	5	0	1	0	0

	Punta Esmeralda	10	0	1	0	0
Quintana Roo	Tulum	10	0	1	0	0
	Xcalacoco	8	1	2	0.25	0.00091
	Playa Norte, Isla Mujeres	1	-	-	-	-
Veracruz	Playa Paraíso, Ver.	13	1	2	0.15385	0.00056
	TOTAL	63 (+1)	17	6	0.18228	0.00219

9.1.2 Estructura y diferenciación genética

En el análisis conjunto de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* se obtuvieron valores de $F_{ST} = 0.93528$ y $N_m = 0.03$ según Slatkin, Hudson & Maddison (1992). El AMOVA conjunto de las matrices de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* arrojó un valor moderado-alto de diferenciación genética (Φ_{PT}) además de un valor bajo de flujo génico representado por el número de migrantes efectivos (N_m). En adición, el AMOVA conjunto presentó un 67% de la varianza explicada por las diferencias del marcador entre las poblaciones, en tanto que un 33% de la varianza explicada por la variación al interior de estas (Tabla 9).

Tabla 9. Análisis de varianza molecular (AMOVA) conjunto para la región espaciadora de Rubisco de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*. GL = grados de libertad, SC = suma de cuadrados, CM = cuadrados medios, CV = componente de la varianza, PV = porcentaje de la varianza explicado.

Fuente de variación	<i>Alsidium sp.</i>				
	GL	SC	CM	CV	PV
Entre poblaciones	16	29.099	1.819	0.214	67%
Dentro de poblaciones	121	12.901	0.107	0.107	33%
Total	137	42.000		0.320	100%
Estimados de diferenciación y flujo génico			$\Phi_{PT} = 0.667$		
			$N_m = 0.250$		

Por otra parte, en el caso particular de *Alsidium seaforthii* se obtuvieron valores de $F_{ST} = 0.02075$ y $N_m = 23.60$ según Slatkin, Hudson & Maddison (1992). El AMOVA arrojó los siguientes resultados generales: valor de $\Phi_{PT} < 0$ y un valor de $N_m = 23.60$, con un 100% de la varianza explicada por la variación al interior de las poblaciones (Tabla 10 izq.).

En el caso particular de *Alsidium triquetrum* se obtuvieron valores de $F_{ST} = 0.01025$ y $N_m = 48.26$ según Slatkin, Hudson & Maddison (1992). El AMOVA arrojó los siguientes resultados generales: valor de $\Phi_{PT} = 0.118$ y un valor de $N_m = 3.749$, con un 12% de la varianza explicada por las diferencias del marcador entre las poblaciones, en tanto que un 88% de la varianza explicada por la variación al interior de estas (Tabla 10 der.).

Tabla 10. Análisis de varianza molecular (AMOVA) para la región espaciadora de Rubisco de *Alsidium seaforthii* (izq.) y *A. triquetrum*. (der.). GL = grados de libertad, SC = suma de cuadrados, CM = cuadrados medios, CV = componente de la varianza, PV = porcentaje de la varianza explicado.

Fuente de variación	<i>Alsidium seaforthii</i>					<i>Alsidium triquetrum</i>				
	GL	SC	CM	CV	PV	GL	SC	CM	CV	PV
Entre poblaciones	7	0.449	0.064	0.000	0%	8	2.123	0.265	0.018	12%
Dentro de poblaciones	65	5.208	0.080	0.080	100%	56	7.692	0.137	0.137	88%
Total	72	5.658		0.080	100%	64	9.815		0.156	100%
Estimados de diferenciación y flujo génico			$\Phi_{PT} < 0^*$ $N_m = 23.60^*$					$\Phi_{PT} = 0.118$ $N_m = 3.749$		

Comparación entre localidades. En *Alsidium seaforthii*, los valores pareados máximos de Φ_{PT} resultaron entre las localidades de Bahía de Tortuga-Puerto Telchac y Bahía de Tortugas-Puerto Progreso (Tabla 11A). Los valores pareados de N_m en general indican estructura genética mínima; más aún, aquellos denotados como *

indican la máxima conectividad genética entre las poblaciones en cuestión, debido a $\Phi_{PT}=0$ por lo que contienen los mismos haplotipos.

De manera similar, en *Alsidium triquetrum* los valores pareados máximos de Φ_{PT} resultaron entre las localidades de Xcalacoco-Punta Esmeralda y Xcalacoco-Playa Paraíso (Tabla 11B). Los valores pareados de Nm más bajos se presentan en dichos pares de localidades, aunque en general indican estructura genética mínima; más aún, aquellos denotados como * indican la máxima conectividad genética entre las poblaciones en cuestión, debido a $\Phi_{PT}=0$ por lo que contienen los mismos haplotipos.

Tabla 11. Valores pareados de Φ_{PT} (debajo de la diagonal) y Nm (encima de la diagonal) obtenidos mediante el análisis de varianza molecular (AMOVA) en las poblaciones de *Alsidium seaforthii* (A) y *A. triquetrum* (B).

A. <i>Alsidium seaforthii</i>								
Si_YUC	PT_YUC	PPr_YUC	PXK_CAMC	Sa_CAM	BT_CAM	PXe_CAM	PPar_VER	
0.000	*	*	*	*	*	*	*	Si_YUC
0.000	0.000	*	*	*	17.500	*	*	PT_YUC
0.000	ND	0.000	*	*	17.500	*	*	PPr_YUC
0.000	0.000	0.000	0.000	*	*	*	*	PXK_CAMC
0.000	ND	ND	0.000	0.000	52.500	*	*	Sa_CAM
0.000	0.028	0.028	0.000	0.009	0.000	*	52.500	BT_CAM
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	*	PXe_CAM
0.000	ND	ND	0.000	ND	0.009	0.000	0.000	PPar_VER
B. <i>Alsidium triquetrum</i>								
Si_YUC	PXK_CAM	BT_CAM	PXe_CAM	PEsm_Qroo	PPar_VER	PCar_Qroo	Tu_Qroo	
0.000	3.889	*	3.889	1.750	1.750	*	6.753	Si_YUC
0.114	0.000	*	*	*	*	2	*	PXK_CAM
0.000	ND	0.000	*	*	*	*	*	BT_CAM
0.114	ND	ND	0.000	*	*	2	*	PXe_CAM
0.222	ND	ND	ND	0.000	*	1.026	8.563	PEsm_Qroo
0.222	ND	ND	ND	ND	0.000	1.026	8.563	PPar_VER
0.000	0.200	0.000	0.200	0.328	0.328	0.000	4.307	PCar_Qroo
0.071	0.000	0.000	0.000	0.055	0.055	0.104	0.000	Tu_Qroo

9.1.3 Prueba de Mantel

Se utilizó una matriz de distancias geográficas entre los pares de poblaciones de *Alsidium seaforthii* (Tabla 12A) y *A. triquetrum* (Tabla 12B) según las localidades muestreadas, obtenida a partir de las coordenadas de GPS. La comparación se hizo en función de la diferenciación genética entre pares de poblaciones obtenida en el apartado anterior para cada especie.

Tabla 12. Matriz de distancias geográficas entre los pares de poblaciones de *Alsidium seaforthii* (A) y *A. triquetrum* (B). Se detalla la distancia en km.

A. <i>Alsidium seaforthii</i>									
Si, YUC	PTel, YUC	PPr, YUC	PXKIII, YUC	Sa, CAM	BTor, CAM	PXe, CAM	PPar, VER		
0.000								Si, YUC	
81.300	0.000							PTel, YUC	
39.400	42.180	0.000						PPr, YUC	
233.77 0	289.240	261.33 0	0.000					PXKIII, YUC	
272.42 0	331.020	301.74 0	43.150	0.000				Sabancuy CAM	
251.29 0	308.460	279.80 0	20.060	23.110	0.000			BTor, CAM	
215.15 0	269.050	241.78 0	20.610	63.720	40.610	0.000		PXe, CAM	
687.29 0	768.580	726.52 0	582.450	552.530	567.93 0	596.180	0.000	PPar, VER	
B. <i>Alsidium triquetrum</i>									
Si, YUC	PXKIII, YUC	BTor, CAM	PXe, CAM	PEs, Qroo	PPar, VER	Xc, Qroo	Tulum Qroo	PNor, Qroo	
0									Si, YUC
233.77 0	0								PXKIII, YUC
251.29 0	20.06	0							BTor, CAM
215.15 0	20.61	40.61	0						PXe, CAM
312.7	426.28	445.62	407.21	0					PEs, Qroo
687.29 0	582.45	567.93	596.18	980.96	0				PPar, VER
315.88	431.48	450.84	412.36	5.67	985.33	0			Xc, Qroo
286.89	372.57	391.47	354.18	61.82	936.98	67.48	0		Tulum, Qroo
339.76	485.56	505.37	465.72	77.88	1022.6 3	72.57	138.33	0	PNor, Qroo

Alsidium seaforthii. Se obtuvo un valor del coeficiente de determinación de R^2 sin significancia estadística ($P=0.380$) (Fig. 8).

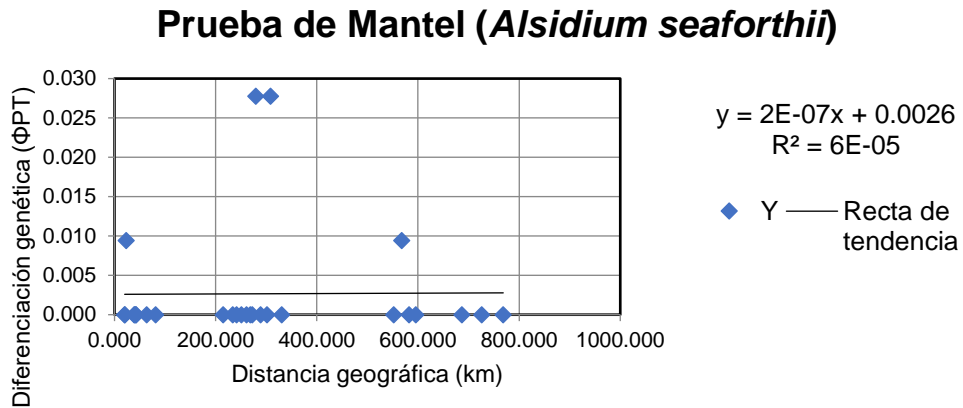


Figura 8. Relación entre Φ_{PT} pareada y distancias geográficas de las poblaciones de *Alsidium seaforthii* con la región espaciadora de Rubisco. Se detalla la ecuación de la recta y el valor de R^2 .

Alsidium triquetrum. Se obtuvo un valor del coeficiente de determinación de $R^2=0.0051$, por lo que $r_m= 0.0714$; sin embargo, carece de significancia estadística ya que $P=0.259$ (Fig. 9).

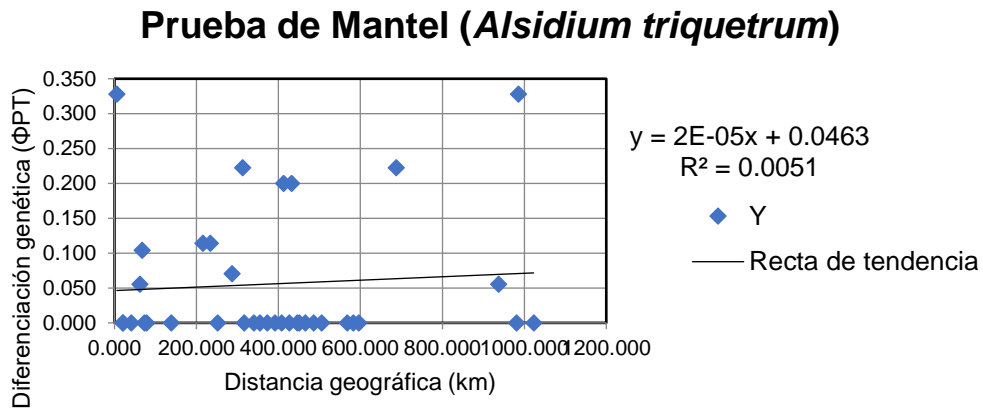


Figura 9. Relación entre Φ_{PT} pareada y distancias geográficas de las poblaciones de *Alsidium triquetrum* con la región espaciadora de Rubisco. Se detalla la ecuación de la recta y el valor de R^2 .

9.1.4 Pruebas de neutralidad selectiva e historia demográfica

El análisis particular de *Alsidium seaforthii* arrojó valores de D de Tajima y F* de Fu & Li carentes de significancia estadística, por lo que la hipótesis nula subyacente (H0: tamaños poblacionales constantes y/o neutralidad selectiva) no fue rechazada, por lo que este marcador en particular no presenta desviaciones significativas de lo esperado bajo neutralidad (Tabla 13).

Sin embargo, el análisis de *Alsidium triquetrum* mostró valores estadísticamente significativos de todos los parámetros. Se rechazó la hipótesis nula mientras que se evaluaron los efectos de la hipótesis alternativa en cada caso (H1: tamaños poblacionales discontinuos y/o selección natural operante) (Tabla 13).

Finalmente, el análisis conjunto de ambas especies de *Alsidium* arrojó un estimado de D de Tajima sin significancia estadística, por lo que no se rechazó la hipótesis nula, en tanto que se evaluó la hipótesis alternativa bajo el estimado de F* de Fu & Li y F_s de Fu (Tabla 13).

Tabla 13. Estimados de los parámetros de variación y diversidad genética, así como de las pruebas de neutralidad selectiva e historia demográfica para la región espaciadora de Rubisco de *Alsidium seaforthii*, *A. triquetrum* y en conjunto. En rojo se destacan los estimados carentes de significancia estadística (P>0.05). n = número de secuencias/individuos, L = longitud del marcador (pb), Hd = diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica, θ =theta.

Objetivo	n	L	Hd	π_T	θ	D Tajima	F _s Fu	F* Fu & Li
<i>A. seaforthii</i>	73	275	0.15715	0.00087	0.00299	-1.49201	-2.327	-1.63760
<i>A. triquetrum</i>	64	275	0.1822	0.00216	0.01312	-2.51082	-2.428	-4.96380
<i>Alsidium</i> sp.	137	275	0.613	0.02203	0.01993	0.30982	5.614	-2.55959

9.1.5 Análisis de haplotipos

La red de parsimonia estadística general reveló tres grupos genéticos, dos de ellos congruentes con las especies *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* con cuatro y seis haplotipos respectivamente separados en su mayoría por un solo paso mutacional, en tanto que el tercer grupo genético se compuso por un haplotipo único completamente diferenciado de dichas especies y asignado morfológicamente *a priori* como un individuo de *A. triquetrum* en la población de Sisal, Yucatán (Fig. 10).

Alsidium seaforthii. El haplotipo Bsea-R1 fue designado como el posible haplotipo ancestral por su peso de grupo externo ($=0.4878$), el número de individuos agrupados ($n=67$) y las dos conexiones con los haplotipos Bsea-R3 y Bsea-R4, con uno y dos pasos mutacionales, respectivamente (Fig. 10).

Respecto de su distribución geográfica, el haplotipo ancestral y compartido Bsea-R1 estuvo presente en todas las localidades muestreadas, Bsea-R2 se presentó en Sisal y Bahía de Tortugas, Bsea-R3 se presentó en Puente Chenkán III y Bahía de Tortugas, finalmente el haplotipo único Bsea-R4 se restringió a Punta Xen (Fig. 11).

Alsidium triquetrum. El haplotipo Btri-R2 fue designado como el posible haplotipo ancestral por su peso de grupo externo ($=0.47541$), el número de individuos agrupados ($n=53$) y cuatro conexiones por medio de un paso mutacional a cada uno de los haplotipos siguientes: Btri-R1, Btri-R4, Btri-R6 y Btri-R7 (Fig. 10).

Respecto de su distribución geográfica, el haplotipo ancestral y compartido R2 estuvo presente en todas las localidades muestreadas. Cabe resaltar que la localidad de Sisal

presentó cinco haplotipos restringidos y únicos (Btri-R1, Btri-R3, Btri-R4, Btri-R5, Btri-R6) y, finalmente, el haplotipo Btri-R7 se presentó en las localidades de Playa Paraíso y Xcalacoco (Fig. 11).

Alsidium grupo genético III. El haplotipo Btri-R3, designado *a priori* como parte de *A. triquetrum*, se compuso de un individuo y se encuentra restringido geográficamente a Sisal, Yucatán (Fig. 10, 11).

***Alsidium* C. Agardh 1827**
Espaciadora de Rubisco (Srbc)

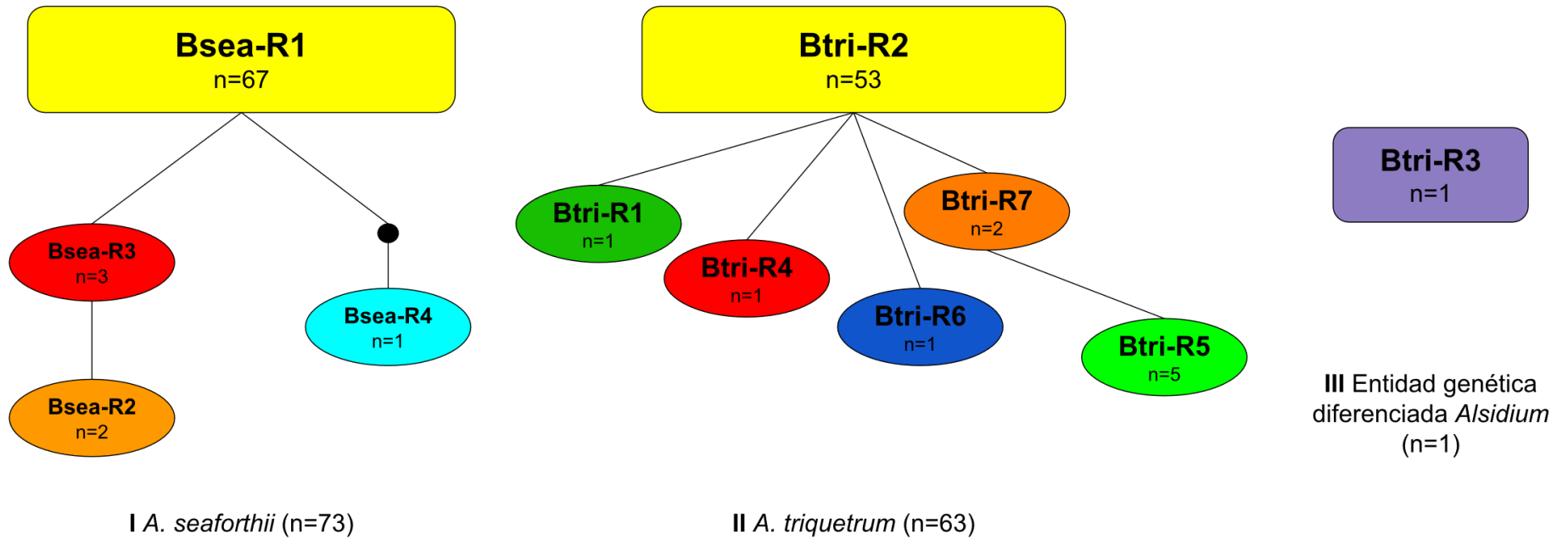


Figura 10. Redes de parsimonia estadística de la región espaciadora de Rubisco de *Alsidium seaforthii* (I), *A. triquetrum* (II) y el tercer grupo genético definido (III). Los rectángulos corresponden con el posible haplotipo ancestral; las líneas sencillas indican un paso mutacional; los círculos negros indican haplotipos extintos o no muestreados; n= número de individuos pertenecientes a cada haplotipo.

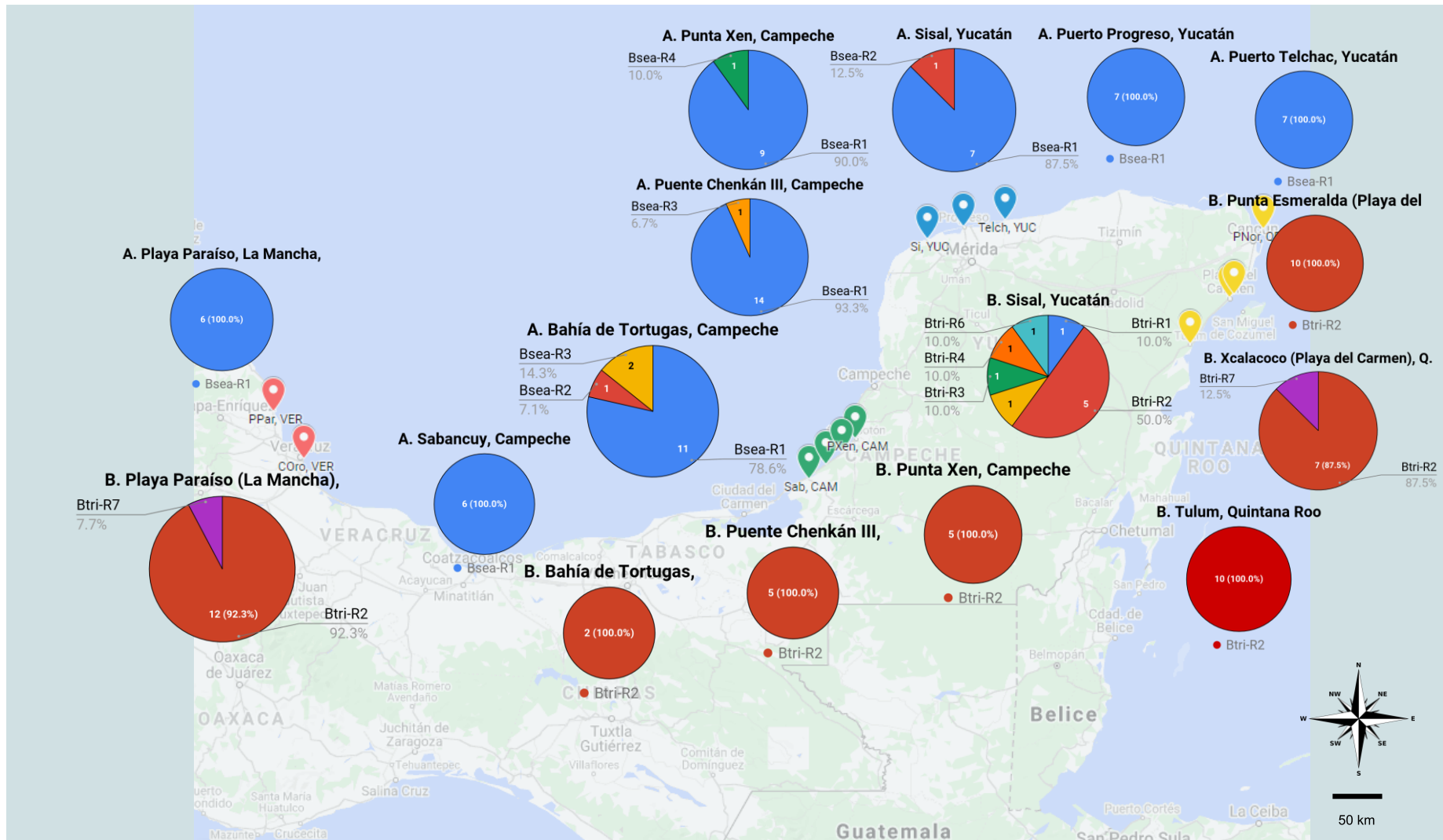


Figura 11. Distribución haplotípica de la región espaciadora de Rubisco de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* del litoral del Golfo de México y Caribe mexicano. Se indica la localidad encima de cada gráfico y el número de individuos por haplotipo dentro de cada sección, además de los porcentajes de individuos por haplotipo según la especie, **A:** *Alsidium seaforthii*, **B:** *Alsidium triquetrum*. Localidades de Veracruz (rojo): Playa Paraíso, Costa de Oro (sin muestreo); Campeche (verde): Sabancuy, Bahía de Tortugas, Puente Chenkán III, Punta Xen; Yucatán (azul): Sisal, Puerto Progreso, Puerto Telchac; Quintana Roo (amarillo): Punta Esmeralda, Xcalacoco, Tulum (modificado de Google Maps).

9.1.6 Distancias genéticas

La comparación total de los haplotipos de ambas especies, *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*, arrojó distancias genéticas no corregidas entre el haplotipo Btri-R3 y los haplotipos de *A. seaforthii* mayores al 9% en un intervalo de 9.05%-9.91%, en tanto que comparando dicho haplotipo con aquellos pertenecientes a *A. triquetrum* el intervalo es de 4.9%-6.2%. El intervalo de distancia entre *A. seaforthii* y *A. triquetrum* fue de 4.12%-5.3%. Finalmente, la comparación entre los haplotipos al interior de *A. seaforthii* arrojó valores por debajo del 1.5%, mientras que los haplotipos de *A. triquetrum* revelaron distancias por debajo del 1.11% (Tabla 14).

Tabla 14. Matriz de distancias genéticas p no corregidas, correspondientes con los haplotipos encontrados en *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* para la región espaciadora de Rubisco (Srbc). Se resaltan con rojo los valores superiores de divergencia entre los haplotipos de *A. seaforthii*, *A. triquetrum* y Btri-R3.

	Haplotipos Srbc										
	BseaR 1	BseaR 2	BseaR 3	BseaR 4	BtriR1	BtriR2	BtriR5	BtriR3	BtriR4	BtriR6	BtriR 7
BseaR1_1SrbcBseaSISYuc											
BseaR2_5SrbcBseaSISYuc	0.0074										
BseaR3_25SrbcBseaPXKYuc	0.0037	0.0037									
BseaR4_61SrbcBseaPXeCAM	0.0073	0.0148	0.0111								
BtriR1_201SrbcBtriSISYuc	0.0452	0.0532	0.0491	0.0530							
BtriR2_202SrbcBtriSISYuc	0.0412	0.0491	0.0452	0.0490	0.003 7						
BtriR5_203SrbcBtriSISYuc	0.0491	0.0412	0.0452	0.0571	0.011 1	0.007 4					
BtriR3_205SrbcBtriSISYuc	0.0905	0.0994	0.0949	0.0991	0.058 0	0.053 9	0.062 1				
BtriR4_209SrbcBtriSISYuc	0.0451	0.0530	0.0490	0.0529	0.007 3	0.003 7	0.011 1	0.057 8			
BtriR6_210SrbcBtriSISYuc	0.0452	0.0532	0.0491	0.0530	0.007 4	0.003 7	0.011 1	0.049 8	0.007 3		
BtriR7_255SrbcBtriPParVER	0.0452	0.0452	0.0412	0.0530	0.007 4	0.003 7	0.003 7	0.058 0	0.007 3	0.007 4	

Por otra parte, la comparación intergrupala elaborada con base en los grupos genéticos obtenidos mediante parsimonia estadística (congruente con ambas especies de *Alsidium*), arrojó un valor promedio entre los grupos *A. seaforthii*-*A. triquetrum* de ~4.8%. La comparación del haplotipo Btri-R3 respecto de *A. seaforthii* y *A. triquetrum*

reveló promedios de 9.6% y 5.67%, respectivamente. Al interior de los grupos, las distancias promedio fueron menores al 0.8% (Tabla 15).

Tabla 15. Matriz de distancias genéticas p no corregidas, correspondientes con los grupos genéticos encontrados en *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* para la región espaciadora de Rubisco (Srbc). Se resaltan con rojo los valores superiores de divergencia entre grupos y en verde las distancias al interior de los grupos.

	Agrupación por grupo genético (Srbc)		
	<i>A. seaforthii</i>	<i>A. triquetrum</i>	<i>A. (Btri-R3)</i>
<i>Alsidium seaforthii</i>	0.007988485		
<i>A. triquetrum</i>	0.0484	0.006871043	
<i>Alsidium (Btri-R3)</i>	0.0960	0.0566	ND

9.2 Análisis interespecífico

9.2.1 Análisis filogenético

En la topología generada por el análisis de inferencia bayesiana, los cuatro haplotipos del presente estudio identificados como *A. triquetrum* (Btri-R1, Btri-R2, Btri-R3, Btri-R4) se agruparon en un clado cuyo soporte de probabilidad posterior bayesiana es de 1, también conformado por muestras de GenBank pertenecientes a *Bryothamnion triquetrum* y *Alsidium triquetrum* (Fig. 12, Anexo 3).

Por otra parte, dos de los haplotipos del presente estudio identificados como *Alsidium seaforthii* (Bsea-R1, Bsea-R3) se agruparon en un clado cuyo soporte de probabilidad posterior bayesiana es de 1, también conformado por muestras de Genbank de *Alsidium seaforthii*. Este clado, a su vez, es grupo hermano de la especie *A. oliveiranum* con un soporte de 1 (Fig. 12).

Los clados descritos anteriormente, en conjunto con *Alsidium corallinum* de Brasil, conforman el género *Alsidium* con un soporte de probabilidad posterior bayesiana de

9.2.2 Distancias genéticas

a) Distancias entre las especies de *Alsidium*.

Al interior del género *Alsidium*, los valores de distancia mostraron un valor mínimo de cero (*Alsidium triquetrum* de Sisal, Yucatán / *A. triquetrum* de localidad no especificada) y un máximo de 4.73% (*A. triquetrum* de Sisal, Yucatán / *A. seaforthii* de las localidades Punta Xen y Puente Chenkán III, de Campeche) (Tabla 16).

La comparación entre las especies *Alsidium triquetrum* y *A. seaforthii* arrojó valores de entre 3.9% y 4.73%; la comparación de *A. triquetrum* y *A. corallinum* un intervalo de 3.51% - 4.33%; entre *A. triquetrum* y *A. oliveranum* se observó un intervalo de 1.92% - 3.52%. Por otra parte, la comparación entre *A. seaforthii* y *A. corallinum* arrojó un intervalo de 3.31% - 3.51%; entre *A. seaforthii* y *A. oliveiranum* se observó un intervalo de 1.73% - 1.92%. Finalmente, la comparación entre *A. corallinum* y *A. oliveiranum* arrojó un valor de 2.12% (Tabla 16).

Como un caso especial se resalta al individuo Btri-R3, ya que en el apartado anterior (análisis intraespecífico con la espaciadora de Rubisco) éste se diferenció completamente en la red haplotípica además de mostrar una divergencia mayor al 5% respecto de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*. La distancia de Btri-R3 respecto de *A. oliveiranum* fue de 3.52%, en tanto que fue de 4.33% respecto de *A. corallinum*. Adicionalmente, tuvo la distancia máxima de 4.73% respecto de *A. seaforthii*, en tanto que se diferenció solamente 0.77% de *A. triquetrum* (Tabla 16).

b) Distancias intraespecíficas.

Al interior de *Alsidium triquetrum*, los valores de distancia variaron entre 0 y 0.0077% entre el haplotipo Btri-R3 obtenido en Sisal, Yucatán, y un ejemplar de localidad no especificada (Tabla 16).

Por otra parte, en *A. seaforthii* se obtuvo un único valor de divergencia del 1.9%, entre los haplotipos de dos localidades de Campeche y un ejemplar de Venezuela (Tabla 16).

Tabla 16. Matriz de distancias genéticas p no corregidas, correspondientes con los haplotipos encontrados en *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* de la subunidad larga de Rubisco (rbcL). Se comparan los registros en bases de datos de *A. corallinum*, *A. oliveiranum*, *A. seaforthii* y *A. triquetrum*. Se destacan los valores de divergencia más altos.

	Alsidium_ corallinum	Alsidium_o liveiranum	MH204653Alsi diumseaforthii	MF094041Bryo thamniontriquetrum	BseaR1_68 PXenCAM	BseaR3_2 5PXKCam	BtriR1_2 01SiYUC	BtriR2_2 02SiYUC	BtriR3_2 05SiYUC	BtriR4_2 09SiYUC
Alsidium_corallinum										
Alsidium_oliveiranum	0.0212									
MH204653Alsidiumseaforthii	0.0331	0.0173								
MF094041Bryothamniontriquetrum	0.0351	0.0271	0.0390							
BseaR1_68PXenCAM	0.0351	0.0192	0.0019	0.0410						
BseaR3_25PXKCam	0.0351	0.0192	0.0019	0.0410	0.0000					
BtriR1_201SiYUC	0.0351	0.0271	0.0390	0.0000	0.0410	0.0410				
BtriR2_202SiYUC	0.0351	0.0271	0.0390	0.0000	0.0410	0.0410	0.0000			
BtriR3_205SiYUC	0.0433	0.0352	0.0453	0.0077	0.0473	0.0473	0.0077	0.0077		
BtriR4_209SiYUC	0.0351	0.0271	0.0390	0.0000	0.0410	0.0410	0.0000	0.0000	0.0077	

9.3 Morfología

El hábito externo de los ejemplares de *Alsidium seaforthii* mostró un grosor similar en los ejes complanados principales, además del característico entramado dístico y las terminaciones pinadas; sin embargo, el patrón de ramificación en cuanto al número de bifurcaciones de las ramitas aumenta en algunos ejemplares lo que ocasiona un efecto de mayor volumen (Fig. 13).

Por otra parte, la morfología externa en los ejemplares de *Alsidium triquetrum* es más variable en las ramitas alternas terminales, pues pueden notarse sin bifurcación así como ejemplares con una bifurcación que se asemeja a una estructura de gancho de tamaño variable, e incluso ramitas con mayor grosor. El carácter común en todos los ejemplares es el talo triangular, más engrosado que el presente en *A. seaforthii*, además de la disposición alterna en espiral de las ramitas (Fig. 14).

Resumiendo, ambas especies presentan individuos con ligeras variaciones morfológicas apicales incluso dentro de la misma población muestreada, ya sea en el grosor del eje principal o en el número de ramificaciones en las ramitas terminales.

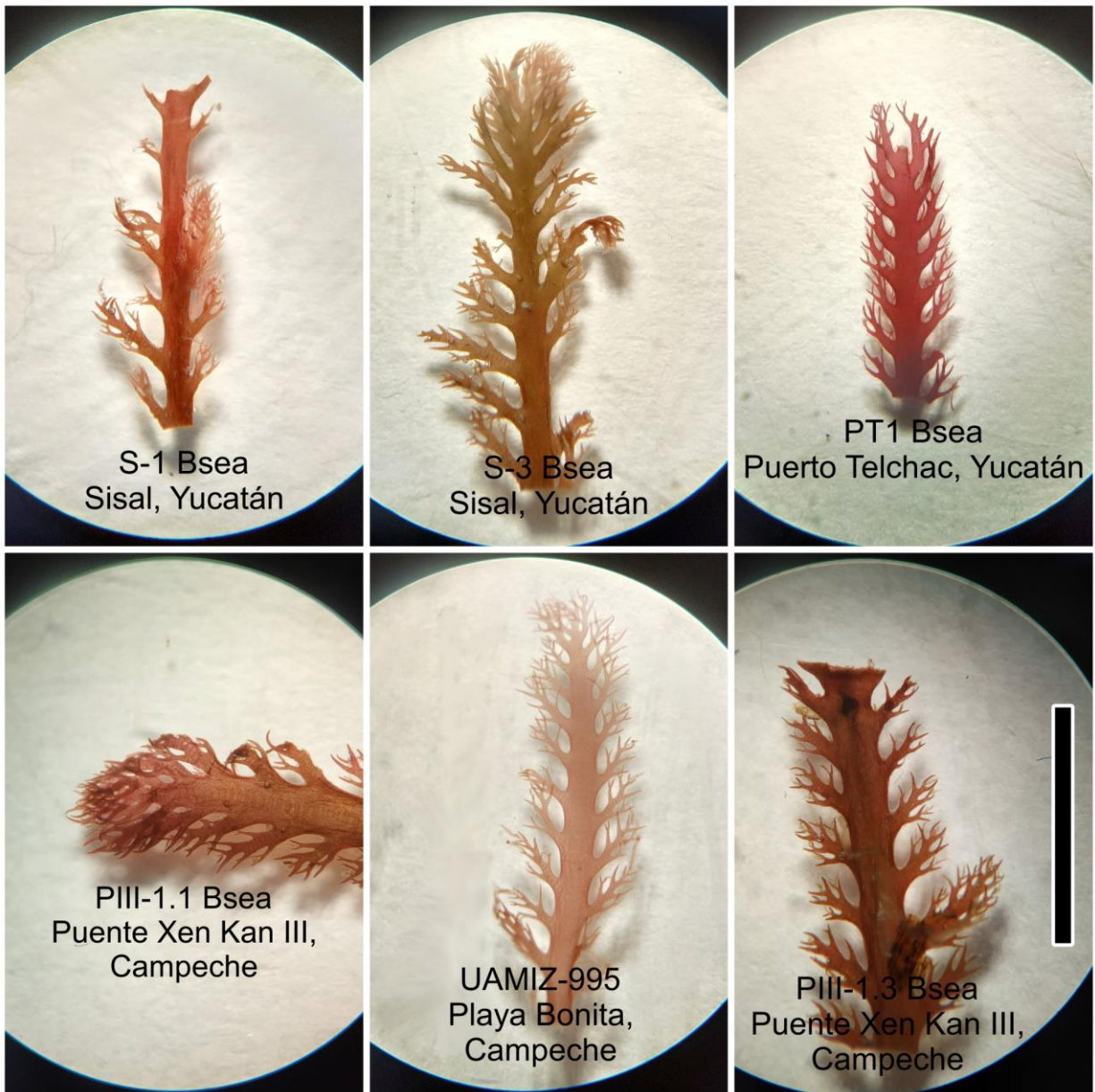


Figura 13. Observación de partes apicales de distintos talos de *Alsidium seaforthii* mediante microscopio estereoscópico. Se detalla el ejemplar de herbario y la localidad de cada individuo. Barra = 5 mm.



Figura 14. Observación de partes apicales de distintos talos de *Alsidium triquetrum* mediante microscopio estereoscópico. Se detalla el ejemplar de herbario y la localidad de cada individuo. Barra = 5 mm.

10 DISCUSIÓN

10.1 Análisis intraespecífico

10.1.1 Variación y diversidad genética

Los estimados de variación y diversidad genética mostraron valores más altos en las poblaciones de *Alsidium triquetrum* que en *A. seaforthii*, ya que se encontraron alrededor de cuatro veces más sitios segregantes ($17 > 4$), mayor número de haplotipos ($6 > 4$), mayor diversidad haplotípica ($0.18 > 0.15$) y diversidad nucleotídica ($0.002 > 0.0008$) en general, por lo que existe una mayor probabilidad de encontrar haplotipos distintos y variación a nivel de nucleótido en *A. triquetrum* que en *A. seaforthii* con la región espaciadora de Rubisco. En contraste con lo reportado por Núñez-Resendiz (2015) y Núñez-Resendiz *et al.* (2016), se detalla a la región espaciadora de Rubisco como un marcador altamente variable para el complejo *Crassiphycus corneus* / *C. usneoides* (Gracilariaceae, Rhodophyta) aunque moderado para *Meristotheca cilíndrica* / *Tepoztequiella rhizoidea* (Solieriaceae, Rhodophyta) (Palma Ortiz 2018). En general, el patrón de distribución de la diversidad genética de *A. seaforthii* y *A. triquetrum* concentra los valores más altos en las localidades de Campeche y Yucatán:

Alsidium seaforthii. La comparación de los estimados poblacionales revela que la localidad de Bahía de Tortugas (Campeche) es la que presenta mayor número de haplotipos, diversidad haplotípica y nucleotídica. Sin embargo, en tres de las cuatro localidades muestreadas de dicho estado se tienen más de dos haplotipos, mayor diversidad haplotípica y nucleotídica, por lo que el estado de Campeche podría

ser considerado un centro de diversificación para esta especie. Esto contrasta con los resultados obtenidos en dos localidades de Yucatán, en Playa Norte (Veracruz) y Sabancuy (Campeche), en las cuales se registra el mismo haplotipo ancestral único y nula diversidad, tanto haplotípica como nucleotídica.

Alsidium triquetrum. La localidad de Sisal (Yucatán) concentra la mayor cantidad de haplotipos y sitios segregantes así como los valores más elevados de diversidad haplotípica y nucleotídica. En contraste con *A. seaforthii*, todas las localidades de Campeche (además de 2 localidades de Q. Roo) revelaron nula diversidad, por tanto, son genéticamente homogéneas.

10.1.2 Estructura y diferenciación genética

Estructura genética general. El valor general de F_{ST} según Hudson, Slatkin & Maddison (1992) del análisis conjunto de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* indicó una gran diferenciación genética con un valor muy cercano a 1, lo cual resulta en una estructuración esperada en especies distintas (Wright 1978, Hartl & Clark 2007). De igual manera el valor de Φ_{PT} obtenido a través del AMOVA fue moderado-alto y estadísticamente significativo ($\Phi_{PT}=0.667$, $P>0.05$). La proporción 2:1 de los porcentajes de varianza molecular se deben a un 67% de la variación entre poblaciones, en tanto que solamente un 33% al interior de las mismas, en un nivel similar al reportado para el complejo *Crassiphycus corneus* / *C. usneoides* (Núñez-Resendiz *et al.* 2016). Esto contrasta con el análisis de la región espaciadora de Rubisco del complejo *Meristotheca cylindrica* / *Tepoztequiella rhizoidea*, ya que dicha

proporción se debe en mayor medida al porcentaje de varianza ocurrida al interior de las poblaciones (Palma-Ortiz *et al.* 2017).

Alsidium seaforthii. El valor de F_{ST} según Hudson, Slatkin & Maddison (1992) indica una diferenciación genética no significativa (Wright 1978). En adición, el valor de Φ_{PT} y los porcentajes de la varianza molecular obtenidos a través del AMOVA indican que toda la variación se explica al interior de las poblaciones de la especie, sin estructura genética.

Alsidium triquetrum. El valor de F_{ST} según Hudson, Slatkin & Maddison (1992) indica una diferenciación genética en un nivel bajo (Wright 1978). Por otra parte, el valor de Φ_{PT} indica diferenciación moderada acompañado de un mayor porcentaje de la varianza molecular al interior de las poblaciones de la especie.

Flujo génico. El número de migrantes $Nm < 1$ obtenido en el análisis entre ambas especies de *Alsidium* indica una alta estructura genética, lo cual se espera en poblaciones diferenciadas. Por otra parte, el número de migrantes $Nm > 1$ entre poblaciones de *A. seaforthii* y *A. triquetrum*, ~ 24 y ~ 4 respectivamente, indican la una alta conectividad entre las poblaciones pertenecientes a las localidades estudiadas, lo cual provoca dos efectos: 1) se contrarrestan los efectos de la deriva génica y 2) se homogeniza la variación genética entre las poblaciones (Hedrick 2011, Peakall & Smouse 2006, 2012). Empero, debe tomarse en cuenta que la estimación indirecta de Nm a través de los estimados de diferenciación, como Φ_{PT} o F_{ST} , involucra distintos supuestos del modelo de una población ideal de Wright-Fisher: tamaños poblacionales constantes, panmixia, neutralidad selectiva y ausencia de estructura genética, por lo

que debe ser interpretada cautelosamente; sin embargo, provee una aproximación sobre la magnitud del flujo génico natural en las poblaciones (Wood & Garner 2007, Palma-Ortiz 2018).

10.1.3 Prueba de Mantel

Al evaluar si existe relación entre la distancia geográfica y la diferenciación genética (reflejada en Φ_{PT}) entre los pares de poblaciones tanto de *Alsidium seaforthii* como de *A. triquetrum* a partir del análisis de la espaciadora de Rubisco, así como su naturaleza (directamente o inversamente proporcional, o sin proporcionalidad directa), la falta de significancia estadística de r_m en ambas especies indica que no existe una relación lineal entre los estimados de diferenciación genética pareada y la distancia geográfica que separa a las poblaciones de cada localidad del Atlántico mexicano, por lo que no pueden establecerse relaciones de proporcionalidad observadas en la recta de ajuste lineal. Esto es, que las poblaciones más cercanas entre sí tienden a ser más similares genéticamente por azar y probablemente existen relaciones no lineales entre la distancia geográfica y la diferenciación genética (Diniz-Filho *et al.* 2013, Palma-Ortiz 2018). Los valores de probabilidad de la prueba de Mantel tienden a ser decrecientes al incrementar el área geográfica de estudio; sin embargo, la variación y diferenciación genética encontrada en el complejo *Crassiphycus corneus* / *C. usneoides* mediante el análisis de la región espaciadora de Rubisco en distintas localidades de la Península de Yucatán y el Caribe, indican un proceso de aislamiento por distancia en el cual se describe una relación directamente proporcional entre la distancia geográfica y la distancia genética (Núñez-Resendiz 2015, Núñez-Resendiz *et al.* 2016).

10.1.4 Pruebas de neutralidad selectiva e historia demográfica

El análisis conjunto de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* indica una desviación respecto a lo esperado bajo neutralidad, con tamaños poblacionales discontinuos y el efecto de la selección natural positiva o balanceadora en la región espaciadora de Rubisco, a partir de los estimados significativos de F^* de Fu & Li (+) y F_S de Fu (-), los cuales indican una deficiencia de variantes observada en la reducción reciente de los tamaños poblacionales por efecto de un cuello de botella (Fu & Li 1973, Fu 1997). En conjunto con los estimados de diferenciación genética de ambas especies y el número efectivo de migrantes, ha habido ciertos cambios en los tamaños poblacionales a partir de la interrupción del flujo génico entre ambas (Núñez-Resendiz 2015).

En *Alsidium seaforthii*, debido a las diferencias no significativas entre θ y π , los parámetros de D de Tajima y F^* de Fu & Li arrojaron valores esperados bajo neutralidad selectiva y tamaños poblacionales en equilibrio demográfico sin variaciones significativas acordes con la hipótesis nula (Fu & Li 1973, Tajima 1989, Eguiarte *et al.* 2007).

Sin embargo, *Alsidium triquetrum*, al presentar valores negativos con significancia estadística de los tres parámetros evaluados, muestra desviaciones respecto al modelo neutro traducidas en eventos de expansión demográfica reciente, con un exceso de mutaciones y haplotipos además de una red haplotípica en forma de estrella, caso contrario que en *A. seaforthii* (Tajima 1989, Slatkin & Hudson 1991, Fu 1997, Ramírez-Soriano *et al.* 2008).

10.1.5 Análisis de haplotipos y distancia geográfica

En general, se observó una distribución simpátrica de los tres grupos genéticos, dos de ellos congruentes con *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* además de uno completamente diferenciado de ambas especies, mediante el análisis de la región espaciadora de Rubisco.

Alsidium seaforthii. Se observó el mayor número de haplotipos en las siguientes localidades de Campeche: Bahía de Tortugas (3), Punta Xen (2, uno de ellos restringido) y Puente Chenkán III (2), además de Sisal, Yucatán (2). Es en Campeche donde converge la influencia de al menos dos corrientes oceánicas, del Lazo y del Caribe, además de aporte que realizan los cuerpos de agua dulce-salobre como la Laguna de Términos, aunado a la fisiografía de la zona que dificulta el establecimiento de especies sésiles por la poca cantidad de sustrato rocoso, por lo que el litoral de Campeche se convierte en una zona con gran heterogeneidad ambiental, lo que propicia el surgimiento de presiones de selección y la variación poblacional observada, como el caso del complejo *Meristotheca cylindrica* / *Tepoztequiella rhizoidea* y *Crassiphycus corneus* / *C. usneoides* con diferencias tanto en variación genética dentro de las poblaciones como entre ellas en mayor medida (Núñez-Resendiz 2015, Núñez-Resendiz *et al.* 2016, Palma-Ortiz *et al.* 2017).

Alsidium triquetrum. La localidad cuya diversidad de haplotipos destaca sobre las demás es Sisal, Yucatán (6), la cual también cuenta con haplotipos restringidos (3). Cabe destacar la presencia del haplotipo Btri-R7 en dos de las localidades más lejanas entre sí, Playa Paraíso (Veracruz) y Xcalacoco (Quintana Roo). Tal distribución

concuerta con la monotonía haplotípica presente en las localidades restantes del Golfo de México y el Caribe, además de la distribución haplotípica presente en el complejo *Crassiphycus corneus* / *C. usneoides* (Núñez-Reséndiz *et al.* 2016). La ausencia de variación tanto genética como haplotípica se puede explicarse en términos de las condiciones ambientales del área, las cuales se describen como homogéneas en estudios de riqueza florística de Rhodophyta en el Atlántico mexicano para la región del Caribe en tanto que las condiciones más heterogéneas se presentan desde la localidad de Sisal, Yucatán, hacia distintas localidades del Golfo de México, en donde se presenta mayor diversidad de dicho grupo (Tapia-Silva *et al.* 2015).

Alsidium haplotipo Btri-R3. Restringido a la localidad de Sisal, Yucatán, es un haplotipo único en su red y con un tamaño de muestra de un individuo. Debido a la distribución haplotípica encontrada en especies de otras familias, como Solieriaceae y Graciliariaceae, se sugiere a la localidad de Sisal como una zona de ruptura genética y aislamiento reproductivo ya que es en ésta donde difieren significativamente los grupos de haplotipos encontrados en Campeche respecto del Golfo de México y del resto del Caribe, desde Sisal hasta Brasil (Núñez-Reséndiz 2015, Núñez-Reséndiz *et al.* 2016, Palma-Ortiz *et al.* 2017). En general, el litoral de Yucatán se ha catalogado como una zona de transición entre la biota algal del Golfo de México y el Caribe (Pedroche & Sentíes 2003), e incluso como un área de interés para la conservación a través de la detección de un nodo panbiogeográfico en Puerto Progreso, Yucatán, debido a su alta riqueza específica y gran diversidad tanto filogenética como geográfica (Vilchis-Alfaro 2015, Vilchis *et al.* 2018).

Los patrones de distribución haplotípica de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* (haplotipo Btri-R3 incluido) muestran una congruencia de tipo topológica (Arbeláez-Cortés 2012, Domínguez-Domínguez & Vázquez-Domínguez 2009), ya que la variación genética y haplotípica se distribuyen de manera similar a lo largo del Atlántico mexicano concentrando los valores máximos en Campeche y el noroeste de Yucatán, lo cual coincide con barreras genéticas y geográficas descritas para el complejo *Crassiphycus corneus* / *C. usneoides*, al igual que un decremento y homogenización de la variación en el resto del Golfo de México y el Caribe (Núñez-Resendiz 2015, Núñez-Resendiz *et al.* 2016). En cuanto a los procesos geológicos del área, los principales eventos que han moldeado la distribución de los haplotipos actuales de las poblaciones del género *Alsidium*, *A. seaforthii* y *A. triquetrum*, son considerados los siguientes: 1) surgimiento del istmo de Tehuantepec (ca. 50 Ma, Eoceno) y 2) emersión de la península de Yucatán (ca. 19 Ma, Mioceno) una vez que se configuró la apertura del Golfo de México (ca. 180 Ma, Jurásico) al desprenderse la península de Yucatán, aún sumergida, desde lo que actualmente son los EE. UU. desplazándose hasta su posición actual (Vilchis *et al.* 2018). Dichos eventos podrían explicar la fragmentación de las poblaciones del litoral del Atlántico a partir del surgimiento de una barrera entre las poblaciones de la cuenca del Golfo y aquellas del mar Caribe, por lo que la evolución geológica y la consecuente fragmentación del hábitat propiciaría eventos de especiación, vistos a escala microevolutiva como consecuencia del aislamiento, la deriva génica y las presiones de selección emergentes (Núñez-Resendiz 2015, Núñez-Resendiz *et al.* 2016, Vilchis *et al.* 2018). Más recientemente, hace ~3 Ma, el aislamiento de las localidades de Campeche y Yucatán fue provocado por el cierre del

istmo de Panamá, lo que cambió el patrón de corrientes de la masa de agua que ocupase dicha ubicación dando origen a la corriente del Lazo (con movimientos cíclicos) y a la corriente del Caribe (en dirección sur-norte), que a su vez ocasionó la interrupción del flujo génico entre las poblaciones del Golfo de México, la zona de Campeche-noroeste de Yucatán y el Caribe (Núñez-Resendiz 2015, Vilchis 2015).

10.1.6 Distancias genéticas

Las distancias interespecíficas de la región espaciadora de Rubisco entre *A. seaforthii* y *A. triquetrum* indican una diferenciación promedio, observada en especies de algas rojas pertenecientes a otras familias como el género *Meristotheca* J.Agardh, con un intervalo de variación mínimo de 2.8% (*M. procumbens* P. W. Gabrielson & Kraf) a un máximo de 4.4% (*Meristotheca* sp., de Taiwan), en tanto que el intervalo intraespecífico varía entre 0.2%-0.4% (Núñez-Resendiz *et al.* 2017, Palma-Ortiz 2018).

Por otra parte, la distancia de las especies mencionadas en comparación con el haplotipo BtriR-3, asignado a priori como *Alsidium triquetrum*, sugiere una entidad diferenciada a nivel de género con valores de distancia similares a aquellos reportados entre géneros de la familia Gracilariaceae en un promedio de 8.8%, con una divergencia de hasta 12.6% entre *Gracilaria chilensis* C. J. Bird, McLachlan & E. C. Oliveira y *Gracilariopsis* sp. como ejemplo (Yang *et al.* 2008). Sin embargo, debe considerarse que las regiones espaciadoras de cualquier genoma son secuencias de ADN no codificante que separan regiones codificantes y muestran niveles de polimorfismo generalmente mayores que los de estas últimas, por lo que la comparación entre las distancias de la región espaciadora de Rubisco (utilizada en el

presente trabajo para el análisis poblacional intraespecífico) y las distancias con *rbcL* (utilizado para el análisis interespecífico y filogenético) deben establecerse de manera relativa, de acuerdo con el nivel de resolución de cada gen (Chávez 2006, Hedrick 2011, Palma-Ortiz 2018).

10.2 Morfología externa

Las diferencias morfológicas externas de los ápices, en cuanto al patrón de ramificación de las ramitas ya sea por su número o forma además del grosor de los ejes terminales, son estados de carácter o intervalos de variación no contemplados en las publicaciones originales de *Alsidium seaforthii* (Turner 1808-1809, Kützing 1843; véase *Antecedentes*), de *A. triquetrum* (Gmelin 1768, Guiry & Guiry 2021; véase *Antecedentes*) ni en la literatura subsecuente de ambas especies u otras del género *Alsidium*, la cual en su mayoría son listados florísticos (Taylor 1960, Wynne 2017 Guiry & Guiry 2021; véase *Introducción*). Como ejemplo, se tiene la diagnosis de la especie recientemente descrita *Alsidium oliveiranum* (Guimarães *et al.* 2019):

Talo consistente en un basal, del cual se forman ramas erectas cilíndricas. Ramas erectas de hasta 1 mm de diámetro, con siete células pericentrales altamente corticadas cerca de los ápices. Tricoblastos vegetativos, si están presentes, escasamente desarrollados. Estructuras reproductivas formados en ramas endógenas laterales determinadas. Ramas espermatangiales formadas en tricoblastos modificados consistentes en discos delgados y planos, sin células marginales estériles. Cistocarpos globosos. Tetrasporangios acomodados en espiral, en ramas fértiles, uno por segmento.

Por otra parte, la descripción de la variación morfológica de los ápices tanto en *Alsidium seaforthii* como en *A. triquetrum*, acompañada de bajos niveles de variación y distancias genéticas en intervalos comunes de divergencia intraespecífica, permite la identificación de un fenómeno denominado plasticidad fenotípica, el cual se define como la habilidad de un genotipo para producir variantes fenotípicas como respuesta a las condiciones ambientales (Schaum & Collins 2014). Sin embargo, los niveles de plasticidad son muy inferiores en comparación a aquellos presentes en otros grupos de algas, como el caso de *Sargassum* C. Agardh y el análisis filogenético que redujo la cantidad de especies en dicho género, al agrupar 10 especies en una politomía con valores bajos de distancia genética, con la consecuente sinonimia de tales especies en *S. cf. cymosum* C. Agardh al analizar los marcadores COI-5P, ITS y *rbcL* (González-Nieto *et al.* 2020).

10.3 Análisis interespecífico

10.3.1 Análisis filogenético y distancias genéticas

La hipótesis filogenética mediante el gen *rbcL* resultó en la generación de distintos clados, uno de ellos formado por las especies de *Alsidium*, a su vez clado hermano de *Digenea*, y que en conjunto forman la tribu Alsidiae, lo cual concuerda con los resultados previos que sustentan la resurrección de ésta última (Díaz-Tapia *et al.* 2017, García-Soto & Lopez-Bautista 2018). Se observan las especies *A. seaforthii* y *A. oliveiranum* como grupo hermano de *A. triquetrum*, además de *A. corallinum* como especie basal.

Sin embargo, la hipótesis filogenética propuesta por García-Soto & López-Bautista (2018), la cual sirvió como base para la transferencia de las especies del género *Bryothamnion* en *Alsidium* por la “no monofilia” del primero, señala a *B. seaforthii* y *A. corallinum* como especies hermanas de *B. triquetrum* al considerarse solamente el gen *rbcL*, mientras que considera a *B. triquetrum* y *A. corallinum* como especies hermanas de *B. seaforthii* en el análisis concatenado. El presente análisis a través del gen *rbcL* destaca la relación monofilética entre las especies consideradas anteriormente como parte del género *Bryothamnion* así como aquellas que se han reclasificado como parte del género *Alsidium*, este último con evidencia molecular de solo cuatro de las ocho especies actualmente válidas en la taxonomía (Guimarães *et al.* 2019).

Por otra parte, la sistemática de *Alsidium* en función del gen *rbcL* coincide con la hipótesis filogenética de máxima verosimilitud presentada por Guimarães *et al.* (2019), ya que se asigna a *Alsidium oliveiranum* como grupo hermano de *A. seaforthii*, y a su vez ambas especies como grupo hermano de *A. triquetrum*, además de *A. corallinum* como la especie más basal dentro del género.

El análisis interespecífico de distancias genéticas con *rbcL* denota a los ejemplares de *Alsidium seaforthii* de Campeche y a los de *A. triquetrum* de Yucatán como los más distintos entre sí. En otro estudio de una de las especies del género, *A. oliveiranum*, el intervalo de variación entre ésta y las especies caracterizadas molecularmente (*A. seaforthii*, *A. triquetrum* y *A. corallinum*) divergen en un intervalo de $\geq 2.5\%$ con dicho marcador (Guimarães *et al.* 2019). Sin embargo, este intervalo se incrementa al

considerar el individuo Btri-R3 de Sisal, Yucatán, ya que su distancia respecto de *A. oliveiranum* es de 3.52%.

A nivel intraespecífico, los individuos de *A. triquetrum* son idénticos a excepción del haplotipo Btri-R3 de Sisal, Yucatán, el cual está diferenciado en un 0.77% y que en el análisis de la región espaciadora de Rubisco quedó completamente estructurado en otro grupo genético en la red haplotípica, además de mostrar una divergencia de 9.6% respecto de *A. seaforthii*, y a su vez un 5.6% respecto de *A. triquetrum*.

11 CONCLUSIONES

Las poblaciones de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* distribuidas en el Atlántico mexicano constituyen unidades con moderada variación nucleotídica y haplotípica, por lo tanto, sin diferenciación ni estructura genética significativa intraespecífica, a excepción de un haplotipo perteneciente a Sisal, Yucatán, completamente diferenciado de las especies mencionadas.

Los patrones filogeográficos de las especies simpátricas *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum* muestran congruencia topológica, al mostrar un patrón de distribución de haplotipos similar con mayor diversidad en Campeche y el noroeste de Yucatán, y homogéneo en Veracruz, el resto de Yucatán y Quintana Roo.

La determinación de los patrones generales de distribución haplotípica de ambas especies se debe a varios factores, tanto geológicos como oceanográficos y evolutivos: la migración y emersión de la Península de Yucatán, además del cierre de los istmos de Tehuantepec y de Panamá, lo que provocó un cambio en las corrientes marinas al surgir las corrientes del Golfo y del Lazo, que por la dirección de esta última ha aislado ciertas localidades ubicadas entre el Golfo de México y el Caribe, particularmente en Campeche y Yucatán, propiciando eventos de aislamiento reproductivo, deriva génica y presiones de selección por la heterogeneidad ambiental.

En congruencia con hipótesis filogenéticas anteriores, el género *Alsidium* es un grupo monofilético que en conjunto con el género *Digenea* conforman la tribu Alsidiae. Las distancias interespecíficas varían en un intervalo de 1.73%-4.73%, destacando el caso

del haplotipo revelado mediante el análisis poblacional, diferenciado completamente de *A. triquetrum* y *A. seaforthii* en un porcentaje mayor al 5%, en tanto que se diferencia en un 0.77% de los ejemplares de *A. triquetrum* con el marcador conservado *rbcL* utilizado en análisis interespecífico.

La variación morfológica detectada y los niveles de variación genética tanto en *A. seaforthii* como *A. triquetrum* indican un caso de plasticidad fenotípica, aunque también indicios de un proceso de especiación simpátrica en esta última reflejado en la red haplotípica y las distancias genéticas, debido al haplogrupo diferenciado Btri-R3 de Sisal, Yucatán.

12 PERSPECTIVAS

Debido a la complejidad del litoral del Atlántico mexicano en distintos niveles, entre los que destacan los aspectos geológicos, geográficos y evolutivos, es interesante el estudio de los patrones de variación en especies de distintas familias de algas, los cuales permiten la ubicación de localidades que coinciden con barreras al flujo génico pues favorecen la diversidad al aislar o interrumpir el flujo génico en el área de distribución del grupo estudiado, provocando procesos de especiación.

El incremento en el área de estudio es un área de oportunidad tanto para la filogeografía como la sistemática de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*, ya que al ser reportada su presencia desde Brasil hasta la Florida, se podrían modificar los patrones de distribución de haplotipos e incluso la detección de entidades específicas no

descritas, como lo ocurrido con el caso de *Alsidium oliveiranum* en Brasil recientemente.

Por otra parte, es necesario el análisis de marcadores moleculares de distintos genomas, con niveles de resolución intra e interespecífico que permitan detectar estimados poblacionales de diversidad y estructura genética, así como divergencia interespecífica, lo que posteriormente permita contrastar las hipótesis filogenéticas y las redes de distribución de haplotipos de *Alsidium seaforthii* y *A. triquetrum*, así como de los eventos demográficos ocurridos en el pasado reciente que han modificado la dinámica poblacional de dichas especies hasta la actualidad. En concreto, los marcadores mitocondriales que ofrecen niveles de diversidad genética susceptibles de comparación entre diversos grupos de rodofitas son COI-5P y la región espaciadora de *cox2-3*, por lo que se exhorta la continuación del presente trabajo incluyendo su utilización.

Las localidades de Campeche y el noroeste de Yucatán ofrecen un interesante panorama respecto a los procesos filogeográficos que ocurren a lo largo del litoral del Atlántico mexicano, por lo que las especies de rodofitas cuya distribución abarca dicha área pueden ser estudiadas desde la óptica intraespecífica e interespecífica. En conjunto con los análisis biogeográficos, pueden definirse áreas prioritarias para la conservación por la gran cantidad de diversidad de macroalgas presentes.

El género *Alsidium*, en particular, es objeto de interés de la Sistemática ya que se ha registrado una de sus especies en el litoral del Pacífico, *A. pacificum*, aunque sin mayor

información asociada más allá de su laxa descripción morfológica, por lo cual también se puede abordar su estudio desde un enfoque filogeográfico y filogenético conjunto.

En cuanto a la variación morfológica hace falta el estudio tanto de la variación morfológica externa, reflejada aquí como la existencia de variantes a nivel apical, así como la variación anatómica interna, con los análisis estadísticos y morfométricos respectivos que permitan una mejor descripción y caracterización de las especies de *Alsidium* y, en general, de cualquier especie de Rhodophyta.

Finalmente, se podría complementar el estudio del área con un análisis de las variables ambientales climáticas y oceanográficas a las cuales están sujetas las poblaciones, tales como la temperatura, la salinidad y el pH, que permitan la detección puntual de las posibles presiones de selección imperantes en las localidades, el papel evolutivo de las variantes originadas por la plasticidad fenotípica, y cuál es la respuesta que ofrecen los haplotipos en un ambiente que también se encuentra en constante variación debido al cambio climático global.

13 REFERENCIAS

Arbeláez-Cortés, E. 2012 Filogeografía comparada: conceptos, métodos y patrones generales en aves neotropicales. *Acta Biológica Colombiana* 17(1): 19-38.

Agra Cavalcante-Silva, L. H., C. Barbosa, M. Vital de Araújo, J. M. Barbosa-Filho, D. Pereira de Lira, B. V. de Oliveira, G. E. de Miranda & M. S. Alexandre-Moreira. 2012. Antinociceptive and Anti-Inflammatory Activities of Crude Methanolic Extract of Red Alga *Bryothamnion triquetrum*. *Marine Drugs* 10 (9): 1977–1992. DOI: 10.3390/md10091977

Altschul, S. F., W. Gish, W. Miller, E. W. Myers & D. J. Lipman. 1990. Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology* 215:403-410. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)

Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA. Folio variado.

Brodie, J. & J. Lewis. 2007. *Unravelling the algae: the past, present, and future of algal systematics*. CRC Press. Boca Raton, FL. Folio variado.

Casillas, S. & A. Barbadilla. 2017. Molecular Population Genetics. *Genetics* 205: 1003-1035. DOI: 10.1534/genetics.116.196493

Chávez, N. 2006. *Glosario de Biotecnología*. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes, Ags. 88 p.

Clement, M., D. Posada & K. A. Crandall. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657–1659. DOI:10.1046/j.1365-294x.2000.01020.x

Crandall, K. A. & A. R. Templeton. 1993. Empirical Tests of Some Predictions From Coalescent Theory With Applications to Intraspecific Phylogeny Reconstruction. *Genetics* 134:959-969.

Darriba. D, G. L. Taboada, R. Doallo & D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9 (8): 772. DOI: 10.1038/nmeth.2109

Díaz-Tapia, P., C. A. Maggs, J. A. West & H. Verbruggen. 2017. Analysis of chloroplast genomes and a supermatrix inform reclassification of the Rhodomelaceae (Rhodophyta). *Journal of Phycology* 53 (5): 920-937. DOI: <https://doi.org/10.1111/jpy.12553>

Diniz-Filho, J., T. Soares, J. Lima, R. Dobrovolski, V. Landeiro, M. Pires de Campos, T. Rangel & L. Bini. 2013. Mantel test in population genetics. *Genetics and Molecular Biology* 36: 475-485.

Domínguez-Domínguez, O. & E. Vázquez-Domínguez. 2009. Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. *Animal Biodiversity and Conservation* 32: 59-70.

Dupanloup, I., S. Schneider, L. Excoffier. 2002. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology* 11(12): 2571-81.

Eguiarte, L. E., V. Souza & X. Aguirre. 2007. *Ecología molecular*. Instituto Nacional de Ecología. Ciudad de México, CDMX. Folio variado.

Excoffier, L., P. E. Smouse & J. M. Quattro. 1992. Analysis of Molecular Variance Inferred From Metric Distances Among DNA Haplotypes: Application to Human Mitochondrial DNA Restriction Data. *Genetics* 131: 479-491.

Flanagan, N. S, R. Peakall, M. A. Clements & J. T. Otero. 2006. Conservation of taxonomically difficult species: the case of the Australian orchid, *Microtis angusii*. *Conservation Genetics* 7:847–859. DOI: 10.1007/s10592-006-9119-8

Freshwater, D. W. & J. Rueness. 1994. Phylogenetic relationships of some European *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) species based on *rbcL* nucleotide sequence analysis. *Phycologia* 33 (3):187-194.

Fu, Y. X. 1997. Statistical Tests of Neutrality of Mutations Against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection. *Genetics* 147: 915–925.

Fu, Y. X. & W. H. Li. 1993. Statistical Tests of Neutrality of Mutations. *Genetics* 133: 693-709.

García-Soto, G., & J. Lopez-Bautista. 2018. Taxonomic notes on the genus *Alsidium* C. Agardh, including the merging of *Bryothamnion* Kützing (Rhodomelaceae). *Algae* 33 (3): 215-229. DOI: doi.org/10.4490/algae.2018.33.6.25

Gmelin, S.G. 1768. *Historia fucorum*. pp. [i-xii], [i]-239, [i]-6 expl. tab., 35 pls [1A, 1B, 1IA, 1IB, 1III-1XXXIII]. Petropoli [St. Petersburg]: Ex typographia Academiae scientiarum.

Goff, L. J., D. A. Moon & A. W. Coleman. 1994. Molecular delineation of species and species relationships in the red algal agarophytes *Gracilariopsis* and *Gracilaria* (Gracilariales). *Journal of Phycology* 30: 521-537. DOI: 10.1111/j.0022-3646.1994.00521.x

González-Nieto, D., M. C. Oliveira, M. L. Núñez-Resendiz, K. Dreckmann, L. E. Mateo-Cid & A. Senties. 2020. Molecular assessment of the genus *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from the Mexican coasts of the Gulf of Mexico and Caribbean, with the description of *S. xochitlae* sp. nov. *Phytotaxa* 461 (4): 254–274. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.461.4.3>

Graur, D. & W. Li. 2000. *Fundamentals of Molecular Evolution*. Second Edition. Sinauer Associates Inc., Publishers. Sunderland, MASS. 481 p.

Guindon, S. & O. Gascuel. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood. *Systematic Biology* 52: 696-704. DOI: 10.1080/10635150390235520

Guimarães, S., L. Pereira, M. Toyota, P. Díaz-Tapia. 2019. *Alsidium oliveiranum* sp. nov. (Rhodomelaceae, Rhodophyta), an overlooked species from the southwestern Atlantic based on morphology and DNA sequence data. *Algae* 34 (3): 187-198. DOI: <https://doi.org/10.4490/algae.2019.34.8.26>

Guiry, M. D. & G. M. Guiry. 2021. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. Retrieved from: <http://www.algaebase.org> (October 10th 2020).

Hall, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium* 41: 95–98.

Hamilton, M. B. 2009. *Population Genetics*. Wiley-Blackwell. Oxford, Ofe. Folio variado.

Hartl, D. L. & A. G. Clark. 2007. *Principles of Population Genetics*. 4th Edition. Sinauer Associates. Sunderland, MASS. Folio variado.

Hedrick, P. 2011. *Genetics of populations*. 4th Edition. Jones & Bartlett Publishers. Sudbury, MASS. Folio variado.

Hudson, R. R., M. Slatkin & W. P. Maddison. 1992. Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data. *Genetics* 132:583-589.

Kartavtsev, Y. 2015. *Molecular Evolution and Population Genetics for Marine Biologists*. CRC Press. Boca Raton, FL. Folio variado.

Kimura, M. 1968. Evolutionary Rate at the Molecular Level. *Nature* 217: 624–626. DOI: DOI:10.1038/217624a0

Kumar, S., Stecher G., Li M., Knyaz C. & Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35:1547-1549. DOI: 10.1093/molbev/msy096

Kützing, F.T. 1843. *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. Mit 80 farbig gedruckten Tafeln, gezeichnet und gravirt vom Verfasser*. pp. [part 1]: [i]-xxxii, [1]-142, [part 2:] 143-458, 1, err.], pls 1-80. Leipzig: F.A. Brockhaus.

Lara-Lara, J. R., V. Arenas, C. Bazán, V. Díaz, E. Escobar, M. García, G. Gaxiola, G. Robles, R. Sosa, L. A. Soto, M. Tapia & J. E. Valdez-Holguín. 2008. Los ecosistemas marinos. *In: CONABIO. Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, pp 135-159.

Leliaert, F., H. Verbruggen, P. Vanormelingen, F. Steen, J. M. López-Bautista, G. C. Zuccarello & O. De Clerk. 2014. DNA-based species delimitation in algae. *European Journal of Phycology* 49 (2): 179-196. DOI: <https://doi.org/10.1080/09670262.2014.904524>

Librado, P. & J. Rozas. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>

Li, W. H. 1997. *Molecular Evolution*. Sinauer Publishers, MASS. Folio variado.

Maggs, C. A., S. E. Douglas, J. Fenety & C. J. Bird. 1992. A molecular and morphological analysis of the *Gymnogongrus devoniensis* (Rhodophyta) complex in the North Atlantic. *Journal of Phycology* 28: 214-232. DOI: 10.1111/j.0022-3646.1992.00214.x

Meirmans, P. 2012. AMOVA-Based Clustering of Population Genetic Data. *Journal of Heredity* 103 (5): 744–750. DOI: <https://doi.org/10.1093/jhered/ess047>

Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209–220.

Milne I., F. Wright, G. Rowe, D. Marshal, D. Husmeier & G. McGuire. 2004. TOPALi: Software for Automatic Identification of Recombinant Sequences within DNA Multiple Alignments. *Bioinformatics* 20 (11): 1806-1807. DOI: 10.1093/bioinformatics/bth155

Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press. Columbia, NY. Folio variado.

Nei, M. & W. H. Li. 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. DOI: 10.1073/pnas.76.10.5269

Nei, M. & F. Tajima. 1981. DNA Polymorphism Detectable by Restriction Endonucleases. *Genetics* 97: 145-163.

Núñez-Resendiz, M. L. 2015. Variación genética de las poblaciones de *Hydropuntia cornea* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas del Golfo de México y el Caribe mexicano. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, UAM, México. 163 p.

Núñez-Resendiz, M. L., G. C. Zuccarello, K. M. Dreckmann & A. Senties. 2016. Phylogeography of *Hydropuntia cornea*/*H. usneoides* complex (Gracilariales, Rhodophyta) in the Yucatan Peninsula. *Phycologia* 55: 522-531.

Núñez-Resendiz, M. L., K. M. Dreckmann & A. Senties. 2017. *Meristotheca cylindrica* sp. nov. (Solieriaceae, Rhodophyta) from the southern Gulf of Mexico. *Phycologia* 56 (4): 423-429. DOI: <http://dx.doi.org/10.2216/16-116.1>

Ortega, M., J. Godínez-Ortega & G. Garduño. 2001. *Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe*. Cuadernos del IBUNAM no. 34. UNAM, CONABIO.

Ortíz-Pérez, M. A, & G. de la Lanza-Espino. 2006. *Diferenciación del espacio costero de México, un inventario regional*. Instituto de Geografía, UNAM. Coyoacán, CDMX. Folio variado.

Palma-Ortiz, C. A., K. M. Dreckmann, M. L. Núñez-Resendiz & A. Senties. 2017. Variación genética en *Meristotheca cylindrica* (Solieriaceae, Rhodophyta) en Campeche, México. *Hidrobiológica* 27: 315-326.

Palma-Ortiz, C. A. 2018. Diversidad genética y patrones de distribución haplotípica de las poblaciones de *Meristotheca cylindrica* (Solieriaceae, Rhodophyta) del litoral de Campeche, México. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 123 p.

Pareek, M., A. Mishra & B. Jha. 2010. Molecular phylogeny of *Gracilaria* species inferred from molecular markers belonging to three different genomes. *Journal of Phycology* 46 (6): 1322-1328. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2010.00903.x

Peakall, R. & P. E. Smouse. 2012. GenAEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics* 28: 2537-2539. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts460

Peakall, R., P. E. Smouse & D.R. Huff. 1995. Evolutionary implications of allozyme and RAPD variation in diploid populations of dioecious buffalograss *Buchloë dactyloides*. *Molecular Ecology* 4: 135-148. DOI:10.1111/j.1365-294X.1995.tb00203.x

Pedroche, F. F. & A. Senties. 2003. Ficología marina mexicana. Diversidad y problemática actual. *Hidrobiológica* 13: 23-32.

Pinto, V., H. Debray, D. Dus, E. H. Teixeira, T. Maia de Oliveira, V. Alves, A. H. Teixeira, G. C. Filho, C. S. Nagano, K. S. Nascimento, A. H. Sampaio & B. S. Cavada. 2009. Lectins from the Red Marine Algal Species *Bryothamnion seaforthii* and *Bryothamnion triquetrum* as Tools to Differentiate Human Colon Carcinoma Cells. *Advances in Pharmacological Sciences* :1-6.

Ramírez-Soriano, A., S. E. Ramos-Onsins, J. Rozas, F. Calafell & A. Navarro. 2008. Statistical Power Analysis of Neutrality Tests Under Demographic Expansions, Contractions and Bottlenecks With Recombination. *Genetics* 179: 555-567. DOI: 10.1534/genetics.107.083006

Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, & J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* 61 (3): 539-542. DOI: 10.1093/sysbio/sys029

Senties, A., & K. M. Dreckmann. 2014. Biodiversidad de las macroalgas marinas de la familia Rhodomelaceae (Rhodophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* Supl. 85: S62-S68. DOI: 10.7550/rmb.40713

Schaum, C. E. & S. Collins. 2014. Plasticity predicts evolution in a marine alga. *Proceedings of the Royal Society B.* 281: 20141486. DOI: <http://doi.org/10.1098/rspb.2014.1486>

Slatkin, M. & R. R. Hudson. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* 129: 555-562.

Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30: 1312-1313. DOI: doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033

Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123:585-595.

Tajima, F. 1993. Statistical analysis of DNA polymorphism. *The Japanese Journal of Genetics* 68: 567-595.

Tan, J., P. E. Lim, S. M. Phang, D D. Hong, H. Sunarpi & A. Q. Hurtado. 2012. Assessment of Four Molecular Markers as Potential DNA Barcodes for Red Algae *Kappaphycus* Doty and *Eucheuma* J. Agardh (Solieriaceae, Rhodophyta). *PLoS ONE* 7 (12): e52905. DOI:10.1371/journal.pone.0052905

Tapia-Silva F.O., O. E. Hernández-Cervantes, M. I. Vilchis-Alfaro, A. Senties & K. M. Dreckmann. 2015. Mapping of algae richness using spatial data interpolation. *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences* 40(7/3): 1005-1008.

Taylor, W. R. 1960. *Marine algae of the Eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. Volume 21 of University of Michigan studies: Scientific series*. University of Michigan Press. USA. pp 586-588.

Templeton, A. R., K. A. Crandall & C. F. Sing. 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.

Thompson, J. D., D. G. Higgins & T. J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22: 4673–4680.

Turner, D. (1808-1809 '1809'). *Fuci sive plantarum fucorum generi a botanicis ascriptarum icones descriptiones et historia. Fuci, or coloured figures and descriptions of the plants referred by botanists to the genus Fucus*. Vol. II pp. [i], [1]-164, [1-2], pls 72-134 (col. copp. W.J. Hooker). Londini [London]: typis J. M'Creery, impensis J. et A. Arch.

Vidal, A., A. Fallarero, E. Silva de Andrade-Wartha, A. Mara de Oliveira e Silva, A. de Lima, R. Pavan, P. Vuorela, J. Mancini-Filho. 2006. Composición química y actividad antioxidante del alga marina roja *Bryothamnion triquetrum* (S.G.Gmelin) Howe. *Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences* 42 (4): 589-600.

Vilchis, M.I. 2015. Biogeografía de las grandes macroalgas en el Golfo de México y Caribe mexicano. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. CDMX, México. 104 p.

Vilchis, M. A., K. M. Dreckmann, E. A. García-Trejo, O. E. Hernández & A. Sentíes. 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: 183-192. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.1.2226>

Watterson, G. A. 1975. On the number of segregating sites in genetical models without recombination. *Theoretical Population Biology* 7: 256-276. DOI: [doi.org/10.1016/0040-5809\(75\)90020-9](https://doi.org/10.1016/0040-5809(75)90020-9)

Wood, A. R. & J. P. Gardner. 2007. Small spatial scale population genetic structure in two limpet species endemic to the Kermadec Islands, New Zealand. *Marine Ecology Progress Series* 349: 159-170. DOI: [10.3354/meps07110](https://doi.org/10.3354/meps07110)

Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15: 323-354. DOI: [10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x)

Wright, S. 1978. *Evolution and the Genetics of Populations: A Treatise. Vol. 4: Variability within and among natural populations*. University of Chicago Press. Chicago, IL. Folio variado.

Wynne M.J. 2017. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical Western Atlantic: fourth revision. *Nova Hedwigia Beiheft* 145: 1-202.

Yang, E. C., M. S. Kim, P. J. Geraldino, D. Sahoo, J. A. Shin & S. M. Boo. 2008. Mitochondrial *cox1* and plastid *rbcL* genes of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariaceae, Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology* 20: 161-168. DOI: 10.1007/s10811-007-9201-8

Yow, Y. Y., P. E. Lim & S. M. Phang. 2011. Genetic diversity of *Gracilaria changii* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from west coast, Peninsular Malaysia based on mitochondrial *cox1* gene analysis. *Journal of Applied Phycology* 23: 219-226. DOI: 10.1007/s10811-010-9535-5

Zuccarello, G. C., G. Burger, J. A. West & R. J. King. 1999a. A mitochondrial marker for red algal intraspecific relationships. *Molecular Ecology* 8: 1443–1447. DOI: 10.1046/j.1365-294x.1999.00710.x

Zuccarello, G., J. A. West, M. Kamiya & R. J. King. 1999b. A rapid method to score plastid haplotypes in red seaweeds and its use in determining parental inheritance of plastids in the red alga *Bostrychia* (Ceramiales). *Hydrobiologia* 401: 207–214.

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

14 ANEXOS

14.1 TABLAS

Anexo 1. Ejemplares de *Alsidium seaforthii* considerados para el estudio poblacional intraespecífico mediante la región espaciadora de Rubisco. Se señala la clave de laboratorio empleada, la localidad, el estado y el haplotipo resultante en la red haplotípica mediante máxima parsimonia. Se destacan en morado los ejemplares representantes de cada haplotipo, los cuales sirvieron como base para el estudio interespecífico mediante rbcl.

Clave de laboratorio	Localidad	Estado	Haplotipo Srbc
1	Sisal	Yucatán	Bsea-R1
2	Sisal	Yucatán	Bsea-R1
3	Sisal	Yucatán	Bsea-R1
4	Sisal	Yucatán	Bsea-R1
5 BseaR2	Sisal	Yucatán	Bsea-R2
6	Sisal	Yucatán	Bsea-R1
7	Sisal	Yucatán	Bsea-R1
8	Sisal	Yucatán	Bsea-R1
9	Puerto Telchac	Yucatán	Bsea-R1
10	Puerto Telchac	Yucatán	Bsea-R1
11	Puerto Telchac	Yucatán	Bsea-R1
12	Puerto Telchac	Yucatán	Bsea-R1
13	Puerto Telchac	Yucatán	Bsea-R1
15	Puerto Telchac	Yucatán	Bsea-R1
16	Puerto Telchac	Yucatán	Bsea-R1
17	Puerto Progreso	Yucatán	Bsea-R1
18	Puerto Progreso	Yucatán	Bsea-R1
19	Puerto Progreso	Yucatán	Bsea-R1
20	Puerto Progreso	Yucatán	Bsea-R1
21	Puerto Progreso	Yucatán	Bsea-R1
22	Puerto Progreso	Yucatán	Bsea-R1
23	Puerto Progreso	Yucatán	Bsea-R1
24	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
25 BseaR3	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R3
26	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
27	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1

28	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
29	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
30	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
31	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
32	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
33	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
34	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
35	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
36	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
37	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
38	Puente Chenkán III	Campeche	Bsea-R1
39	Sabancuy	Campeche	Bsea-R1
40	Sabancuy	Campeche	Bsea-R1
41	Sabancuy	Campeche	Bsea-R1
42	Sabancuy	Campeche	Bsea-R1
43	Sabancuy	Campeche	Bsea-R1
44	Sabancuy	Campeche	Bsea-R1
45	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R1
46	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R1
47	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R1
48	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R1
49	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R2
50	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R1
51	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R3
52	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R1
53	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R1
54	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R3
55	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R1
56	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R1
57	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R1
58	Bahía de Tortugas	Campeche	Bsea-R1
59	Punta Xen	Campeche	Bsea-R1
60	Punta Xen	Campeche	Bsea-R1
61 BseaR4	Punta Xen	Campeche	Bsea-R4

62	Punta Xen	Campeche	Bsea-R1
63	Punta Xen	Campeche	Bsea-R1
64	Punta Xen	Campeche	Bsea-R1
65	Punta Xen	Campeche	Bsea-R1
66	Punta Xen	Campeche	Bsea-R1
67	Punta Xen	Campeche	Bsea-R1
68 BseaR1	Punta Xen	Campeche	Bsea-R1
241	Playa Paraíso	Veracruz	Bsea-R1
242	Playa Paraíso	Veracruz	Bsea-R1
245	Playa Paraíso	Veracruz	Bsea-R1
246	Playa Paraíso	Veracruz	Bsea-R1
249	Playa Paraíso	Veracruz	Bsea-R1
250	Playa Paraíso	Veracruz	Bsea-R1

Anexo 2. Ejemplares de *Alsidium triquetrum* considerados para el estudio poblacional intraespecífico mediante la región espaciadora de Rubisco. Se señala la clave de laboratorio empleada, la localidad, el estado y el haplotipo resultante en la red haplotípica mediante máxima parsimonia. Se destacan en morado los ejemplares representantes de cada haplotipo, los cuales sirvieron como base para el estudio interespecífico mediante rbcl.

Laboratorio (Clave)	Localidad	Estado	Haplotipo Srbc
201 BtriR1	Sisal	Yucatán	Btri-R1
202 BtriR2	Sisal	Yucatán	Btri-R2
203 BtriR5	Sisal	Yucatán	Btri-R5
204	Sisal	Yucatán	Btri-R2
205 BtriR3	Sisal	Yucatán	Btri-R3
206	Sisal	Yucatán	Btri-R2
207	Sisal	Yucatán	Btri-R2
208	Sisal	Yucatán	Btri-R2
209 BtriR4	Sisal	Yucatán	Btri-R4
210 BtriR6	Sisal	Yucatán	Btri-R6
211	Puente Chenkán III	Campeche	Btri-R2
212	Puente Chenkán III	Campeche	Btri-R2
213	Puente Chenkán III	Campeche	Btri-R2
214	Puente Chenkán III	Campeche	Btri-R2

216	Puente Chenkán III	Campeche	Btri-R2
218	Bahía de Tortugas	Campeche	Btri-R2
220	Bahía de Tortugas	Campeche	Btri-R2
221	Punta Xen	Campeche	Btri-R2
222	Punta Xen	Campeche	Btri-R2
223	Punta Xen	Campeche	Btri-R2
225	Punta Xen	Campeche	Btri-R2
226	Punta Xen	Campeche	Btri-R2
227	Punta Esmeralda	Quintana Roo	Btri-R2
228	Punta Esmeralda	Quintana Roo	Btri-R2
229	Punta Esmeralda	Quintana Roo	Btri-R2
230	Punta Esmeralda	Quintana Roo	Btri-R2
231	Punta Esmeralda	Quintana Roo	Btri-R2
232	Punta Esmeralda	Quintana Roo	Btri-R2
233	Punta Esmeralda	Quintana Roo	Btri-R2
234	Punta Esmeralda	Quintana Roo	Btri-R2
235	Punta Esmeralda	Quintana Roo	Btri-R2
236	Punta Esmeralda	Quintana Roo	Btri-R2
237	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
238	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
239	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
240	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
243	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
244	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
247	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
248	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
252	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
253	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
254	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
255 BtriR7	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R7
256	Playa Paraíso	Veracruz	Btri-R2
257	Xcalacoco	Quintana Roo	Btri-R2
258	Xcalacoco	Quintana Roo	Btri-R2

259	Xcalacoco	Quintana Roo	Btri-R2
261	Xcalacoco	Quintana Roo	Btri-R7
262	Xcalacoco	Quintana Roo	Btri-R2
264	Xcalacoco	Quintana Roo	Btri-R2
265	Xcalacoco	Quintana Roo	Btri-R2
266	Xcalacoco	Quintana Roo	Btri-R2
69	Tulum	Quintana Roo	Btri-R2
70	Tulum	Quintana Roo	Btri-R2
71	Tulum	Quintana Roo	Btri-R2
72	Tulum	Quintana Roo	Btri-R2
73	Tulum	Quintana Roo	Btri-R2
74	Tulum	Quintana Roo	Btri-R2
75	Tulum	Quintana Roo	Btri-R2
76	Tulum	Quintana Roo	Btri-R2
77	Tulum	Quintana Roo	Btri-R2
78	Tulum	Quintana Roo	Btri-R2
79	Playa Norte, IM	Quintana Roo	Btri-R2

Anexo 3. Especies consideradas para el análisis interespecífico mediante rbcl. Se detalla la especie y el voucher (en caso de tenerlo) además de la localidad, el número de acceso registrado en Genbank y la longitud de la secuencia. Se consideraron las especies con registro molecular del género *Alsidium*, el género *Digenea*, especies de la familia Rhodomelaceae y el grupo externo (*Bostrychia*).
NE=localidad no especificada.

Espece	Localidad	Número de acceso Genbank	Longitud (pb)
<i>Alsidium corallinum</i> voucher AC061	España, Canarias	MH204652.1	1296
<i>Alsidium oliveiranum</i>	Brasil	MN165085	1343
<i>Alsidium seaforthii</i> voucher G001	Venezuela: Falcon, Cabo San Roman	MH204653.1	1414
<i>Alsidium triquetrum</i> voucher G0018	Venezuela: Falcon, Playa Buchuacos	MH204654.1	1179
<i>Alsidium triquetrum</i> voucher NCU-A-0002463	EE. UU.: Florida, West Summerland Key	MH204655.1	722

<i>Alsidium seaforthii</i> voucher 644065	Barbados: Saint John, Bath	MH204656.1	710
<i>Alsidium seaforthii</i> voucher FK008	USA: Florida, Fort Pierce	MH204657.1	1401
<i>Bryothamnion triquetrum</i> isolate NR347	NE	MF094041.1	657
<i>Alsidium corallinum</i> isolate PD2013	NE	MF094034.1	1301
<i>Digenea mexicana</i> voucher CNU080663	México: Playa Xcalococo, Quintana Roo	MH514862.1	1270
<i>Digenea rafaellii</i> voucher CNU037775	México: Bahía de Kino, Las Cruces, Sonora	MH514867.1	1220
<i>Digenea arenahauriens</i> voucher BDA0503	Bermudas: Spanish Point	MG648068.1	1358
<i>Digenea</i> sp. voucher CNU037719	Japón: Sesoko Island, Okinawa	MH514872.1	1270
<i>Digenea rafaellii</i> voucher CNU058291	México: Cabo San Lucas, La Paz, Baja California Sur	MH514871.1	1220
<i>Digenea rafaellii</i> voucher CNU058249	México: Conquista Agraria, Baja California Sur	MH514870.1	1220
<i>Digenea rafaellii</i> voucher CNU037776	México: Las Conchas, Puerto Peñasco, Sonora	MH514869.1	1220
<i>Digenea mexicana</i> voucher CNU080668	México: Playa Xcalococo, Quintana Roo	MH514866.1	1270
<i>Digenea mexicana</i> voucher CNU080664	México: Playa Xcalococo, Quintana Roo	MH514863.1	1270
<i>Digenea</i> sp. 1 GGS-2019 voucher UA0157	EE. UU.: Florida, Lake Surprise	MH388558.1	1198
<i>Digenea</i> sp. 2 GGS-2019 voucher UA0156	México: Algodones Beach	MH388557.1	1361
<i>Digenea</i> sp. 1 GGS-2019 voucher 525160	Bahamas: Andros, Lovehill Sound	MH388554.1	1361
<i>Digenea</i> sp. 1 GGS-2019 voucher UA0132	EE. UU.: Alabama, Boggy Point	MH388553.1	1361
<i>Digenea arenahauriens</i> voucher UA0077	Brasil: Porto Seguro, Recife de Fora	MH388550.1	1361
<i>Digenea</i> sp. 1 GGS-2019 voucher UTEX-LB2203	EE. UU.: Texas, Port Isabel, UTEX Culture Collection	MH388549.1	1361
<i>Digenea simplex</i> voucher 120411	Grecia: Saronikos, Gourkolimano, supralitoral	MH388507.1	1088

<i>Acanthophora</i> sp. isolate PD1564	NE	MF094033.1	1410
<i>Acanthophora spicifera</i> voucher AC192	EE. UU.: HI, Kihei, Maui	GQ252538.1	1460
<i>Cladhymenia coronata</i> isolate A64	Nueva Zelanda: Horseshoe Bay, Stewart Island	MF319152.1	537
<i>Chondria littoralis</i> isolate ce102	EE. UU.: Duke University Marine Station, Beaufort, NC	KF672853.1	1448
<i>Chondria decipiens</i> isolate ce121	EE. UU.: Point Loma Nazarene Univ., San Diego, CA	KF672855.1	1447
<i>Chondria baileyana</i> voucher GWS011658	Canadá: Prince Edward Island, Pownal, East of Charlottetown	KU564500.1	1363
<i>Coeloclonium umbellatum</i> isolate PD1606	NE	MF094052.1	1041
<i>Coeloclonium</i> sp. voucher UA0240	Australia: South Australia, Port MacDonnell	MH388575.1	1361
<i>Palisada perforata</i> voucher HRJ 10840	Brasil: Rio de Janeiro, Parati, Praia Vermelha	EU256331.1	1467
<i>Palisada papillosa</i> voucher HRJ 10838	Brasil: Rio de Janeiro, Rio das Ostras, Areias Negras	EU256326.1	1467
<i>Palisada flagellifera</i> voucher SP399.864	NE	GU330221.1	1467
<i>Osmundea pinnatifida</i> voucher MMS0059	Portugal: Madeira, Madeira, Porto da Cruz	KU566560.1	1411
<i>Osmundea osmunda</i> voucher PC0146009	NE	FJ785318.1	1557
<i>Osmundea truncata</i> voucher TFCPHYC14710	España: Tenerife, Playa Paraiso	JF781515.1	1467
<i>Bostrychia mixta</i> voucher Nightingale 2010 068	Saint Helena: Nightingale, Seal Pool & nearby	MK185794.1	1331
<i>Bostrychia tenella</i> isolate 3181	American Samoa: Tutuila	AY920836.1	1236

14.2 MATRICES EMPLEADAS

14.2.1 *Alsidium seaforthii*, espaciadora de Rubisco

>1SrbcbseaSISYuc

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>2SrbcbseaSISYuc

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>3SrbcbseaSISYuc

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>4SrbcbseaSISYuc

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>5SrbcbseaSISYuc

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTTGG

>6SrbcbseaSISYuc

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>7SrbcbseaSISYuc

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>8SrbcbseaSISYuc

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>9SrbcbseaPuTeYUC

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>245SrbcbTriPParVER

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACATG

>246SrbcbTriPParVER

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACATG

>249SrbcbTriPParVER

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACATG

>250SrbcbTriPParVER

GGAAACTCCAACGGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTATAAAAAATTTAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ACAAACTAAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGAACAAATTAAGAAACAACCTTGAATACGCTATCCAAAATAATTGGGCTGTTAATATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACATG

14.2.2 *Alsidium triquetrum*, espaciadora de Rubisco

>201SrbcbTriSISYuc

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAAGGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACATG

>202SrbcbTriSISYuc

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACATG

>204SrbcbTriSISYuc

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACATG

>203SrbcbTriSISYuc

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACATG-

>205SrbcbTriSISYuc

TTTTTTGGCACC GGTTGGGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACATG

>206SrbcbTriSISYuc

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTCTTTCTACCAGACTTAACTG

ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>72SrbcbseaTULUMQRoo

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTTCCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>73SrbcbseaTULUMQRoo

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTTCCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>74SrbcbseaTULUMQRoo

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTTCCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>75SrbcbseaTULUMQRoo

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTTCCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>76SrbcbseaTULUMQRoo

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTTCCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>77SrbcbseaTULUMQRoo

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTTCCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>78SrbcbseaTULUMQRoo

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTTCCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

>79SrbcbseaPNorIMQRoo

GGAAACTCCAACAGCTAATGTTTAAATCAACAAAATTACAAGAATATAAAGTATTTTAGTTAAATCTTCTTTACACTTAAAGAAT
ATAAATTAAGATTAATCATGATAAGGAGTATAGAATAGTGAGATTAACACAAGGAACTTTTTCCTTTCTACCAGACTTAACTG
ACGACCAAATTAAGAAACAACCTTGAATATGCTATCCAAAATGGTTGGGCTGTTAACATCGAATTCACAGATGATCCACATCCA
AGAAATAATTATTGGGAACTATG

14.3 PRODUCTO DEL PRESENTE TRABAJO DE TESIS

- a) Participación en el VIII Congreso Mexicano de Ficología, IV Reunión de la Sociedad Mexicana de Ficología y II Reunión de Jóvenes Ficólogos celebrado en la ciudad de La Paz, B. C.S., del 11 al 15 de noviembre de 2019 organizado por la Sociedad Mexicana de Ficología A.C. (SOMFICO). Título del trabajo: 2) Variación genética en *Bryothamnion seaforthii* y *B. triquetrum* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) en el Atlántico mexicano.

Variación genética en *Bryothamnion seaforthii* y *B. triquetrum* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) en el Atlántico mexicano

Carlos Adán Palma-Ortiz¹, María Luisa Núñez-Resendiz², Kurt M. Dreckmann², Abel Senties²

¹Estudiante de Maestría en Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (UAM-I), A. P. 55-535, 09340, CDMX, México
²Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (UAM-I), A. P. 55-535, 09340, CDMX, México
 e-mail: tosh.adan@ciencias.unam.mx

Introducción

En México se distribuyen dos especies del género *Bryothamnion* Kützting desde Tamaulipas hasta la Península de Yucatán: *B. seaforthii* y *B. triquetrum* (S.G. Gmel.) M. Howe. Ambas especies se caracterizan por talos de ~20 cm de altura, consistencia cartilaginosa y ejes ramificados (Fig. 1), aunque diferenciadas en el número de células pericentrales (8-9 en *B. seaforthii* y 7-9 en *B. triquetrum*) (Fig. 2) y ramas triangulares bajo microscopio en *B. triquetrum*. La morfología de ambas especies fue brevemente descrita y poco se conoce acerca de aspectos reproductivos y ecológicos.

Se estableció como objetivo del presente estudio la determinación de la **variación genética** en las poblaciones de *Bryothamnion seaforthii* y *B. triquetrum* en el litoral del Atlántico mexicano, la **caracterización morfológica** y los patrones espaciales de la **distribución haplotípica**, así como su situación **sistemática** dentro de la familia Rhodomelaceae.

Figura 1. Talos vegetativos en ejemplares de *B. seaforthii* (arriba) y *B. triquetrum* (abajo). Barra de escala = 5 cm.

Figura 2. Corte transversal de parte media de *B. seaforthii*. cz = célula central, pc = células pericentrales, ca = cortices, m = células medulares.

Resultados

Bryothamnion Kützting 1843
Especies de Rubus (Srb)

Figura 4. Redes haplotípicas de *B. seaforthii* (az) y *B. triquetrum* (br) con la región espaciadora de Rubus. Las líneas indican pasos mutacionales entre haplotipos, los círculos rojos indican haplotipos extremos o no muestreados. Doble se indican los valores asociados a los estadísticos de variación y diversidad genética, diversidad haplotípica y estructura por especie.

Especie	n	S _p	H _d	H _d z	π _y	F _{ST}	Nm _y
<i>B. seaforthii</i>	59	4	4	0.06721	0.00048	0	*
<i>B. triquetrum</i>	54	28	5	0.44095	0.01078	0.37794	0.82

Material y método

Se realizó la colecta de poblaciones de *Bryothamnion seaforthii* y *B. triquetrum* en las localidades de: Sisal (Si), Puerto Telchac (PT) y Puerto Progreso (PP), Yucatán; Puente Xen Kan III (PXK), Sabancuy (S), Bahía de Tortuga (BT) y Punta Xen (PXe), Campeche; Tulum (Tu) y Punta Esmeralda (Pes), Quintana Roo; y Playa Paraiso (PPa), Veracruz, para el análisis molecular y morfológico (Fig. 3).

Trabajo de molecular

- Extracción de DNA
- Amplificación via PCR
- Espectadores de RubusCO (Srb), cox2-3 (Srb2-3)
- rbcL, COI

Trabajo de gabinete

- Ejemplares de Herbario UAMIZ
- Cortes transversales
- Medición de caracteres
- Célula central, células pericentrales, células medulares, células corticales
- Ramos, grado de ramificación y no. de ramificaciones del eje
- Pedículo, carpósporas y tetrasporas

Análisis mediante software

- S, n, Hd, D_{xy}, Nm
- Redes de haplotipos
- Mantel, AMOVA
- ES, τ
- Filogenia, distancias genéticas
- Análisis de conglomerados por sitio de corte

Conclusiones

El análisis molecular ha revelado cierta variación y diversidad genética con **Srb**, al igual que estructuración genética reflejada en grupos genéticos independientes entre sí con dicho marcador. Tal estructuración corresponde con entidades taxonómicas independientes sujetas a caracterización en el género *Bryothamnion*.

Referencias

García-Soto, G., & J. López-Bautista. 2010. Taxonomic notes on the genus *Alsidium* C. Agardh, including the merging of *Bryothamnion* Kützting (Rhodomelaceae). *Algae* 33 (3): 215-228. DOI: doi.org/10.4490/algae.2010.33.6.25

Taylor, W. R. 1960. *Marine algae of the Eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. Volume 21 of University of Michigan studies: Scientific series.* University of Michigan Press. USA. pp 586-588.

Agradecimientos

Se agradece el financiamiento de los proyectos UAM, Consejo de la División C.B.S. (Sesión 17.18-281118), y Secretaría de Educación Pública – PROMEP (UAMI-CA-117), así como al CONACYT por la beca otorgada.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00198

Matrícula: 2183801829

Filogeografía de *Alsidum seaforthii* y *A. triquetrum* en las costas mexicanas de Golfo de México y Caribe.



Con base en la Legislación de la Universidad Autónoma Metropolitana, en la Ciudad de México se presentaron a las 11:00 horas del día 19 del mes de marzo del año 2021 POR VÍA REMOTA ELECTRÓNICAS, los suscritos miembros del jurado designado por la Comisión del Posgrado:

DR. LUIS MANUEL GUEVARA CHUMACERO
MTRO. OSCAR EDUARDO HERNANDEZ CERVANTES
DRA. MARTHA ISABEL VILCHIS ALFARO
DRA. MARIA LUISA NUÑEZ RESENDIZ

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretaria la última, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRO EN BIOLOGIA

DE: CARLOS ADAN PALMA ORTIZ

CARLOS ADAN PALMA ORTIZ
ALUMNO

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, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ

MTRA. ROSALIA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTE

DR. LUIS MANUEL GUEVARA CHUMACERO

VOCAL

MTRO. OSCAR EDUARDO HERNANDEZ CERVANTES

VOCAL

DRA. MARTHA ISABEL VILCHIS ALFARO

SECRETARIA

DRA. MARIA LUISA NUÑEZ RESENDIZ