



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

CARRERA DE BIOLOGÍA

**Evaluación morfológica y molecular de
morfotipos distromáticos de *Padina*
(Dictyotaceae, Phaeophyceae) en las costas de
la Península de Yucatán y Cozumel**

T E S I S

PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I Ó L O G A

PRESENTA:

DIANA KAREN MENESES MEJÍA

ÁREA: FICOLOGÍA

JURADO DE EXAMEN:

DIRECTOR: DR. SERGIO DÍAZ MARTÍNEZ

ASESORA: DRA. ALEJANDRINA GRACIELA AVILA ORTIZ

ASESOR: DR. URI OMAR GARCÍA VÁZQUEZ

SINODAL: M. EN C. LISANDRO HERNANDEZ ANAYA

SINODAL: M. EN C. MARIA MAGDALENA AYALA HERNANDEZ



CIUDAD DE MÉXICO

2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Con especial dedicación...

A mi mamá por ser mi mayor ejemplo a seguir, por siempre apoyarme en cada momento de mi vida y aunque el camino no ha sido fácil me has enseñado a luchar por mis metas y sueños, te amo mucho.

A mi papá por cuidar de mí, apoyarme y enseñarme que de los errores aprendemos, te amo mucho.

A mi hermano por ser mi cómplice y sobre todo porque la vida sin él hubiera sido aburrida. Así que siempre estaremos para apoyarnos.

A mi tía Pera y abuelita Tere por las largas platicas y consejos que me han ayudado cuando más lo necesitaba. Gracias por el cariño que siempre han tenido hacia mí, las amo mucho.

A Jazibi, Naomi, Samirah, Yazmin, Nahed y tía Tomy por los grandes momentos que hemos tenidos juntas, pero sobre todo por su amor y cariño.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por haberme dado la oportunidad de formarme profesionalmente como bióloga en esta gran casa de estudios.

A la DGAPA, por el financiamiento del Proyecto PAPIIT-IA204921 y a la beca otorgada para realizar este trabajo.

A mi tutor Dr. Sergio Díaz Martínez por transmitirme su pasión sobre el estudio filogenético de las macroalgas. Por tenerme tanta paciencia, comprensión y dedicación hacia lo largo de este proyecto. Gracias, por sus consejos que me han ayudado a crecer en lo profesional, personal y laboral.

A la Dra. Alejandrina Graciela Avila Ortiz por la oportunidad de aprender sobre este maravilloso mundo de las macroalgas, porque esa pequeña estancia fue la mejor experiencia de mi vida, ya que me hizo sentir que estaba en el lugar correcto.

Al M. en C. Lisandro Hernández Anaya por orientarme, enseñarme, corregirme y sobre todo a los comentarios y apoyo brindado para mejorar este proyecto. Además, por los consejos personales, ánimos y preocupación que tuvo conmigo.

Al Dr. Uri Omar García Vázquez por sus correcciones, comentarios y préstamo del equipo del Laboratorio de Sistemática Molecular de la FES Zaragoza, UNAM.

A la M. en C. María Magdalena Ayala Hernández por haber hecho las correcciones necesarias para la mejora de este proyecto.

Al Biol. Arturo Ubaldo Fuentes por su apoyo al enseñarme lo genial que es la ficología y su amistad que me ha brindado desde que llegue al laboratorio. Gracias por escucharme y apoyarme en este proceso.

A los integrantes y exintegrantes del Laboratorio de Ficología del Herbario FEZA (Ficobandita), Andrea, Arturo, Lisandro, Laura, Erick, Fernanda, Aura, Natali, Rodrigo, Iván e Israel por los momentos que pasamos en el laboratorio y en campo, la verdad que fue una gran experiencia compartir conocimientos sobre lo maravilloso que es la Ficología, así que gracias por su amistad y apoyo.

A mis amigos, Abdeel, Leticia, Estefania, Karen, Estefany, Diana, Aura, Magaly y Monse por estar ahí apoyándome cuando más lo necesitaba, porque cada uno de ustedes me ha brindado su valiosa amistad durante muchos años y sobre todo los grandes momentos que pasamos juntos.

ÍNDICE

RESUMEN.....	7
INTRODUCCIÓN.....	8
MARCO TEÓRICO.....	10
Generalidades de las especies de <i>Padina</i> con organización distromática	10
Sistemática	14
Métodos de reconstrucción filogenética	14
El concepto de especie	15
Delimitación de especies con datos moleculares	16
Métodos basados en reconstrucción de árboles filogenéticos	17
Métodos basados en distancias genéticas.....	18
ANTECEDENTES	18
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	20
JUSTIFICACIÓN	20
HIPÓTESIS	21
OBJETIVOS	21
MATERIAL Y MÉTODO	22
Análisis morfológico.....	23
Análisis moleculares.....	24
Extracción de ADN	24
Amplificación y secuenciación del ADN	24
Edición y alineamiento de secuencias del ADN	25
Análisis filogenéticos	26
Delimitación de especie	27
Divergencia genética.....	28
RESULTADOS	28
Análisis morfológico.....	28
Análisis moleculares.....	38
Análisis filogenético.....	38
Delimitación de especies.....	38
Distancias genéticas	38
DISCUSIÓN.....	41

Análisis morfológico.....	41
Análisis molecular.....	42
Análisis integrativo.....	44
CONCLUSIONES.....	44
REFERENCIAS.....	45
ANEXOS.....	52

RESUMEN

Padina Adanson (Dictyotaceae) es un género de algas pardas que presentan un talo en forma de abanico y un margen enrollado que protege un meristemo marginal. Las especies se diferencian por estructuras reproductivas y vegetativas, principalmente por el número de capas celulares. En México se han registrado tres especies con talos conformados por dos capas celulares: *P. sanctae-crucis*, *P. haitiensis* y *P. perindusiata*. Las especies de este género presentan plasticidad fenotípica porque son dependientes de las fluctuaciones ambientales (temperatura, oleaje, salinidad, nutrientes, herbivoría, etc.), lo que genera confusión e imprecisión al momento de su delimitación. El objetivo de este estudio es evaluar los distintos morfotipos distromáticos del género *Padina* del Caribe mexicano con evidencia morfológica y molecular, para ello se evaluaron caracteres externos e internos, como la posición de los soros, las bandas de pelos feofíceos, la presencia de la fase *Vaughaniella*, el número de capas celulares y el origen de los soros (entre o sobre las células corticales). Para el análisis molecular, se utilizó el gen mitocondrial *cox3*. Se calcularon las distancias genéticas no corregidas (distancia p) y corregidas (K2P), y se realizó una reconstrucción filogenética por medio de análisis de Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana. También se implementó un análisis de delimitación de especies con métodos basados en coalescencia (GMYC, bPTP) y uno por distancias genéticas (ABGD). Se reconocieron seis morfotipos, de los cuales *P. sanctae-crucis* es la única especie encontrada de las tres registradas en la zona de estudio. Los resultados moleculares sugieren que *P. sanctae-crucis* es una especie polifilética, y en el caso de los ejemplares mexicanos se observó variabilidad morfológica. Además, los resultados permitieron reconocer dos especies nuevas para la ciencia en la isla de Cozumel, las cuales están soportadas con evidencia morfológica y molecular. Entre los caracteres que apoyan a estos dos linajes son la presencia de soros en ambos lados de la cara y en una de ellas la fase *Vaughaniella* está evidentemente desarrollada. Finalmente, *P. haitiensis* y *P. perindusiata* no fueron encontradas en la zona de estudio, por lo que aún falta confirmar su presencia en las costas de México como se ha reportado en trabajos previos.

INTRODUCCIÓN

El género *Padina* Adanson (Dictyotaceae) se distribuye ampliamente desde los mares templados hasta los mares tropicales, donde las especies se encuentran desde la zona intermareal inferior hasta las submareales profundas (Ni-Ni-Win et al., 2017, 2020). Sus talos se caracterizan por su forma de abanico con un margen enrollado que protege un meristemo marginal, numerosos feoplastos discoidales por célula y, junto con *Newhousia*, son los únicos géneros de algas pardas con talos calcificados (Ni-Ni-Win et al., 2021). Algunas especies de *Padina* presentan un crecimiento llamado *Vaughaniella*, donde el desarrollo ya no es mediante un margen de células apicales (Lewis & Norris, 1987). Su ciclo de vida es diplohaplóntico con fases isomórficas, la mayoría de las especies son dioicas y las estructuras reproductivas por lo general se desarrollan entre bandas de pelos conspicuos en forma de hileras concéntricas (Avila-Ortiz & Pedroche, 2005; Ni-Ni-Win et al., 2008, 2011a).

Actualmente se han reconocido cerca de 60 especies de *Padina* en todo el mundo (Guiry & Guiry, 2023), siendo uno de los géneros más diversos del orden Dictyotales (Bringloe et al., 2020). En relación con su distribución en las costas de México, se han reportado 16 especies. Para las costas del Pacífico se incluyen nueve especies: *Padina arborescens* Holmes, *P. caulescens* Thivy, *P. concrescens* Thivy, *P. crispata* Thivy, *P. durvillei* Bory Saint-Vincent, *P. glabra* Gaillard, *P. mexicana* var. *erecta* Avila-Ortiz, *P. mexicana* var. *mexicana* E. Y. Dawson y *P. ramonribae* Avila-Ortiz, Pedroche & Díaz-Martínez; y siete para las costas del Atlántico: *P. antillarum* (Kützting) Piccone, *P. boergesenii* Allender & Kraft, *P. gymnospora* (Kützting) Sonder, *P. haitiensis* Thivy, *P. pavonica* (Linnaeus) Thivy, *P. perindusiata* Thivy y *P. sanctae-crucis* Børgesen (Díaz-Martínez et al., 2016; Pedroche & Senties, 2020).

La determinación taxonómica de *Padina* se basa principalmente en caracteres morfológicos (Cuadro 1). Sin embargo, la delimitación de especies puede ser difícil por la plasticidad fenotípica y la escasa información sobre la sincronía de sus etapas reproductivas, ya que es más frecuente recolectar esporofitos o talos en estado vegetativo, que gametofitos (Avila-Ortiz, 2002; Díaz-Martínez, 2011).

Cuadro 1. Principales caracteres morfológicos del género *Padina* (Avila-Ortiz, 2002; Díaz-Martínez, 2011).

Vegetativos	Reproductivos
<ul style="list-style-type: none"> • Forma de la lámina (láminas aplanadas, plegadas o flabeladas). • Margen (entero, lobado, hendido, laciniado, partido o crispado). • Presencia o ausencia de carbonato de calcio sobre la superficie del talo. • Arreglo de los pelos feofíceos en la lámina. • Número de capas celulares en tres zonas del talo (apical, media y basal o cerca del estípite). • Fase <i>Vaughaniella</i> • Forma de crecimiento (erecta o postrada). 	<ul style="list-style-type: none"> • Posición de los soros esporangiales y oogoniales. • Presencia o ausencia de indusio en los soros. • Largo y ancho de esporangios, oogonios y anteridios.

Estudios recientes sugieren incluir caracteres que no habían sido considerados, como la forma y distancia de las bandas de pelos feofíceos que han ayudado a la descripción e identificación de especies del Pacífico occidental, usados en conjunto técnicas moleculares (Ni-Ni-Win et al., 2008, 2021; Silberfeld et al., 2013; Díaz-Martínez et al., 2016). Estas técnicas han demostrado ser una gran herramienta para la delimitación de especies, en particular con ejemplares que únicamente presentan dos capas celulares en todo el talo (especies distromáticas) (Ni-Ni-Win et al., 2010, 2012, 2011a, 2011b, 2013a, 2017, 2021).

Actualmente, se reconoce la importancia de la delimitación de las especies con el uso de evidencia morfológica y molecular, ya que su uso en conjunto permite una visión amplia sobre los límites de las especies, sin comprometer la precisión con la que son validadas (Goulding & Dayrat, 2016; Ble, 2021). Por lo anterior, en el presente estudio se evaluaron los morfotipos distromáticos del género *Padina* con evidencia morfológica y molecular para confirmar la diversidad de especies distribuidas en la Península de Yucatán y Cozumel.

MARCO TEÓRICO

Generalidades de las especies de *Padina* con organización distromática

Se les denomina “especies distromáticas” a aquellas que presentan talos que se componen únicamente de dos capas celulares en plano longitudinal y transversal. A la fecha, solo se han registrado 30 especies y se distribuyen desde aguas tropicales hasta templadas (Ni-Ni-Win et al., 2013a, 2021) (Figura 1). Para diferenciar a las distintas especies que tienen dicha organización se han utilizado principalmente caracteres morfológicos como: 1) presencia de pelos feofíceos en una sola cara o en ambas; 2) apariencia de los pelos feofíceos (visibles o); 3) distancia entre las bandas de pelos (iguales o desiguales); 4) presencia de soros en una cara o en ambas; 5) disposición de los soros entre las bandas de pelos feofíceos (no. de líneas agregadas); 6) posición de los soros respecto a las bandas de pelos feofíceos (cerca, lejos o entre las bandas); 7) origen de los soros, entre o sobre las células corticales; 8) presencia o ausencia de indusio (Figura 2; Ni-Ni-Win et al., 2021).

Adicionalmente, la forma de las bandas de pelos feofíceos es un carácter específico para delimitar especies. Hasta el momento se han reconocido cinco tipos de bandas en la cara externa del talo: 1) banda ancha, sin calcificación con o sin una línea de pelos delgada roja en la parte superior; 2) banda ancha, sin calcificación con o sin una línea de pelos delgada roja en el centro; 3) banda no calcificada ligeramente ancha; 4) banda de pelos delgada y 5) banda tenue o cicatriz aplastada en la superficie del talo (Figura 3; Ni-Ni-Win et al., 2021).

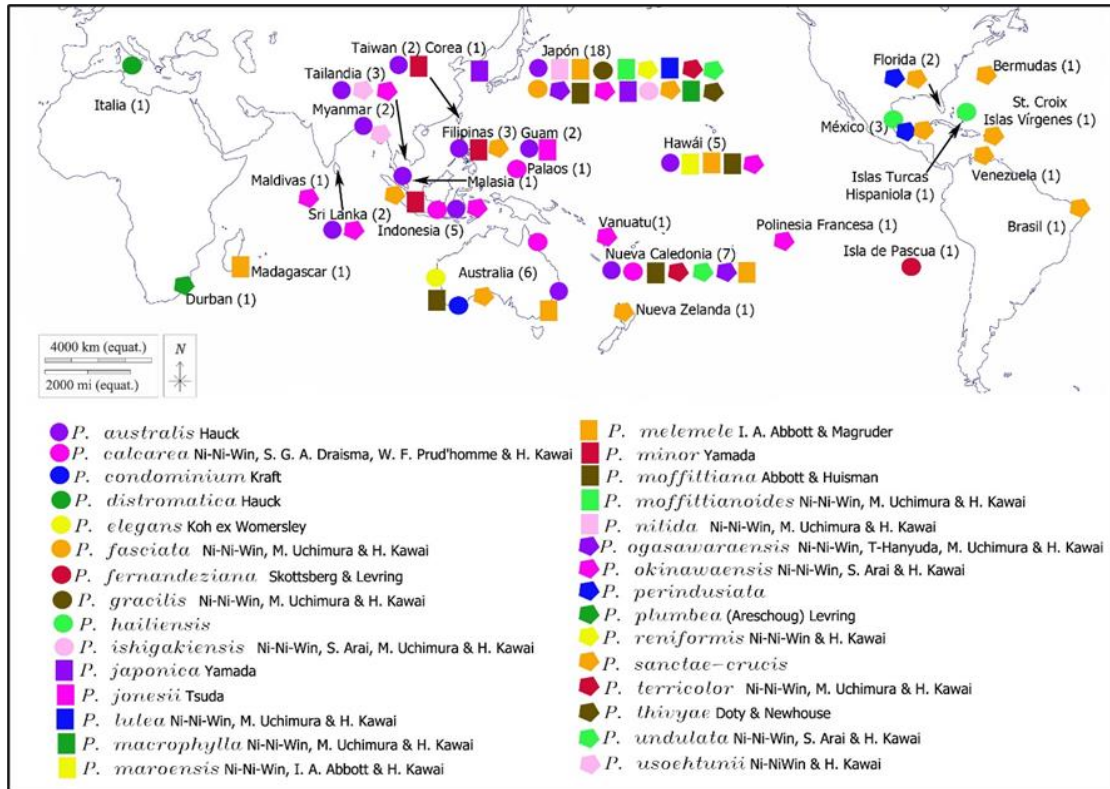


Figura 1. Distribución geográfica de especies distromáticas del género *Padina*. Registros tomados de Díaz-Martínez et al., (2016) y Ni-Ni-Win et al., (2013a, 2020, 2021).

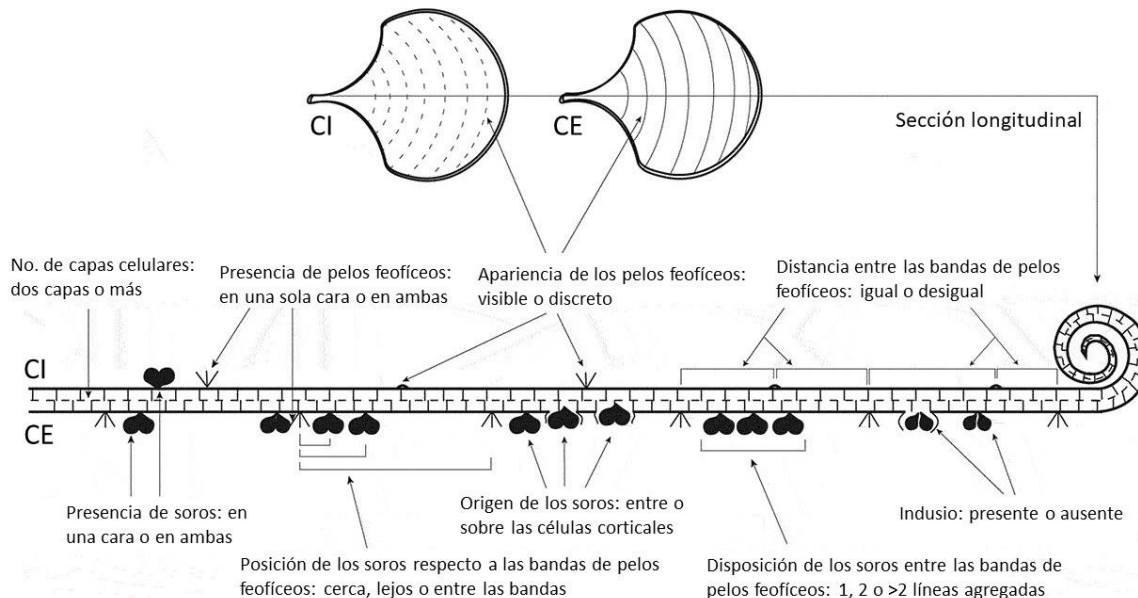


Figura 2. Caracteres morfológicos utilizados para la delimitación del género *Padina*, principalmente de especies distromáticas. Adaptado de Ni-Ni-Win et al., (2021). Cara interna (CI) y cara externa (CE).

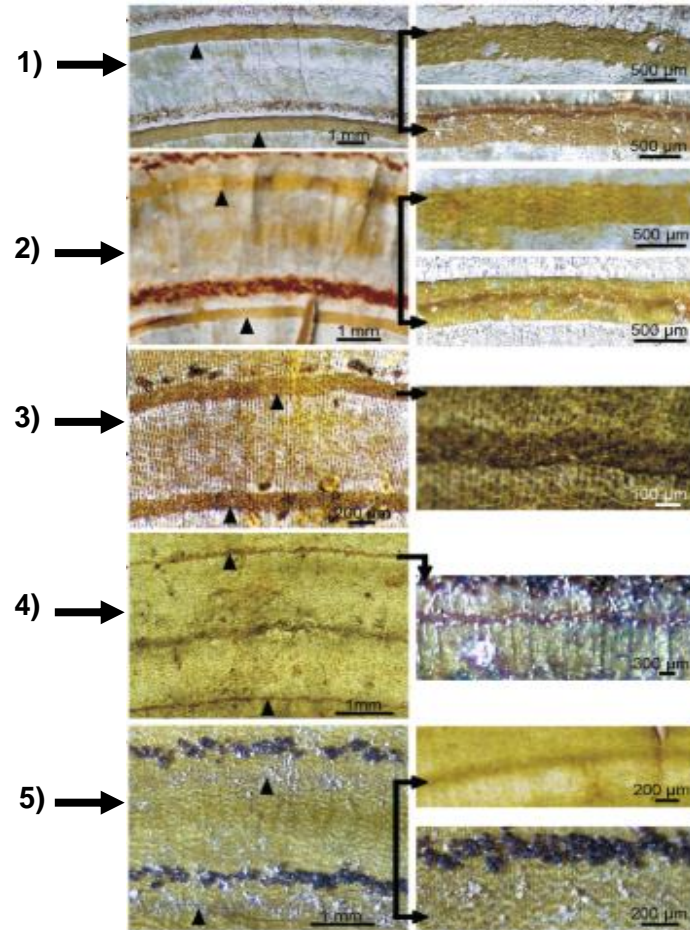


Figura 3. Tipos de bandas de pelos feofíceos en la cara externa del talo. Modificado de Ni-Ni-Win et al., (2021).

Se han reportado tres especies distromáticas para las costas del Atlántico mexicano: *P. haitiensis*, *P. perindusiata* y *P. sanctae-crucis* (Cuadro 2; Figura 4) (Dreckman, 1998; Littler y Littler, 2000; Ortega et al., 2001; García-García et al., 2021). A pesar de ello, solo se han generado secuencias putativamente de *P. sanctae-crucis* para las costas de Veracruz y Quintana Roo, por lo que aún no se han realizado análisis moleculares para las otras dos especies (Díaz-Martínez et al., 2016).

Cuadro 2. Caracteres morfológicos de las especies distromáticas del género *Padina* de las costas mexicanas (Ni-Ni-Win et al., 2021; Díaz-Martínez et al., 2011, 2016).

Caracteres	<i>P. sanctae-crucis</i>	<i>P. haitiensis</i>	<i>P. perindusiata</i>
Forma de la lámina	Lámina entera a dividida, lobada, de estípite corto ligeramente cilíndrico	Lámina dividida, lobada, estípite corto ligeramente cilíndrico	Lámina entera o dividida lobada, con estípite corto ligeramente cilíndrico
Hábito	Erecta	Semi-postrada	Erecta
Calcificación (CE/CI)	Moderado/abundante	Abundante/abundante	Ligera/ligera
Fase <i>Vaughaniella</i>	Presente	Ausente	Ausente
Presencia de pelos feofíceos	Ambas caras	Ambas caras	Ambas caras
Apariencia de los pelos feofíceos (CE/CI)	Visible/discreto o visible	Visible/visible	Visible/visible
Distancia entre las bandas de pelos en ambas caras	Igual	Igual	Desigual
Forma de las bandas de pelos (CE/CI)	Delgada/delgada	Ancha/delgada	Delgada/delgada
Posición de los soros en cara interna y/o externa	Líneas continuas en la cara externa	Líneas discontinuas en la cara externa	Líneas continuas o manchones en la cara externa
Soros respecto a las bandas de pelos	Sobre las bandas de pelos	Entre las bandas de pelos	Entre las bandas de pelos
Indusio	Presente en esporangios y oogonios	Presente en esporangios	Presente en esporangios
Zona fértil	Alterna	Alterna	Continua
Otras características distintivas	—	—	Presenta dos o tres líneas de soros entre la línea de pelos

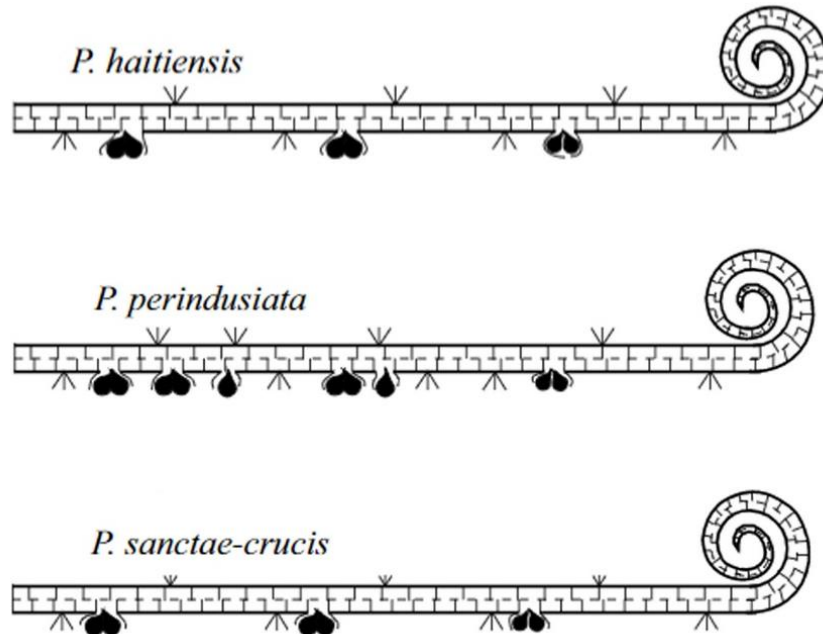


Figura 4. Esquema de los caracteres morfológicos de las especies distromáticas de México. Obtenido de Ni-Ni-Win et al., (2021).

Sistemática

La sistemática es la ciencia que trata de entender las relaciones evolutivas y la diversificación de los organismos a través del tiempo y el espacio, principalmente al identificar, describir y nombrar especies y taxones supraespecíficos (Morrone, 2013). Por lo tanto, la clasificación de los organismos nos ha permitido manejar una gran cantidad de información, sobre todo al recuperarla fácilmente. Sin embargo, estas clasificaciones son meramente hipótesis que permiten estudiar los patrones de la biodiversidad (Morrone, 2000).

La sistemática filogenética analiza las relaciones de ancestría-descendencia con un entendimiento hacia los grupos monofiléticos (linajes que comparten un ancestro común inmediato; Núñez-Reséndiz et al., 2019). Es decir, se estima una filogenia que muestre la historia evolutiva del grupo taxonómico de estudio (Peña, 2011).

Métodos de reconstrucción filogenética

Los métodos más utilizados últimamente con datos moleculares para la reconstrucción filogenética son: 1) la máxima parsimonia que tiene como objetivo la búsqueda de un posible árbol que implica la menor cantidad de cambios evolutivos. Explica la totalidad de un conjunto de datos con el menor número de pasos, además, depende del concepto de

homología filogenética (De Luna et al., 2005; Núñez-Reséndiz et al., 2019); 2) la máxima verosimilitud determina las topologías de los árboles, las longitudes de las ramas y los parámetros de evolución del modelo que maximizan la probabilidad de observar los resultados obtenidos. Emplean modelos probabilísticos mediante algoritmos heurísticos (Morrone, 2013; Núñez-Reséndiz et al., 2019); y 3) la inferencia bayesiana se basa en el teorema de Bayes, el cual, combina la probabilidad previa de una filogenia con su verosimilitud mediante el cálculo de la probabilidad posterior, ya que estas probabilidades no se pueden calcular directamente, se utilizan algoritmos como la cadena de Markov Monte Carlo (MCMC) para generar una prueba a partir de la distribución posterior (Yang & Rannala, 2012; Núñez-Reséndiz et al., 2019). Los métodos utilizados en el presente trabajo son la máxima verosimilitud e inferencia bayesiana, ya que realizan una reconstrucción filogenética mediante probabilidades y permiten utilizar modelos de evolución molecular.

El concepto de especie

Las especies son unidades fundamentales de la vida que formalizan los procesos evolutivos y ecológicos (Kapli et al., 2017; McCoy et al., 2020). La conceptualización de una especie es diferente a la delimitación, ya que los conceptos alternativos de especie se basan en propiedades diferentes, por ejemplo, aislamiento reproductivo, ocupación de nicho ecológico, monofilia, etc., (Morrone, 2022). Por lo tanto, este conflicto de la conceptualización se descarta al definir a las especies de manera general como linajes o segmentos de linajes metapoblacionales que evolucionan por separado (De Queiroz, 2005, 2007), considerando que los demás conceptos serían propiedades secundarias que evolucionaron en momentos diferentes durante el proceso de divergencia de los linajes (Figura 5) (Leliaert et al., 2014; Morrone, 2022). En el presente estudio se utilizaron dos propiedades secundarias, el primero es el concepto filogenético, el linaje debe de poseer un ancestro y todos sus descendientes, donde tiene una combinación única de caracteres (Mishler, 1985). El segundo es el concepto morfológico, el linaje debe de ser

el más pequeño de individuos similares entre sí en una o más características y diferente entre otros linajes (Cronquist, 1988).

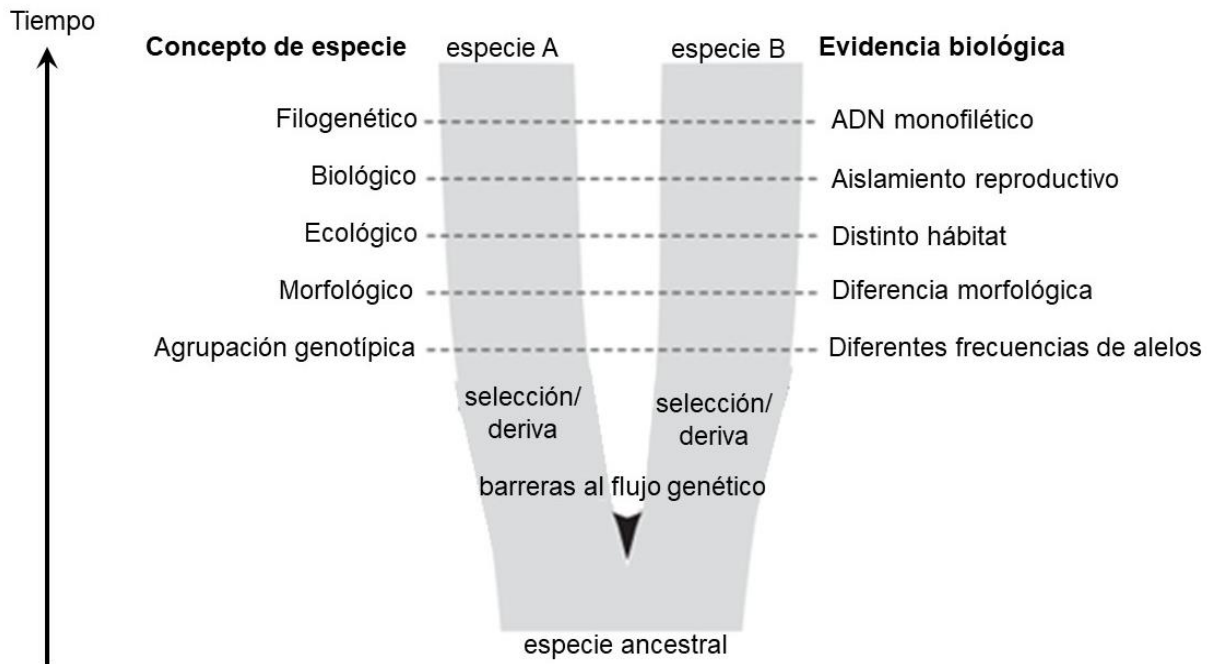


Figura 5. Esquema simplificado de especiación. Las poblaciones se separan por barreras al flujo genético, selección y deriva, para dar lugar a dos linajes nuevos con trayectorias evolutivas distintas. Estos dos linajes han adquirido diferentes evidencias biológicas para delimitar especies, y corresponden a diferentes conceptos de especies. Modificado de Leliaert et al., (2014).

Delimitación de especies con datos moleculares

La delimitación de especies tiene como objetivo identificar la diversidad biológica a nivel de especie, donde determina a un grupo de organismos individuales en poblaciones distintas de una misma especie y cuales constituye especies diferentes (Carstens et al., 2013; Rannala & Yang, 2020). Se han desarrollado varios métodos basados en ADN, de los cuales se tienen dos categorías, los que son de un solo locus y los multilocus (Leliaert et al., 2014). El método de un solo locus busca un umbral estricto para detectar discontinuidades en la variación de las secuencias, asumiendo que la divergencia interespecífica excede la variación intraespecífica (Fujisawa & Barraclough, 2013; Leliaert et al., 2014). Los métodos para delimitar especies a partir de datos de un solo locus usan un árbol como entrada (GMYC y bPTP), mientras que otros se basan únicamente en distancias (ABGD) (Leliaert et al., 2014).

Métodos basados en reconstrucción de árboles filogenéticos

Los métodos basados en coalescencia combinan la teoría de la coalescencia (supone que se puede trazar hacia atrás la historia genética de dos alelos en el tiempo hasta que convergen en el ancestro en común más próximo) con modelos de diversificación (modelo de Yule) para inferir el punto de transición entre los procesos a nivel de población y especie, dentro de un árbol genético. De esta manera, se delimitan unidades evolutivamente significativas (ESU, por sus siglas en inglés) mediante umbrales de tiempo (Tang et al., 2014).

El Modelo Coalescente General Mixto de Yule (GMYC, por sus siglas en inglés) identifica los puntos de transición entre las tasas de ramificación intraespecíficas e interespecíficas en un árbol ultramétrico calibrado en el tiempo. Además, la optimización consiste en una búsqueda de máxima verosimilitud para un modelo que combine la diversificación entre especies (modelo de Yule) y la ramificación genealógica dentro de las especies (coalescencia neutra) (Fujisawa & Barraclough, 2013; Zhang et al., 2013). Supone que todos los linajes que conducen de la raíz a los puntos de transición son especies diferentes (Zhang et al., 2013). Al utilizar un único umbral de tiempo, el modelo asume implícitamente que todos los linajes de cada población se fusionan antes de que se produzca cualquier evento de especiación, lo que implica la ausencia de una segregación incompleta de linajes (Rannala & Yang, 2020).

La implementación Bayesiana del proceso del árbol de Poisson (bPTP, por sus siglas en inglés) usa un árbol enraizado no ultramétrico para no depender del reloj molecular (Rannala & Yang, 2020). Requiere de un árbol filogenético de máxima verosimilitud o inferencia bayesiana para identificar el estado de las especies basándose en la distribución de las longitudes de las ramas, asignando a cada una de las ramas a una tasa diferente en escala logarítmica con ayuda de una búsqueda heurística de la máxima probabilidad (Zhang et al., 2013; Tang et al., 2014; Ble, 2021). Además, bPTP es una versión actualizada que agrega valores de soporte bayesiano a especies delimitadas en el árbol de entrada (Zhang, 2013).

Métodos basados en distancias genéticas

Las distancias genéticas son el porcentaje de diferencia entre dos o más secuencias de nucleótidos, donde se espera que la brecha de la divergencia intraespecífica sea menor a la generada por la divergencia interespecífica con respecto al gen utilizado (Puillandre, 2012; Núñez-Reséndiz et al., 2019). Además, la brecha del código de barras varía entre grupos de especies en función de factores como el tamaño efectivo de las poblaciones y los tiempos de divergencia de las especies (Rannala & Yang, 2020). El método Descubrimiento automático de brecha en el código de barras (“*Automatic Barcode Gap Discovery*”) por sus siglas en inglés ABGD, tiene como objetivo encontrar automáticamente la distancia entre códigos de barras (secuencias de ADN). Por lo tanto, se trabaja a través de un proceso automatizado que genera una primera partición al conjunto de datos en especies putativas, y a partir de ésta, se generan particiones recursivas hasta tener una sola especie, ya que algunos grupos adicionales pueden tener diferentes espacios en el código de barras. Así que el único parámetro de entrada es la divergencia intraespecífica previa con un límite inferior y un límite superior (Puillandre, 2012; Ble, 2021).

ANTECEDENTES

El género *Padina* fue propuesto por Adanson en 1763, pero Thivy (1945) hizo la corrección de la especie tipo *Padina pavonica*, ya que anteriormente se nombró como *Fucus pavonicus* por Linneaus en 1753. En México Dawson (1944) y Taylor (1945, 1960) realizaron los primeros estudios taxonómicos sobre *Padina* para las costas del océano Pacífico y Atlántico.

Hauck (1887) describió las primeras especies con organización distromática. El ejemplar tipo de *P. distromatica* se encuentra Maydh, Somalia. La segunda es *P. australis* de la Península del Cabo York, Australia. Posteriormente, Børgesen (1914) describió a *P. sanctae-crucis* en St. Croix, Islas vírgenes, EE. UU. y Taylor (1960) publicó las descripciones realizadas por Thivy de *P. haitiensis* en la Isla Tortuga, Hispaniola y *P. perindusiata* de Dry Tortugas, Florida.

Padina sanctae-crucis se reporta para las costas de Veracruz (Hum & Hildebrand, 1962; Sánchez, 1980), Campeche (Díaz-Martín, 1997), Yucatán (Kim, 1964) y Quintana Roo

(Garza-Barrientos, 1976). Reportan a *P. haitiensis* en Veracruz (De la Campa, 1965), Quintana Roo (Garza-Barrientos, 1976) y Campeche (Mendoza-González, 2016). Mientras, *P. perindusiata* se registra únicamente en Veracruz (De la Campa, 1965; Ortega et al., 2001).

Anteriormente, la fase *Vaughaniella* se conocía como la especie monotípica *Dictyerpa jamaicensis* Collins, pero Taylor (1960) la menciona como una forma de crecimiento del género *Padina*, principalmente de *P. sanctae-crucis*. Después, Gaillard (1975) indicó las similitudes morfológicas entre *P. sanctae-crucis* y *P. japonica*. Por su parte, Papenfuss (1977) propuso la combinación de *P. jamaicensis* (= *Dictyerpa jamaicensis*) para *P. sanctae-crucis* ya que el epíteto *jamaicensis* precedía a *sanctae-crucis*, pero se mantiene *P. sanctae-crucis*, debido a la incertidumbre sobre qué especie está representada por el material tipo de *P. jamaicensis* (Silva et al., 1987). Por lo tanto, los nombres actualmente son sinónimos heterotípicos. Abbott y Huisman (2003) realizaron una reexaminación morfológica de los ejemplares tipo de *P. japonica* y *P. sanctae-crucis*, proponiendo su conespecificidad y relegando el nombre *P. japonica* como sinónimo.

Los primeros estudios moleculares con especies distromáticas fueron realizados por Ni-Ni-Win y colaboradores en el 2008, donde desarrollaron sus propios marcadores para el gen *rbcL* (cloroplasto) y *cox-3* (mitocondrial). Adicionalmente, usaron caracteres morfológicos para corroborar la presencia de *P. melemele*, *P. moffittiana* y *P. thivyae* en algunas islas al sur de Japón. Después, separaron *P. japonica* de *P. sanctae-crucis*, principalmente apoyada de evidencia molecular, donde la divergencia genética es de 0.83%-1.06% para el gen *rbcL* y 4.5% para el gen *cox-3*. Por consiguiente, se reportan las primeras secuencias de *P. sanctae-crucis* para Japón y Hawái (Ni-Ni-Win et al., 2010; Ni-Ni-Win et al., 2017). También, se realizó una reexaminación de los ejemplares tipo de *P. haitiensis* y *P. perindusiata*, para comparar los caracteres morfológicos con los nuevos registros (*P. okinawaensis*, *P. undulata*, *P. terricolor* y *P. fasciata*) (Ni-Ni-Win et al., 2010). Sin embargo, en estos trabajos no se obtuvieron secuencias de ADN para *P. haitiensis* y *P. perindusiata*. Posteriormente, utilizando evidencia molecular y morfológica se describieron 11 especies para el Pacífico occidental, las regiones Indo-Pacíficas y el mar Mediterráneo (Ni-Ni-Win et al., 2011a, 2012, 2013a, 2013b, 2017, 2018, 2020, 2021).

Silberfeld y colaboradores (2013) realizaron una reevaluación de la diversidad del género *Padina* utilizando técnicas algorítmicas de delimitación de especies (GMYC y parsimonia estadística) a partir de secuencias de *cox-3*, *psaA* y *rbcL* a nivel global, donde demostraron que una biogeografía basada en literatura y taxonomía tradicional es muy incierta para *Padina*, ya que con los análisis moleculares se han descrito en su mayoría especies con una distribución restringida, principalmente en el Indo-Pacífico.

En México, se obtuvieron las primeras secuencias (*psaA* y *psbA*) de *P. gymnospora* para evaluar morfotipos distribuidos a lo largo del Atlántico mexicano (Díaz-Martínez, 2008). Después, se realizó un análisis de la diversidad de especies de *Padina* de las costas mexicanas del Pacífico y Atlántico, mediante taxonomía asistida por ADN (genes *psbA*, COI y *cox-3*) junto con datos morfológicos, dando como resultado el descubrimiento de especies crípticas y polimórficas. En este estudio en el que se utilizaron métodos para delimitar especies (GMYC y PTP) se reportan secuencias de *P. sanctae-crucis* de ejemplares de la costa de Veracruz y Quintana Roo. En ambos análisis se delimitan las secuencias como una sola especie, pero difieren de las secuencias de *P. sanctae-crucis* de Nueva Caledonia, Hawái, Japón y Filipinas (Díaz-Martínez, 2011; Díaz-Martínez et al., 2016).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Actualmente se han realizado estudios con evidencia morfológica y molecular para resolver la situación taxonómica de *Padina*, donde se ha demostrado una mayor diversidad de especies distromáticas, la mayoría con una distribución restringida en el Océano Indo-Pacífico (Ni-Ni-Win et al., 2008, 2011a, 2017, 2020, 2021). Por el contrario, solo se han reportado tres especies distromáticas para las costas del Golfo de México y Mar Caribe (*P. haitiensis*, *P. perindusiata* y *P. sanctae-crucis*). Además, *P. sanctae-crucis* es la única que cuenta con ejemplares mexicanos secuenciados y que no tienen ninguna relación con las secuencias del Pacífico occidental (Díaz-Martínez et al., 2016) por lo que existe la posibilidad de encontrar nuevos registros o incluso nuevas especies.

JUSTIFICACIÓN

Desde el establecimiento del género *Padina* por Adanson en 1763 hasta la fecha, su taxonomía es problemática al momento de delimitar y reconocer especies, debido a la

escasa información que se encuentra en las descripciones originales ya que en algunos casos no presentan datos sobre los caracteres reproductivos como los sexuales (oogonios y anteridios) (Avila-Ortiz y Pedroche 2005).

Con el reciente incremento de especies distromáticas en regiones del Indo-Pacífico, cabe la posibilidad de reconocer nuevas especies o nuevos registros en México, ya que se sabe muy poco sobre las especies distromáticas mexicanas y solo se tienen tres especies registradas (*P. haitiensis*, *P. perindusiata* y *P. sanctae-crucis*) de las 30 especies descritas a nivel mundial (ver Fig., 1). Además, de estas tres especies solo se conocen secuencias putativamente de *P. sanctae-crucis*, las cuales presentan diferencias con las del Pacífico occidental (Díaz-Martínez et al., 2016). En este estudio se evaluarán morfotipos distromáticos con evidencia morfológica y molecular para reconocer que especies distromáticas se tienen en la península de Yucatán y Cozumel. Es posible que los morfotipos de Cozumel, al ser una isla, puedan ser en realidad entidades independientes.

HIPÓTESIS

Con evidencia morfológica y molecular se ha descrito una mayor diversidad de especies distromáticas del género *Padina*, principalmente en el sureste asiático. Por lo tanto, los morfotipos distromáticos y sus haplotipos que no coincidan con las descripciones de las especies registradas en México serán un nuevo registro o una nueva especie.

OBJETIVOS

General

Evaluar los morfotipos distromáticos del género *Padina* de la Península de Yucatán y Cozumel mediante evidencia morfológica y molecular.

Particulares

Delimitar con caracteres morfológicos a los ejemplares distromáticos del género *Padina* de la Península de Yucatán y Cozumel.

Delimitar con datos moleculares (subunidad 3 del citocromo c oxidasa, *cox-3*) a los ejemplares distromáticos del género *Padina* de la Península de Yucatán y Cozumel.

Integrar la información obtenida para establecer la relación de las especies distromáticas mexicanas con las de otros países.

MATERIAL Y MÉTODO

El área de estudio comprende de 10 localidades ubicadas en el estado de Campeche y Quintana Roo donde fueron colectados los ejemplares distromáticos del género *Padina* (Cuadro 3, Figura 6). Los ejemplares de la isla de Cozumel fueron recolectados por Díaz-Martínez durante el 2010. Otros ejemplares de la Península de Yucatán y del estado de Veracruz resguardados en la colección ficológica del herbario FEZA fueron incluidos con fines comparativos (Cuadro 3, Figura 6, Anexo 1).

Cuadro 3. Información de los ejemplares revisados. Número de ejemplares (N). Litoral (L). Insular (In).

Área	Localidad	Fecha	N	Latitud	Longitud
Campeche L	Escollera de Campeche	abr-2007	1	19.8639	-90.5276
Campeche L	Playa Bonita	abr-07	2	19.7956	-90.6177
Quintana Roo L	Mahahual	oct-07	1	18.7242	-87.7012
Quintana Roo L	Punta Piedra	sep-07	1	20.1730	-87.4479
Quintana Roo L	Punta Esmeralda	sep-07	1	20.6456	-87.0544
Quintana Roo L	Akumal	sep-07	2	20.4154	-87.2990
Q. Roo/Cozumel In	Mezcalito	jun-2010	2	20.4233	-86.8428
Q. Roo/Cozumel In	Punta Morena	jun-10	1	20.4033	-86.8578
Q. Roo/Cozumel In	Chen Río	jun-10	1	20.3828	-86.8747
Q. Roo/Cozumel In	Playa Maya	jun-10	2	20.4047	-87.0172
Veracruz L	Balzapote	sep-2009	2	18.6221	-95.0702
Veracruz L	Punta Puntilla	jul-09	1	18.7164	-95.2884

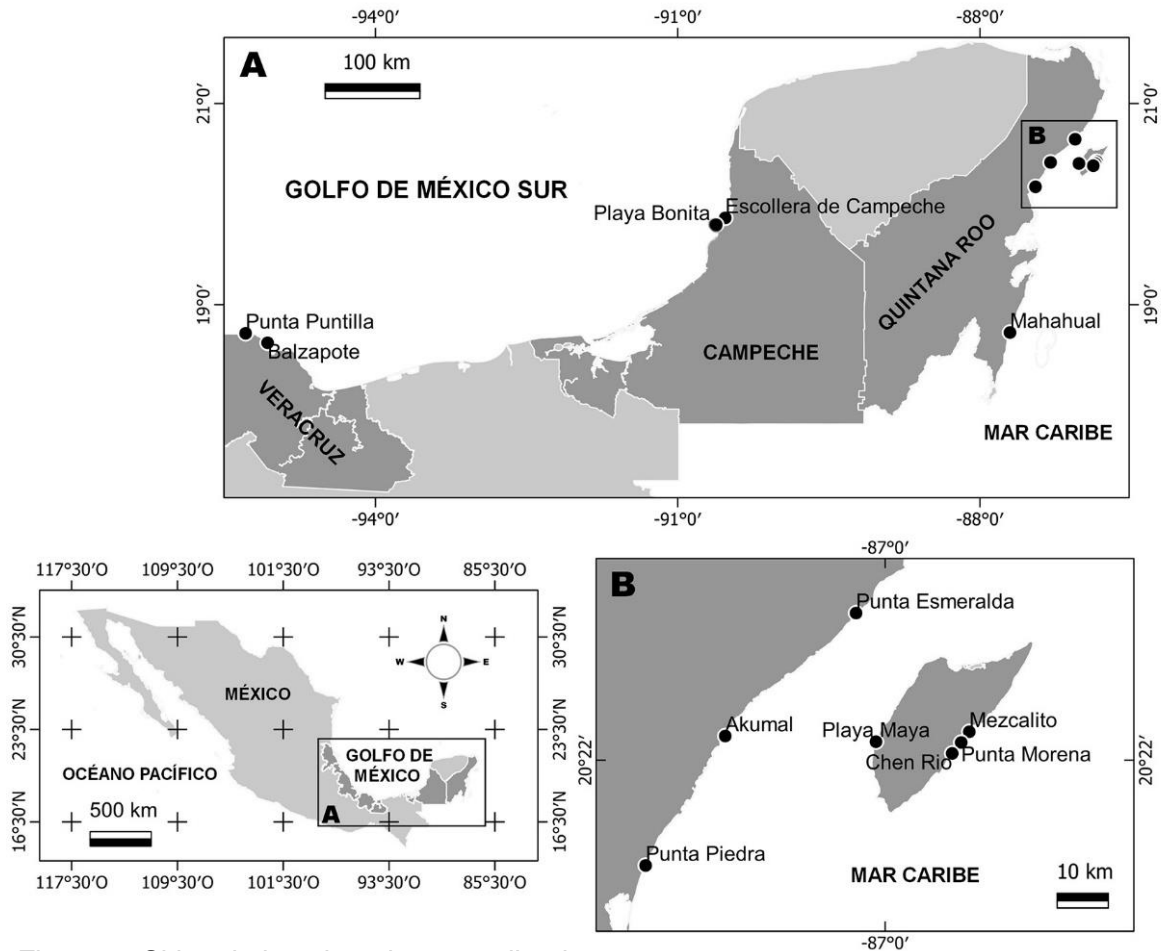


Figura 6. Sitios de los ejemplares analizados.

Análisis morfológico

Los ejemplares fueron examinados morfológicamente con ayuda de un microscopio estereoscópico para observar caracteres externos. En cuanto a los caracteres anatómicos se hicieron cortes con una navaja de rasurar en plano longitudinal de tres zonas (apical, media y basal) a partir de fragmentos rehidratados con agua jabonosa precalentada, y se examinaron en un microscopio de campo claro. Para su determinación taxonómica, se revisaron los siguientes caracteres de acuerdo con Ni-Ni-Win y colaboradores (2021): 1) número de capas celulares, 2) presencia de pelos feofíceos, 3) apariencia de los pelos feofíceos, 4) posición de los pelos entre ambas caras del talo, 5) presencia de soros en una o ambas caras del talo, 6) posición de los soros respecto a las bandas de pelos, 7) disposición de los soros entre las bandas de pelos feofíceos, 8) origen de los soros y 9) presencia de indusio. En el caso de los ejemplares pertenecientes a la colección

ficológica del herbario FEZA fueron reexaminados taxonómicamente y de ser necesario se realizaron las correcciones nomenclaturales correspondientes.

Análisis moleculares

Extracción de ADN

A los ejemplares se les corto un fragmento de talo libre de epífitas y otros posibles contaminantes mediante su disección en un estereoscopio. El ADN total se extrajo con el método del 2X CTAB (Bromuro de hexadeciltrimetilamonio) con PVP al 2% (polivinilpirrolidona) (Doyle & Doyle, 1987). En un tubo Eppendorf de 1.5 mL se agregó 500 µL de solución CTAB junto con un fragmento de talo de aproximadamente 1 cm² y con un minipistilo esterilizado se trituró hasta homogenizar. Posteriormente fueron incubadas a 65° C durante 20 min. Se adicionó 500 µL de SEVAG (cloroformo: alcohol isoamílico 24:1), dejando escapar el gas y mezclando suavemente el tubo varias veces durante 30 minutos; después las muestras fueron centrifugadas a 9,000 RPM (revoluciones por minuto) durante 10 minutos. Luego se transfirió la fase acuosa a un tubo Eppendorf de 1.5 mL limpio y correctamente etiquetado. El ADN se precipito con 350 µL de isopropanol preenfriado a -20°C, invirtiendo suavemente hasta notar un enturbiamiento de la mezcla extracto-alcohol y dejando reposar a -20°C durante una hora. Posteriormente se centrifugaron las muestras a 13,000 RPM durante 5 minutos y se desechó el líquido cuidando de no perder el precipitado. El ADN se lavó con 500 µL de etanol al 70%, se centrifugo a 13,000 RPM durante 3 minutos, se descartó el sobrenadante y fueron secados en una centrifuga de vacío durante 4 minutos a temperatura ambiente. El ADN se resuspendió con 50-100 µL de buffer TE (bajo en EDTA) y se conservaron a -20°C. Se realizó una electroforesis en gel de agarosa al 1% cargado con BlueJuice y GelRed (Biotium) y corriendo en una solución amortiguadora TBE 1X para verificar la presencia de ADN.

Amplificación y secuenciación del ADN

Se seleccionó el marcador mitocondrial *cox-3* (citocromo oxidasa subunidad 3) debido a que se ha empleado con éxito en la delimitación de especies distromáticas del género *Padina* (Ni-Ni-Win, 2008, 2010, 2021).

Se amplificó por medio de la reacción de cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) utilizando un termociclador MultiGene OptiMax. Los parámetros del ciclo de PCR fueron un ciclo de pre-desnaturalización inicial a 94°C durante 4 min, seguido por 32 ciclos de desnaturalización inicial a 94°C durante 1 min, re-naturalización a 48°C durante 1 min, y una extensión a 72°C durante 1 min. Los primers utilizados se muestran en el cuadro 4.

Cuadro 4. Primers que se utilizaron para amplificar y secuenciar el gen *cox3*.

Gen	Nombre del "Primer"	Secuencia	Dirección	Referencia
Cox3	COX3-44F	CAACGNCA YCCWTTTCATTT	5'-3'	Silberfeld et al., (2013)
	COX3-739R	CATCNACAAAATGCCAATACCA		

Los productos amplificados fueron verificados mediante electroforesis en gel de agarosa 1% y se visualizaron en una cámara de UV. Posteriormente, se realizó la purificación con una mezcla de Exosap-it (Applied Biosystems) y buffer 1x. Finalmente se enviaron a Macrogen Sequencing Service (Korea) para su secuenciación.

Edición y alineamiento de secuencias del ADN

Los cromatogramas, producto de la secuenciación, fueron revisados y editados con el software Geneious Prime 2022.1.1 (<https://www.geneious.com>), para detectar nucleótidos mal secuenciados e información ilegible. Las secuencias "forward" y "reverse" fueron revisadas en cada sitio para la construcción de la matriz de datos.

Para corroborar el origen de las secuencias y testificar la ausencia de contaminación del ADN se usó el algoritmo "BLAST" de GenBank, una herramienta de alineación local que busca renglones de similitud entre las secuencias biológicas (Clark et al., 2016, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Para complementar los análisis filogenéticos se utilizaron secuencias disponibles en GenBank de distintas especies de *Padina* (Anexo 1 y 2), y se incluyeron tres secuencias como grupo externo (*Dictyopteris muelleri*, *Dictyota dichotoma* y *Lobophora* sp.), para enraizar los árboles genéticos, debido a que son cercanos a *Padina* (Silberfeld et al., 2013).

El alineamiento de las secuencias se realizó con el algoritmo MUSCLE en el software MEGA versión X (Kumar et al., 2018), parámetros por default. Finalmente, se definió el marco de lectura (traducción a aminoácidos) en ExPasy (Duvaud et al., 2021) y en Mesquite v 3.70 (Maddison y Maddison, 2021) para verificar la ausencia de codones de término.

Análisis filogenéticos

El modelo de sustitución de ADN que mejor se ajustó a los datos se obtuvo con Partition-Finder v 2.1.1 (Lanfear et al., 2016), mediante una búsqueda “greedy”, contemplando todos los modelos, con longitudes de ramas no ligadas y bajo un modelo de selección con el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) y considerando cada posición de codón como distinta partición. El modelo obtenido incluye una sola partición y el modelo de mejor ajuste fue TVM+I+G. Sin embargo, este modelo no está implementado en RAxML y BEAUTI, por lo que se utilizó GTR+I+G de acuerdo con la documentación de Partition-Finder.

Se generaron dos hipótesis filogenéticas. La primera se realizó con un análisis de Máxima verosimilitud (ML) con el programa RAxML-HPC2 en XSEDE 8.2.12 disponible en el portal web CIPRES (Miller et al., 2010). Se utilizó el alineamiento en formato phylip, luego se estableció una búsqueda heurística con el modelo general de tiempo reversible (GTR) y los valores de soporte de rama se calcularon con 1000 réplicas de bootstrap. Un valor superior al 75% se considera como un buen soporte.

El segundo análisis se realizó con Inferencia Bayesiana (IB) en el programa Mr. Bayes 3.2.7 en CIPRES (Miller et al., 2010). Se utilizó un alineamiento en formato nexus, donde se anexaron las especificaciones del modelo por partición obtenidas en Partition-Finder. El análisis se llevó a cabo con cuatro corridas de cadenas paralelas de Markov Monte Carlo Metrópolis (MCMC) para aproximar las probabilidades posteriores. Cada cadena se ejecutó durante 10,000,000 de generaciones y muestreo cada 1000 generaciones. Se especificó un 25% de muestreo inicial como ruido (Burn-in) para la convergencia de las cadenas. Posteriormente, se usó el programa TRACER v1.7.2 (Rambaut et al., 2018) para evaluar la convergencia de las cadenas entre las cuatro corridas independientes,

así se verificó la eficacia del análisis. Ambos resultados se visualizaron en FigTree v1.4.4 (Rambaut, 2018).

Delimitación de especie

Se realizó un análisis basado en distancias genéticas (ABGD) y dos basados en la reconstrucción de árboles filogenéticos (GYMC y bPTP) para generar las particiones de las especies putativas.

Descubrimiento automático de brecha en el código de barras (ABGD)

Se usó el método ABGD para la detección estadística de los espacios (“gaps”) de divergencia genética. Esto se llevó a cabo en el sitio web (<https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/abgd/abgdweb.html>) donde se cargó la matriz alineada como archivo de entrada en formato fasta. Se utilizaron los parámetros establecidos por defecto en el servidor ($P_{min} = 0.001$, $P_{max} = 0.1$, Pasos = 10; Nb bins = 20), excepto por la anchura relativa del espacio (X) que se estableció en 1.3 como el máximo valor que dividió al conjunto de datos. Este método se basa en la similitud entre pares de secuencias, por lo tanto, se definió como modelo de sustitución a Jukes & Cantor (1969; JC69).

Modelo General Mixto Yule Coalescente (GMYC)

Se realizó un árbol ultramétrico con el software BEAUTI v1.10.4 (Suchard et al., 2018) bajo el modelo evolutivo obtenido en Partition-Finder. Se utilizó un reloj molecular relajado lognormal, un modelo GTR+I+G. El modelo Coalescente de población constante se usó para corroborar la divergencia presente entre los individuos de la misma especie, y se realizó una corrida de 10 millones de generaciones, con un muestreo de 1000 generaciones, mediante el software BEAST v1.10.4 (Suchard et al., 2018). Después, se revisó la convergencia de las cadenas en TRACER, donde los valores del tamaño efectivo de la muestra (“*Effective Sample Size*”, ESS) fueron mayores a 200. Seguidamente, se elaboró un árbol de máxima credibilidad en TreeAnnotator v1.10.4 (Drummond et al., 2018). Por último, el árbol resultante se utilizó como entrada para el método de GMYC en el software estadístico R versión 4.0.4 usando el paquete “SPLITS” y eligiendo la opción de umbral único.

Implementación bayesiana del proceso del árbol de Poisson (bPTP)

El método bPTP se realizó mediante el servidor en línea (<https://species.h-its.org/ptp/>) utilizando el árbol de entrada obtenido en Mr. Bayes 3.2.7, corriendo a 100000 generaciones, con un muestreo cada 100 generaciones, un “burn-in” =0.1 y semilla=123. Se descartaron los grupos externos y se contrastaron los resultados de bPTP con Máxima Verosimilitud y bPTP con Inferencia Bayesiana (Zhang et al., 2013).

Divergencia genética

Se calcularon las distancias genéticas no corregidas (distancias p) y corregidas (Kimura 2 parámetros, K2P; Kimura, 1980) con el software MEGA X (Kumar et al., 2018) entre las secuencias de las especies distromáticas mexicanas. Las distancias se exportaron como matrices en una hoja de cálculo de Excel para su comparación.

RESULTADOS

Análisis morfológico

Se revisaron y caracterizaron morfológicamente 16 ejemplares distromáticos. Se reconocieron seis morfotipos (Cuadro 5), de los cuales uno es reconocible como *P. sanctae-crucis*. Los cinco restantes no pudieron ser asignados a especies reportadas en la región (p.e. *P. haitiensis* y *P. perindusiata*) y fueron tratados de forma independiente. Los caracteres que permitieron delimitar a los morfotipos son la presencia de soros en una cara o en ambas, el aspecto de las bandas de pelos feofíceos (ancha o delgada), presencia de la fase *Vaughaniella* y la presencia de la zona estéril.

Caracterización de los morfotipos encontrados:

Padina sanctae-crucis (Lámina 1 y 2)

Descripción: Talo hasta 6 cm de longitud, lámina lobada, con estípite cónico. Dos capas de células en todo el talo, zona apical con 21-41 µm de grosor, media y basal de 38-72 µm grosor, células de la cara interna de 29-31 µm de ancho por 50-60 µm de longitud; cara externa de 16-31 µm de ancho por 28-31 µm de longitud. Oogonios entre o sobre las células corticales, formando una línea agregada, en ocasiones manchones en la cara externa, sobre las bandas de pelos feofíceos y con indusio, de 64-94 µm diámetro. Las bandas de pelos feofíceos tienen distancias iguales, con aspecto delgado, visibles en

ambas caras o discretos en la cara interna por la calcificación. Estructuras fértiles en la cara externa alternando con zonas no fértiles entre las bandas de pelos feofíceos. Calcificación moderada en la cara externa, abundante en la cara interna. Fase *Vaughaniella* presente.

Material revisado: Quintana Roo, Mahahual (FEZA 1221); Campeche, Escollera de Campeche (FEZA 1224), Playa Bonita (FEZA 1754, 1755); Veracruz, Punta Puntillas (FEZA 1756).

Padina sp. 1 (Lámina 3)

Descripción: Talo hasta 6 cm de longitud, lámina poco dividida, lobada, con estípite cónico. De dos capas de células en todo el talo, zona apical con 21-38 μm de grosor, zona media y basal de 52-120 μm grosor, células de la cara interna de 14-52 μm de ancho por 26-53 μm de longitud; las externa de 14-48 μm de ancho por 33-60 μm de longitud. Oogonios entre las células corticales, formando una línea agregada, en ocasiones manchones en la cara externa, manchones en la cara interna, entre las bandas de pelos feofíceos y con indusio persistente con calcificación, de 96 μm diámetro. Las bandas de pelos feofíceos tienen distancias desiguales, con un aspecto delgado, visibles en ambas caras o discretos en la cara interna por la calcificación. Estructuras fértiles en la cara externa alternando con zonas no fértiles entre las bandas de pelos feofíceos, en ocasiones sin alternancia, principalmente en la cara interna. Calcificación ligera en la zona fértil de la cara externa, moderado o abundante en la cara interna. Fase *Vaughaniella* rastrera y alargada, no se observa la formación de un disco de fijación.

Material revisado: Cozumel, Mezcalito (FEZA 5882), Chen Río (FEZA 5883).

Padina sp. 2 (Lámina 4)

Descripción: Talo de 3-6 cm de longitud, lámina muy dividida, lobulada, con estípite cilíndrico. De dos capas de células en todo el talo, zona apical con 36-60 μm de grosor, zona media y basal de 60-72 μm grosor, células internas de 31-36 μm de ancho por 50-72 μm de longitud; las externas de 31-34 μm de ancho por 28-70 μm de longitud. Oogonios entre o sobre las células corticales, formando una línea agregada discontinuas o manchones en ambas caras, entre las bandas de pelos feofíceos y con indusio, de 72

μm diámetro. Las bandas de pelos feofíceos tienen distancias desiguales, con un aspecto ancho ($>0.15\text{ mm}$) en forma de cicatriz o visiblemente largos los pelos feofíceos en ambas caras del talo, en ocasiones discretos en la cara interna por la calcificación. Estructuras fértiles sin alternancia con zonas no fértiles entre las bandas de pelos feofíceos. Calcificación ligera en la cara externa, moderado en la cara interna. Fase *Vaughaniella* ausente. Presenta disco de fijación con pelos fibrosos en el estípite.

Material revisado: Cozumel, Mezcalito (FEZA 5884), Punta Morena (FEZA 5885).

Padina sp. 3 (Lámina 5 y 6)

Descripción: Talo hasta 7 cm de longitud, lámina lobada, con estípite cónico. De dos capas de células en todo el talo, zona apical con 24-46 μm de grosor, zona media y basal de 60-67 μm grosor. Oogonios entre o sobre las células corticales, formando una línea agregada, en ocasiones manchones en la cara externa, manchones en la cara interna, sobre las bandas de pelos feofíceos y con indusio, de 80-108 μm diámetro. Las bandas de pelos feofíceos tienen distancias iguales, con un aspecto delgado, visibles en ambas caras o discretos en la cara interna por la calcificación. Estructuras fértiles en la cara externa alternando con zonas no fértiles entre las bandas de pelos feofíceos, en ocasiones sin alternancia. Calcificación moderada en la cara externa, abundante en la cara interna. Fase *Vaughaniella* presente.

Material revisado: Quintana Roo, Punta Piedra (FEZA 5888); Cozumel, Playa Maya (FEZA 5887), Veracruz, Balzapote (FEZA 1223, 1753), Punta Puntillas (FEZA 1760).

Padina sp. 4 (Lámina 7)

Descripción: Talo de 5.6 cm de longitud, lámina muy dividida, lobulada, con estípite cilíndrico. De dos capas de células en todo el talo, zona apical con 16.8 μm de grosor, zona media y basal de 40-72 μm grosor, células internas de 48 μm de ancho por 16.8 μm de longitud; las externas de 31.2 μm de ancho por 57.6 μm de longitud. Esporangios entre o sobre las células corticales, formando una o dos líneas agregadas con manchones en la cara externa, sobre o entre las bandas de pelos feofíceos y con indusio, de 52.8 μm diámetro. Las bandas de pelos feofíceos tienen distancias desiguales, con un aspecto delgado, visible en la cara externa y discreto en la cara interna por la calcificación.

Estructuras fértiles sin alternancia con zonas no fértiles entre las bandas de pelos feofíceos. Calcificación ligera en la cara externa, abundante en la cara interna. Fase *Vaughaniella* ausente.

Material revisado: Quintana Roo, Akumal (FEZA 1759).

Padina sp. 5 (Lámina 8)

Descripción: Talo de 3.1 cm de longitud, lámina poco dividida, lobulada, con estípites cilíndricos. De dos capas de células en todo el talo, zona apical con 24 μm de grosor, zona media y basal de 33.6-38.4 μm grosor, células internas de 16.8 μm de ancho por 40-89 de longitud; las externas de 22 μm de ancho por 64-84 de longitud. Oogonios sobre las células corticales, formando una línea agregada, algunas son discontinuas en la cara externa, sobre o entre las bandas de pelos feofíceos e indusio ausente, de 67.2 μm diámetro. Las bandas de pelos feofíceos tienen distancias iguales, con un aspecto delgado y visibles en cara externa. Estructuras fértiles sin alternancia con zonas no fértiles entre las bandas de pelos feofíceos. Calcificación ligera en la cara externa, moderada en la cara interna. Fase *Vaughaniella* presente.

Material revisado: Quintana Roo, Akumal (FEZA 1758).

Cuadro 5. Comparación de las características morfológicas de los morfotipos distromáticos.

Caracteres	<i>P. sanctae-crucis</i>	Morfotipo 1 (<i>Padina</i> sp. 1)	Morfotipo 2 (<i>Padina</i> sp. 2)	Morfotipo 3 (<i>Padina</i> sp. 3)	Morfotipo 4 (<i>Padina</i> sp. 4)	Morfotipo 5 (<i>Padina</i> sp. 5)
Forma de la lámina	Lobada y estípite cónico	Lobada, poco dividida y estípite cónico	Lobulada, muy dividida y estípite cilíndrico	Lobada y estípite cónico	Lobulada, muy dividida y estípite cilíndrico	Lobada, dividida y estípite cilíndrico
Hábito	Erecto	Erecto	Erecto	Erecto	Erecto	Erecto
Calcificación (CE/CI)	Moderado/abundante	Ligero/moderado-abundante	Ligero/moderado	Moderado/abundante	Ligero/abundante	Ligero/-
Fase <i>Vaughaniella</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente	Ausente	Presente
Presencia de pelos feofíceos	Ambas caras	Ambas caras	Ambas caras	Ambas caras	Ambas caras	Ambas caras
Apariencia de los pelos feofíceos (CE/CI)	Visible/visible o discreto	Visible/visible o discreto	Visible/visible o discreto	Visible/ visible o discreto	Visible/discreto	Visible/-
Distancia entre las bandas de pelos	Igual	Desigual	Desigual	Igual	Desigual	Igual
Aspecto de las bandas de pelos (CE/CI)	Delgada/delgada	Delgado/delgado	Ancha ² /ancha	Delgada/delgada	Delgada/delgada	Delgado/delgado
Posición de los soros en el talo (CE/CI)	Líneas continuas en la CE	Líneas continuas o manchones/manchones	Líneas discontinuas o manchones en ambas caras	Líneas continuas o manchones/manchones	Líneas continuas y manchones en la CE	Líneas continuas o discontinuas en la CE
Soros respecto a las bandas de pelos	Sobre las bandas de pelos	Entre las bandas de pelos	Entre las bandas de pelos	Sobre las bandas de pelos	Sobre o entre las bandas de pelos	Sobre o entre las bandas de pelos
Indusio	Presente	Presente ³	Presente	Presente	Presente	Ausente
Zona fértil	Alternas	Alternas o continua	Continua	Alternas	Continua	Continua
Origen de los soros	Entre o sobre las células corticales	Entre las células corticales	Entre o sobre las células corticales	Entre o sobre las células corticales	Entre o sobre las células corticales	Sobre las células corticales
Otras características distintivas	—	La fase <i>Vaughaniella</i> es más alargada	Pelos fibrosos en zona basal y bandas en forma de cicatriz	—	Presenta dos líneas agregadas de esporangios entre la banda de pelos	Pelos fibrosos en zona basal

¹CE, cara externa; CI, cara interna; ²> 0.15 mm; ³Capa de calcio en zona apical

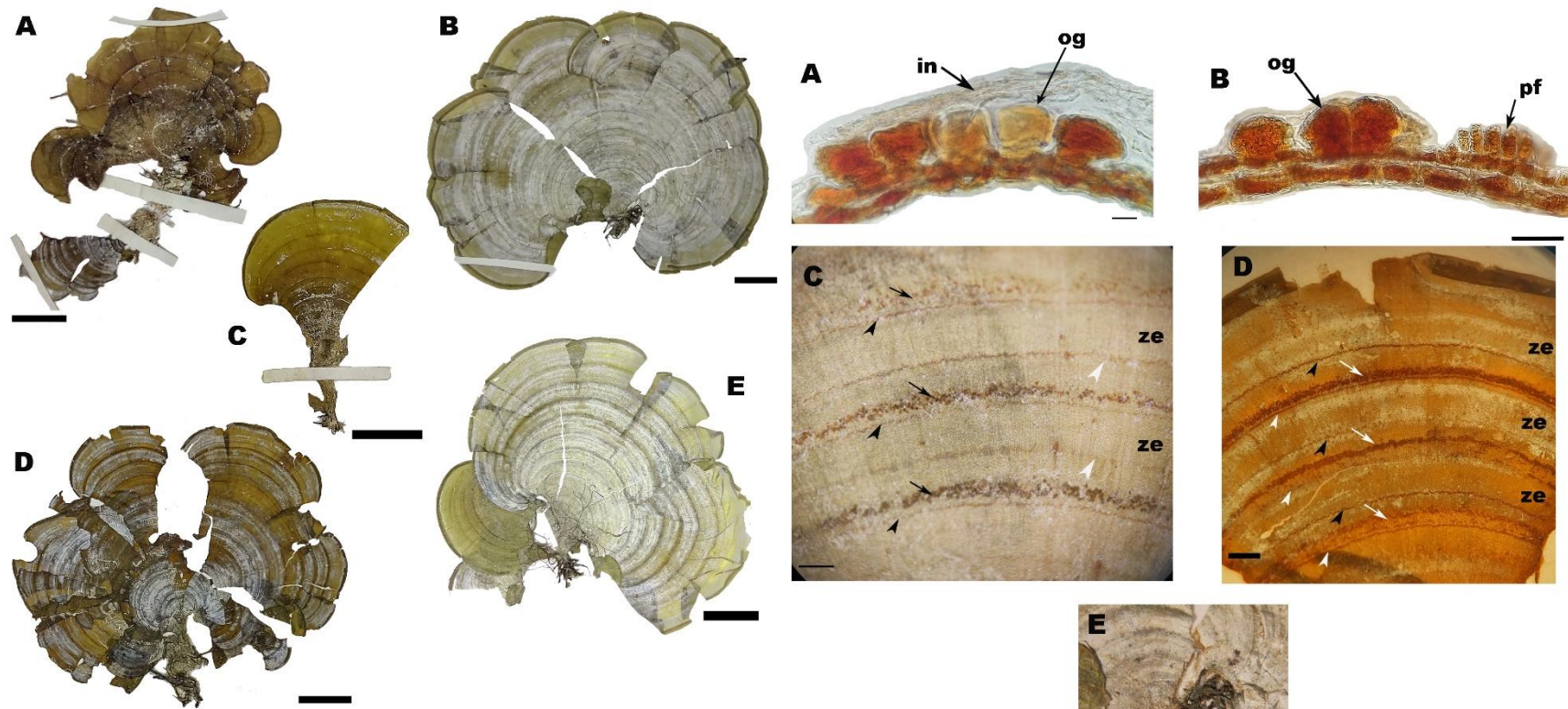


Lámina 1. Hábito de los talos que fueron identificados como *P. sanctae-crucis*; A. FEZA 1221; B. FEZA 1224; C. FEZA 1756; D. FEZA 1754; E. FEZA 1755. Barra= 1 cm.

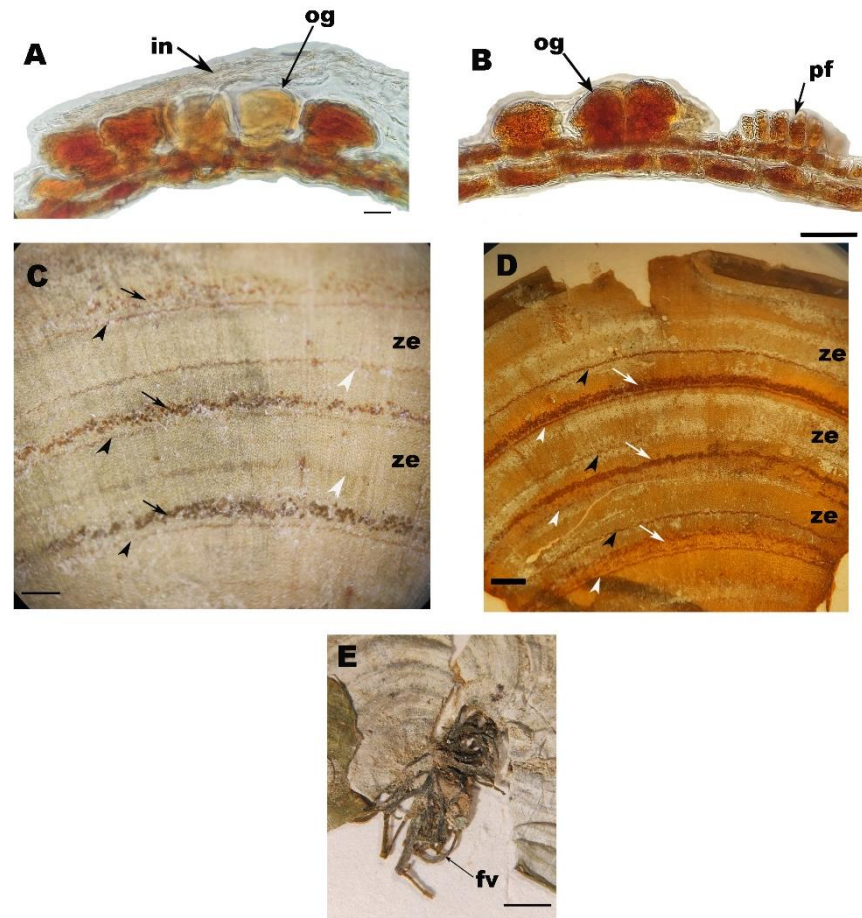


Lámina 2. Morfología interna y externa de los ejemplares de *P. sanctae-crucis*. A. Sección longitudinal de un soro oogonial (og) e indusio (in) (FEZA 1221). Barra=200 μ m; B. Sección longitudinal de un soro oogonial (og) y pelos feofíceos (pf) (FEZA 1754). Barra=100 μ m; C. Cara externa del talo, mostrando la relación alterna de las bandas de pelos feofíceos (puntas de flechas negras en cara externa y puntas de flechas blancas muestran la sombra de la cara interna), zona estéril (ze) y líneas agregadas de oogonios (flechas negras, cara externa) (FEZA 1755). Barra=5 mm; D. Cara interna del talo, mostrando la relación alterna de las bandas de pelos (puntas de flechas negras en cara interna y puntas blancas muestran la sombra de la cara externa), zona estéril (ze) y la sombra de las líneas agregadas de oogonios (flechas blancas, cara externa) (FEZA 1754). Barra=3 mm; E. Fase *Vaughaniella* (fv) (FEZA 1224). Barra=1 cm.

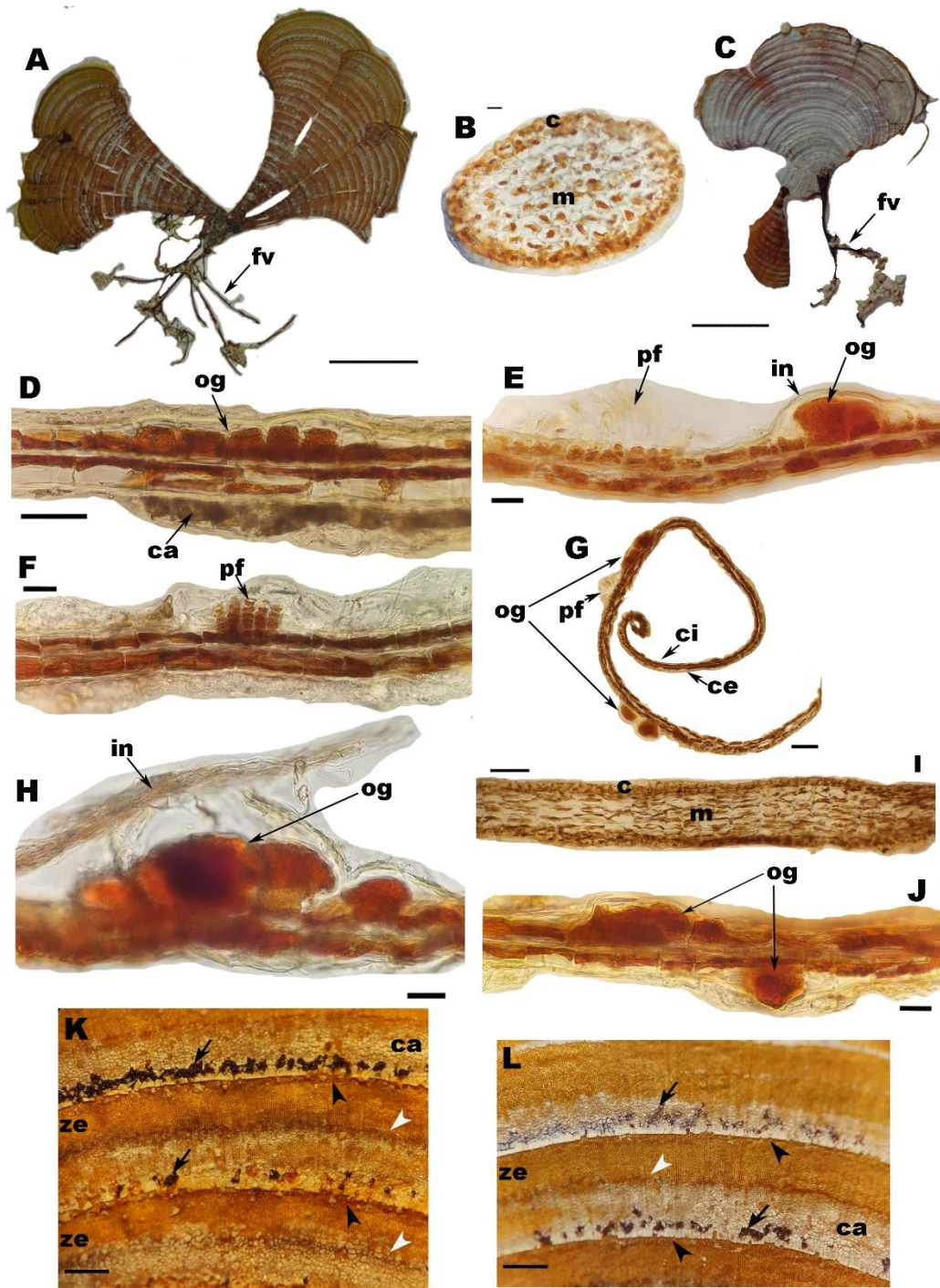


Lámina 3. Morfología interna y externa de los ejemplares de *Padina* sp. 1. A. Hábito del talo, mostrando fase *Vaughaniella* (fv) (FEZA 5883). Barra= 1 cm; B. Sección transversal de la fase *Vaughaniella*, mostrando la corteza (c) y medula (m) (FEZA 5882). Barra= 100 μ m; C. Hábito del talo, mostrando fase *Vaughaniella* (fv) (FEZA 5882). Barra= 1 cm; D. Sección longitudinal del talo, mostrando oogonios (og) y calcificación en la cara interna (ca) (FEZA 5883). Barra= 200 μ m; E. Sección longitudinal del talo, mostrando oogonios (og) con indusio (in) y pelos feoíceos (pf) (FEZA 5883). Barra= 100 μ m; F. Sección longitudinal del talo, mostrando pelos feoíceos (pf) en la cara externa (FEZA 5883). Barra= 100 μ m; G. Sección longitudinal del margen enrollado del talo, mostrando cara interna (ci) y externa (ce) con pelos feoíceos (pf) y oogonios (og) (FEZA 5882). Barra= 300 μ m; H. Sección longitudinal del talo, mostrando oogonios (og) con indusio (in) (FEZA 5883). Barra=100 μ m; I. Sección longitudinal de la fase *Vaughaniella*, mostrando la corteza (c) y medula (m) (FEZA 5882). Barra= 500 μ m; J. Sección longitudinal del talo, mostrando oogonios en ambas caras (og) (FEZA 5883). Barra= 100 μ m; K. Cara externa del talo, mostrando líneas agregadas de oogonios (flechas) y bandas de pelos feoíceos alternas (puntas de flechas negras, cara externa y puntas de flechas blancas muestran la sombra de la cara interna) (FEZA 5883). Barra= 5 mm; L. Cara externa del talo, mostrando las líneas agregadas de oogonios (flecha) con calcificación (ca) y bandas de pelos feoíceos (puntas de flechas negras en cara externa y puntas de flechas blancas muestran la sombra de la cara interna) (FEZA 5883). Barra= 5 mm.

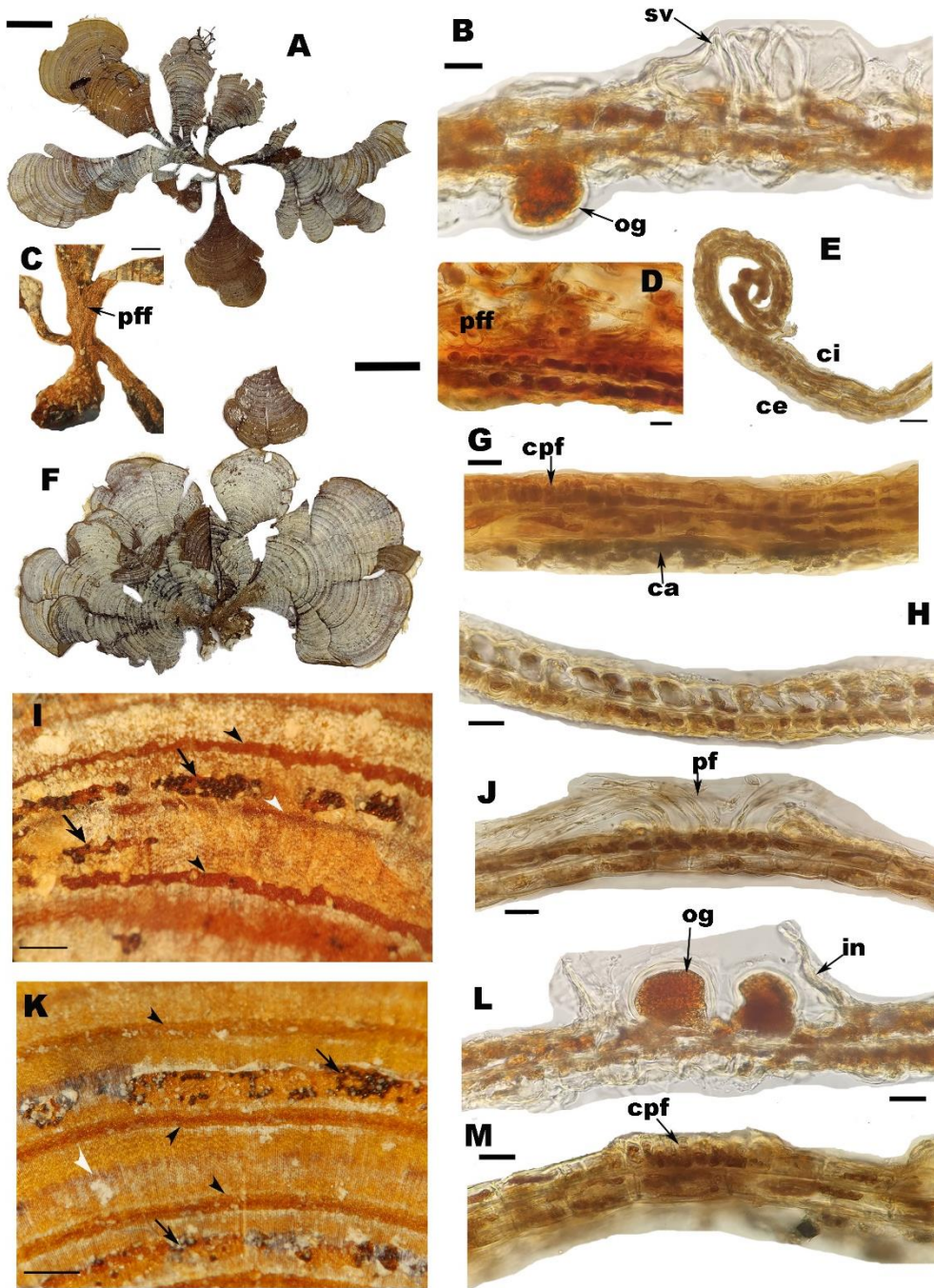


Lámina 4. Morfología interna y externa de los ejemplares de *Padina* sp. 2. A. Hábito del talo (FEZA 5885). Barra= 1 cm; B. Sección longitudinal del talo, mostrando oogonios (og) en la cara externa y en cara interna soro vacío (sv) (FEZA 5885). Barra= 100 μ m; C. Zona basal del talo con pelos feofíceos fibrosos (pff) (FEZA 5885). Barra= 1 mm; D. Sección longitudinal de la zona basal del talo, mostrando pelos feofíceos fibrosos (pff) (FEZA 5884). Barra= 100 μ m; E. Sección longitudinal del margen enrollado del talo, mostrando cara interna (ci) y externa (ce) (FEZA 5884). Barra= 500 μ m; F. Hábito del talo (FEZA 5884). Barra= 1 cm; G. Sección longitudinal del talo, mostrando en la cara externa la cicatriz de los pelos feofíceos (cpf) y en la cara interna presenta calcificación (c) (FEZA 5884). Barra= 100 μ m; H. Sección transversal del talo (FEZA 5884). Barra= 100 μ m; I. Cara interna del talo, mostrando líneas agregadas de oogonios (flechas) y bandas de pelos feofíceos (puntas de flechas negras en cara interna y puntas de flechas blancas muestran la sombra de la cara externa) (FEZA 5885). Barra= 1 cm; J. Sección longitudinal del talo, mostrando banda de pelos feofíceos (pf) en la cara externa (FEZA 5884). Barra= 100 μ m; K. Cara externa del talo, mostrando líneas agregadas de oogonios (flechas) y bandas de pelos feofíceos (puntas de flechas negras en cara externa y puntas de flechas blancas muestran la sombra de la cara interna) (FEZA 5885). Barra= 1 cm; L. Sección longitudinal del talo, mostrando oogonios (og) e indusio (in) (FEZA 5885). Barra= 100 μ m; M. Sección longitudinal del talo, mostrando cicatriz de pelos feofíceos (cpf) (FEZA 5884). Barra= 100 μ m.

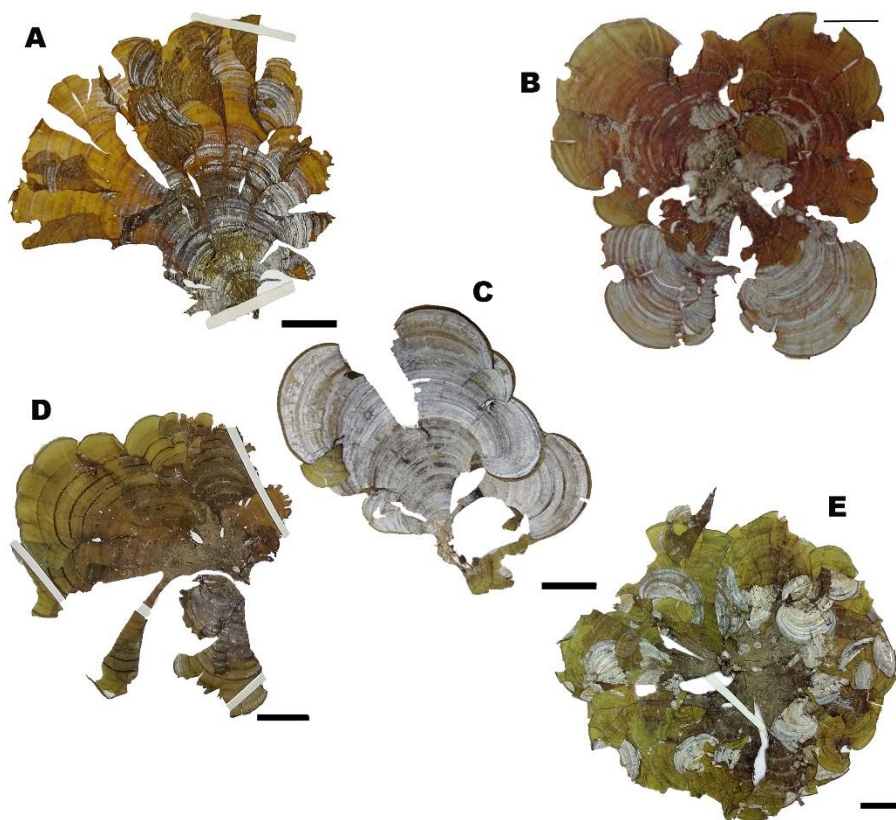


Lámina 5. Hábito de los talos *Padina* sp. 3, A. FEZA 1753, B. FEZA 5887, C. FEZA 5888, D. FEZA 1223, E. FEZA 1760. Barra= 1 cm.

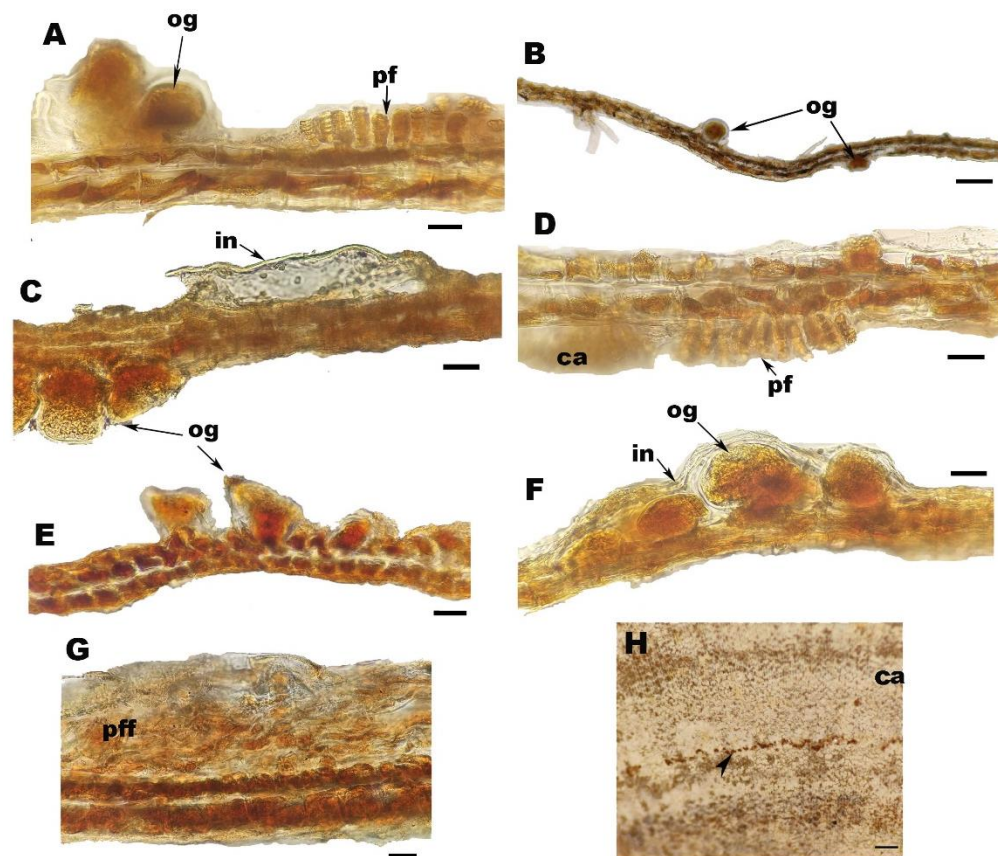


Lámina 6. Morfología interna y externa de *Padina* sp. 3. A. Sección longitudinal del talo, mostrando oogonios (og) y pelos feofoceos (pf) (FEZA 5888). Barra=100 μ m; B. Corte longitudinal del talo, mostrando oogonios (og) en ambas caras (FEZA 1223). Barra=200 μ m; C. Sección longitudinal del talo, mostrando oogonios (og) en la cara externa y en la cara interna se observa el rastro de la línea de soros con indusio (in) (FEZA 5887). Barra= 100 μ m; D. Sección longitudinal del talo, mostrando calcificación (ca) y banda de pelos feofoceos, cara interna (FEZA 5888). Barra=100 μ m; E. Sección transversal del talo, mostrando oogonios (og) (FEZA 5887). Barra= 100 μ m; F. Sección longitudinal del talo, mostrando oogonios (og) con indusio (in) (FEZA 5887). Barra=100 μ m; G. Sección longitudinal del talo, mostrando pelos feofoceos fibrosos (pff) cerca de la zona basal (FEZA 1223) Barra 100 μ m; H. Cara interna del talo con calcificación (ca) y banda de pelos feofoceos (punta de flecha) (FEZA 5888). Barra= 2 cm.

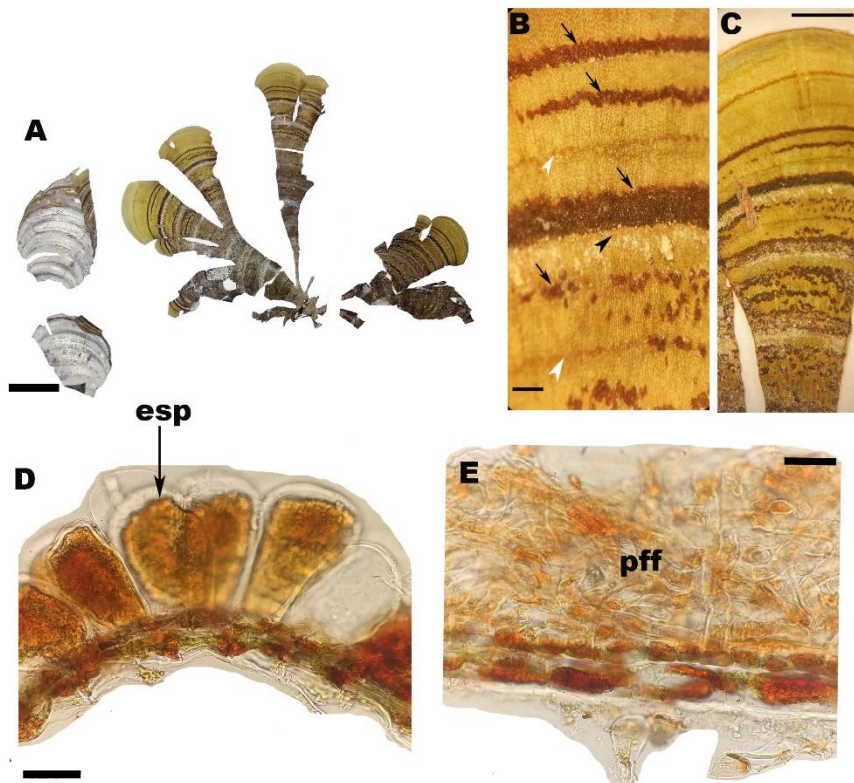


Lámina 7. Morfología interna y externa de los ejemplares de *Padina* sp. 4. A. FEZA 1759. Barra= 1 cm; B. Cara externa del talo, mostrando líneas agregadas de esporangios (flechas negras) y bandas de pelos feofoceos (punta de flecha negra en cara externa y puntas de flechas blancas muestran la sombra de la cara interna). Barra= 3 mm; C. Cara externa del talo con presencia de líneas agregadas de esporangios irregulares. Barra= 5mm; D. Sección longitudinal del talo, mostrando esporangios (esp) en la cara externa. Barra= 50 μ m; E. Sección longitudinal del talo, mostrando pelos feofoceos fibrosos (pff) cerca de la zona basal. Barra= 50 μ m.

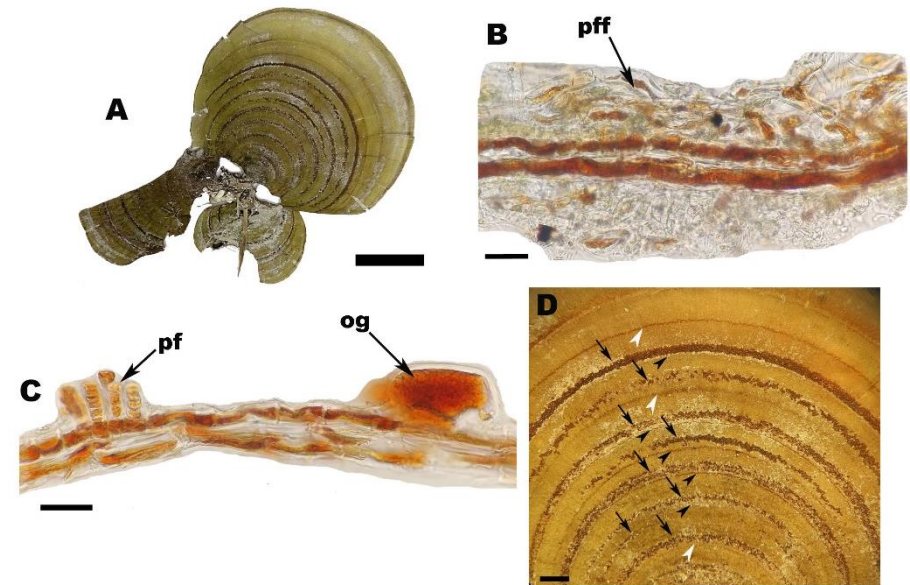


Lámina 8. Morfología interna y externa de los ejemplares de *Padina* sp. 5. A. FEZA 1758. Barra= 1 cm; B. Sección longitudinal del talo, mostrando pelos feofoceos fibrosos (pff) cerca de la zona basal. Barra= 50 μ m; C. Sección longitudinal del talo, mostrando oogonio (og) y de pelos feofoceos (pf). Barra= 50 μ m; D. Cara externa del talo, mostrando líneas agregadas de oogonios continuas (flechas) y bandas de pelos feofoceos (puntas de flechas negras en cara externa y puntas de flechas blancas muestran la sombra de la cara interna). Barra= 3 mm.

Análisis moleculares

Análisis filogenético

La matriz del gen *cox3* consistió en 742 pares de bases y 288 secuencias, de las cuales 15 fueron generadas en este estudio y 273 secuencias provenientes de GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Las topologías de árboles obtenidas en los análisis de inferencia bayesiana (IB) y máxima verosimilitud (MV) fueron congruentes en todas las ramas. Sin embargo, los valores de soporte son menores en MV, por lo que se presentó la topología inferida con IB. En ambos análisis se recuperaron tres clados de las muestras analizadas en este estudio, con valores de apoyo significativos (probabilidad posterior (pp) >0.95 y soporte Bootstrap (sb) >75%) (Figura 7).

El clado I está conformado por *P. sanctae-crucis*, morfotipos *Padina* sp. 3, 4 y 5, pero sin apoyo sb y pp. Su grupo hermano corresponde al clado II que incluye a *Padina* sp. 1 de Mezcalito y Chen Rio (Cozumel), con un soporte alto (pp 1, sb 100%). Los clados I y II no muestran relaciones filogenéticas claras con otras especies de *Padina*. Finalmente, el clado III (pp 1, sb 100%) incluye a *Padina* sp. 2 de Punta Morena y Mezcalito (Cozumel) y tiene como grupo hermano a las secuencias etiquetadas como *P. pavonica* 2 de Portugal. Este grupo está más emparentado con el clado A. Además, *P. sanctae-crucis* es una especie polifilética, porque las secuencias generadas en este estudio no comparten un ancestro inmediato con las secuencias del Pacífico Occidental.

Delimitación de especies

Los métodos ABGD, bPTP y GMYC arrojaron diferentes resultados en la delimitación de especies. ABGD coincide en la delimitación con los tres clados identificados en el árbol filogenético (I, II y III). El análisis de bPTP subdividió en dos grupos genéticos a las muestras de *P. sanctae-crucis*, *Padina* sp. 3, 4 y 5 (clado I); mientras que a *Padina* sp.1 la recuperó como un solo grupo al igual que a *Padina* sp. 2 que corresponden al clado II y III en el análisis filogenético. Por su parte, el análisis de GMYC junta a *P. sanctae-crucis*, *Padina* sp.1, 3, 4 y 5 como un solo grupo genético y mantiene a *Padina* sp. 2 como una especie distinta. Los tres métodos recuperan a *Padina* sp. 2 como una especie independiente de *P. pavonica* 2.

Distancias genéticas

Se seleccionaron seis grupos de secuencias genéticas conforme a los clados obtenidos en el análisis filogenético, donde tres corresponden a las secuencias mexicanas (clado I, II y III), *P.*

pavonica 2 que es grupo hermano del clado III y los dos últimos corresponden a secuencias etiquetadas como *P. sanctae-crucis* del Pacífico (NC y JHF) (Cuadro 6).

Las distancias intraespecíficas fueron nulas en la mayoría de los grupos de secuencias, siendo la excepción el clado I con un valor de 0.63% y *P. sanctae-crucis* JHF con valor de 0.8%, ambos valores obtenidos con el análisis K-2P (Kimura, 1980), por ser el más alto. Por otro lado, los valores interespecíficos más significativos con distancias corregidas son de 5.6% (clado I vs clado II); 7.5% (clado I vs *P. sanctae-crucis* NC); 7.7% (clado I vs *P. sanctae-crucis* JHF) y 9.7% (clado III vs *P. pavonica 2*).

Cuadro 6. Distancias genéticas para el género *Padina* calculadas con distancia p y el modelo K-2P (Kimura, 1980), están separadas por una diagonal. Los números en negrita indican la distancia intraespecífica y los que están en formato regular indican la distancia interespecífica. Valores en porcentaje. Nueva Caledonia (NC), Japón-Hawái-Filipinas (JHF).

	1	2	3	4	5	6
1. Clado II	0/0					
2. Clado III	16/20.7	0/0				
3. Clado I	5.1/5.6	15.7/20.2	0.62/0.63			
4. <i>P. pavonica 2</i>	17.1/22.5	8.4/9.7	15.9/20.5	0/0		
5. <i>P. sanctae-crucis</i> NC	8.7/10.2	16.8/22.1	6.6/7.5	18.1/24.5	0/0	
6. <i>P. sanctae-crucis</i> JHF	6.6/7.5	15.8/20.3	6.8/7.7	16.5/21.5	9.4/11.2	0.79/0.8

DISCUSIÓN

Análisis morfológico

A partir de la revisión morfológica de los ejemplares analizados en este estudio se determinó a *P. sanctae-crucis* por la presencia de fase *Vaughaniella*, carácter que no está presente en *P. haitiensis* y *P. perindusiata* (Ni-Ni-Win et al., 2010; Avila-Ortiz et al., 2022). Por lo tanto, se descarta la presencia de *P. haitiensis* y *P. perindusiata* para la zona de estudio.

Padina sp. 1 es similar a *P. sanctae-crucis* en la estructura del talo, pero difiere principalmente en la fase *Vaughaniella* (rastrera, alargada y sin disco de fijación observable en *Padina* sp. 1; corta junto con disco de fijación en *P. sanctae-crucis*), posición de la línea de soros (en ambas caras *Padina* sp. 1; solo en la cara externa en *P. sanctae-crucis*) y distancia entre la banda de pelos feofíceos (desigual en *Padina* sp. 1; igual en *P. sanctae-crucis*) (Ni-Ni-Win et al., 2010; Avila-Ortiz et al., 2022). Aunque *P. fasciata* también presenta una fase *Vaughaniella* rastrera, se diferencia de *Padina* sp. 1 por la presencia de una línea marrón-rojizo entre la banda de pelos feofíceos (Ni-Ni-Win et al., 2013a).

Padina sp. 2 difiere de las especies registradas para las costas de México por la presencia de estructuras reproductivas en ambas caras del talo y las bandas de pelos feofíceos son anchas (>0.15 mm), ya que en *P. sanctae-crucis*, *P. haitiensis* y *P. perindusiata* solo se presentan líneas de soros en la cara externa y las bandas de pelos feofíceos son delgadas (Ni-Ni-Win et al., 2010; Avila-Ortiz et al., 2022).

Padina sp. 3 es similar a *P. sanctae-crucis*, pero difiere únicamente en la presencia de las estructuras reproductivas respecto a la cara del talo, es decir, *Padina* sp. 3 presenta soros en ambas caras del talo, mientras que *P. sanctae-crucis* solo presenta soros en la cara externa (Ni-Ni-Win et al., 2010; Avila-Ortiz et al., 2022). *Padina* sp. 3 se distingue de otras especies que presentan estructuras reproductivas en ambas caras del talo por la presencia de la fase *Vaughaniella*, carácter ausente en *P. ishigakiensis*, *P. macrophylla* y *P. thivyae* (Abbott y Huisman, 2003; Ni-Ni-Win et al., 2010, 2011, 2013a y 2013b).

Padina sp. 4 es similar a *P. perindusiata*, pero difiere en la calcificación del talo (ligero en la cara externa y abundante en la cara interna en *Padina* sp. 4; ligero en ambas caras del talo en *P. perindusiata*) y soros respecto a la banda de pelos feofíceos (acomodo irregular en *Padina* sp. 4; entre las bandas de pelos feofíceos en *P. perindusiata*) (Ni-Ni-Win et al., 2010; Avila-Ortiz et al., 2022).

Padina sp. 5 es similar a *P. sanctae-crucis*, pero difiere en la zona fértil (continua en *Padina* sp. 5; presenta zonas estériles *P. sanctae-crucis*), indusio (ausente en *Padina* sp. 5; presente en *P. sanctae-crucis*) y presenta pelos fibrosos en la zona basal, carácter ausente en *P. sanctae-crucis*. Se distingue de *P. haitiensis* y *P. perindusiata* por la presencia de fase *Vaughaniella* y la calcificación es ligera en la cara externa y moderada en la cara interna (Ni-Ni-Win et al., 2010; Avila-Ortiz et al., 2022).

Ni-Ni-Win y colaboradores (2021) mencionan como carácter informativo el origen de los soros, es decir, si la estructura reproductiva esta entre o sobre las células corticales. Sin embargo, en el presente estudio no fue posible visualizar este carácter por la falta de hidratación de las células. Además, el carácter “bandas de pelos feofíceos con forma de cicatriz” no es del todo clara, ya que se menciona que es una “banda tenue” sobre la cara del talo. No obstante, en este estudio se interpreta como forma de cicatriz a la diferenciación de las células de pelos feofíceos sin prolongación (Lamina 4M), debido a que solo se han clasificado las bandas de pelos feofíceos respecto a su visualización externa y no anatómica.

Análisis molecular

En el caso del presente estudio *cox-3* no presento deleciones e inserciones y se amplificó sin problemas, debido a que es un marcador adecuado para inferir filogenias del género *Padina*, ya que presenta una tasa de mutación alta (Ni-Ni-Win et al., 2008). Se han secuenciado 23 especies distromáticas de las 30 a nivel mundial debido a las dificultades que se tienen para recolectar nuevos especímenes de la localidad tipo y así completar las descripciones (p. e. *P. haitiensis* y *P. perindusiata*) (Silberfeld et al., 2013; Díaz-Martínez et al., 2016; Ni-Ni-Win et al., 2021). Ni-Ni-Win y colaboradores (2010) no pudieron obtener secuencias de los ejemplares tipo de *P. haitiensis* y *P. perindusiata*. Pero, realizaron una reexaminación de los ejemplares tipos, lo que permitió inferir que los ejemplares del presente estudio no corresponden a estas dos especies. Por lo tanto, la presencia de *P. haitiensis* y *P. perindusiata* en las costas de México es incierta.

Se han obtenido secuencias de *P. sanctae-crucis*, la cual se recupera como una especie polifilética (Silberfeld et al., 2013; Díaz-Martínez et al., 2016; Ni-Ni-Win et al., 2021), debido a que se presentan tres linajes, dos en el Pacífico occidental (Nueva Caledonia, Japón, Hawái y Filipinas) y uno en el Atlántico mexicano. Por lo anterior, es cuestionable que estas secuencias correspondan a dicha especie. A pesar de ello, existe la posibilidad de que las secuencias de

México correspondan realmente a *P. sanctae-crucis* debido a una mayor cercanía geográfica con la localidad del ejemplar tipo (St. Croix, Islas vírgenes; Børgesen, 1914).

En el clado I se observa que las secuencias mexicanas de *P. sanctae-crucis* están relacionadas con las secuencias de los morfotipos *Padina* sp. 3, 4 y 5, lo que indica que se tiene una amplia plasticidad fenotípica. Es probable que esta variación se deba a los factores ambientales (exposición de las olas, herbivoría, la luz, temperatura, etc.) los cuales se ha observado que generan cambios en las macroalgas (Díaz-Pulido et al., 2007). Por ejemplo, Lewis y colaboradores (1987) mencionan que *P. sanctae-crucis* (como *P. jamaicensis*) al estar en constante presión de herbivoría se reduce la forma de abanico y predomina la fase *Vaughaniella*.

Díaz-Martínez y colaboradores (2016) usaron GMYC y PTP para delimitar especies de *Padina* y recuperaron en ambos análisis a las secuencias mexicanas de *P. sanctae-crucis* como una sola especie. Sin embargo, en el presente estudio la implementación bayesiana (bPTP) resultó en la obtención de dos especies en el clado I. Es posible que esta variación se deba a la implementación del algoritmo de PTP o al número distinto de secuencias analizadas. Por otro lado, GMYC presentó una subestimación entre el clado I y II, donde las infiere como una sola especie. No obstante, el clado II y III son soportadas como especies putativas con ABGD y bPTP. Es probable que la diferencia entre GMYC y bPTP se deba a la relación entre el tamaño poblacional y a los tiempos de divergencia de las especies (Lou et al., 2018).

Por otro lado, los resultados de ABGD apoyan a los morfotipos *Padina* sp. 1 y 2 como especies candidatas, ya que se basa en el supuesto de que la distancia genética entre organismos de una misma especie será menor que la divergencia observada entre individuos de diferentes especies. Cabe destacar que el algoritmo ignora las relaciones evolutivas (Andrade et al., 2021), pero, proporciona agrupaciones significativas que son cercanas a las especies reconocidas (Kaplí et al., 2017).

El cálculo de las distancias genéticas fue congruente con los trabajos que ha realizado Ni-Ni-Win et al., (2008, 2010) con el gen *cox3* (p.e. *P. japonica* y *P. sanctae-crucis* con 4.5%). Esta congruencia se vio reflejada en la consistencia de las distancias intraespecíficas e interespecíficas encontradas entre los clados obtenidos en el presente estudio. Por lo tanto, los clados II y III se pueden considerar especies candidatas.

Análisis integrativo

El conflicto que se tenía sobre el concepto de especie está siendo abordado por la visión de las especies como linaje, donde los demás conceptos se han manejado como evidencias secundarias para delimitar especies. Por lo tanto, se ha desarrollado la taxonomía integrativa, la cual ha permitido incorporar las secuencias de ADN al descubrimiento e identificación de especies, manteniendo al mismo tiempo que la taxonomía tradicional sea fundamental para delimitar y comprender a las especies, es decir, que entre mayor sea el número de herramientas se proporciona una visión más amplia sobre el grupo de estudio (Goulding & Dayrat, 2016).

Este enfoque permitió la descripción de dos especies putativas para la isla de Cozumel, lo que las convierte en especies candidatas confirmadas, ya que son dos linajes bien soportados que aún no han sido descritos y nombrados formalmente (Padial, et al., 2010). Es decir, los morfotipos etiquetados como *Padina* sp. 1 y 2 se recuperan como especies putativamente distintas donde los datos morfológicos concuerdan con los moleculares para discernir entre otras especies distromáticas de *Padina*. Además, estos ejemplares hasta el momento se encuentran restringidos en la isla de Cozumel, lo que indica que es probable que se descubra una mayor diversidad de especies de *Padina* en la región (Silberfeld et al., 2013, Ni-Ni-Win, et al., 2021). Finalmente, *cox3* permitió la delimitación integral de los ejemplares analizados. Sin embargo, se recomienda realizar otros estudios para esclarecer lo que está sucediendo con las secuencias mexicanas agrupadas en el clado I (*P. sanctae-crucis*), donde presentan plasticidad morfológica y aún no se confirma su identidad taxonómica.

CONCLUSIONES

La taxonomía tradicional basada en evidencia morfológica no es suficiente para la delimitación de las especies distromáticas del género *Padina*, debido a que son dependientes de las fluctuaciones ambientales.

La diversidad de especies distromáticas del género *Padina* esta subestimada, ya que los resultados infieren en la presencia de dos nuevas especies para la isla de Cozumel (*Padina* sp. 1 y 2). Por lo que es necesario utilizar varias pruebas al momento de analizar especies de este género.

P. sanctae-crucis es la única especie reconocida de las tres especies distromáticas registradas en México, ya que la evidencia morfológica descarta la presencia de *P. haitiensis* y *P.*

perindusiata para las localidades representadas por los morfotipos, aunque su identidad taxonómica requiere confirmación con la obtención de secuencias de la localidad tipo.

REFERENCIAS

- Abbott, I.A. & Huisman, J.M. (2003). New species, observations, and a list of new records of Brown algae (Phaeophyceae) from the Hawaiian Island. *Phycological Research*, 51, 173-185.
- Adanson, M. (1763). *Familles des plantes. Part 2*. Paris: Mo. Bot. Garden.
- Avila-Ortiz, A. & Pedroche, F.F. (2005). El género *Padina* (Dictyotaceae, Phaeophyceae) en la región tropical del Pacífico mexicano. En: Senties, A. y Dreckman, K.M. (Eds.) *Monografías Ficológicas*. Vol. 2. México: UAM-I.
- Avila-Ortiz, A. (2002). *Estudio taxonómico del género Padina Adanson, (Dictyotaceae Phaeophyceae) en las costas del pacífico tropical mexicano*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Avila-Ortiz, A., Díaz-Martínez, S. & Hernández, A.L. (2022). *Guía morfo-anatómica para la determinación taxonómica de la familia Dictyotaceae distribuida en costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe*. México: UNAM, FES Zaragoza.
- Ble, C.D. (2021). *Revisión taxonómica y delimitación de especies mexicanas de Pelegrina Franganillo, 1930 (grupo furcata) (Araneae: Salticidae)*. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, UNAM.
- Børgesen, F. (1914). The marine algae of the Danish West Indies. Part 2. Phaeophyceae. *Dansk Botanisk Arkiv*, 2(2), 68.
- Bringloe, T.T., Starko, S., Wade, R.M., Vieira, C., Kawai, H., De Clerck, O., Coelho, S.M., Destombe, C., Valero, M., Neiva, J., Pearson, G.A., Faugeron, S., Ser rão E.A. & Verbruggen, H. (2020). Phylogeny and Evolution of the Brown Algae. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2-40.
- Carstens, B. C., Pelletier, T. A., Reid, N. M., & Satler, J. D. (2013). How to fail at species delimitation. *Molecular Ecology*, 22, 4369–4383.

- Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D.J., Ostell, J. & Sayers, W.E. (2016). GenBank. *Nucleic Acids Research*, 44, D67-D72. DOI:10.1093/nar/gkv1276.
- Cronquist, A. (1988). *The Evolution and Classification of Flowering Plants*. (2 ed.) New York: Botanic Garden.
- Dawson, E.Y. (1944). The marine algae of the Gulf of California. En *Allan Hancock Pacific Expeditions*, 3 (i-v), 189-432. Los Angeles: University of Southern California Press.
- De la Campa, De G.S. (1965). Notas preliminares sobre un reconocimiento de la flora marina del estado de Veracruz. *Anales Instituto Nacional Investigaciones Biológico-Pesqueras*, 1, 9-49.
- De Luna, E., Guerrero, J.A. & Chew, T.T. (2005). Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética *Hidrobiológica*, 15(3), 351-370.
- De Queiroz, K. (2005). Different species problems and their resolution. *BioEssays*, 27, 1263-1269.
- De Queiroz, K. (2007). Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, 56, 879-886.
- Díaz-Martín, M.A.A. (1997). *Algas pardas (Phaeophyta) en la península de Yucatán*. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Chetumal, Quintana Roo.
- Díaz-Martínez, S. (2008). *Estudio morfométrico y genético-molecular de Padina gymnospora (Kützinger) Sonder*. Tesis de Licenciatura. FES Zaragoza, UNAM.
- Díaz-Martínez, S. (2011). *Evaluación taxonómica de las morfoespecies de Padina (Dictyotaceae) en el Atlántico y Pacífico Tropical de México con base en datos moleculares*. Tesis de Maestría. FES Zaragoza, UNAM.
- Díaz-Martínez, S., Zuccarello, G.C., Chávez, G.A.S., Pedroche, F.F. & Avila-Ortiz, A.G. (2016). Species of *Padina* (Phaeophyceae, Dictyotales) in tropical Mexican waters based on molecular-assisted taxonomy. *Phycologia*, 55, 673–687.
- Díaz-Pulido, G., Villamil, L. & Almanza, V. (2007). Herbivory effects on the morphology of the brown alga *Padina boergesenii* (Phaeophyta). *Phycologia*, 46(2), 131-136.

- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*. 19, 11-15.
- Dreckmann, K. M. (1998). *Clasificación y Nomenclatura de las Macroalgas Marinas Bentónicas del Atlántico Mexicano*. México: CONABIO.
- Duvaud, S., Gabella, C., Lisacek, F., Stockinger, H., Ioannidis, V. & Durinx, C. (2021). Expasy, the Swiss Bioinformatics Resource Portal, as designed by its users. *Nucleic Acids Res*, 49(W1), W216-W227. DOI:10.1093/nar/gkab225.
- Fujisawa, T. & Barraclough, T.G. (2013). Delimiting species using single-locus data and the generalized mixed yule coalescent approach: a revised method and evaluation on simulated data sets. *Syst. Biol.*, 62(5), 707-724.
- Gaillard, J. (1975). *Padina sanctae-crucis* Boergesen, *Padina japonica* Yamada, *Padina haitiensis* Thivy et leurs affinités. *Botaniste* 57, 85-103.
- García-García, A.M.E., Cabrera-Becerril, E., Núñez-Reséndiz, M.L., Dreckmann & Senties, A. (2021). Actualización taxonómica de las algas pardas (Phaeophyceae, Ochrophyta) marinas bentónicas del Atlántico mexicano. *Acta Botánica Mexicana*, 1-25.
- Garza-Barrientos, M.A. (1976). Primeras consideraciones referentes a la flora marina del sureste de la república mexicana. Mem. I Reun. Lat. Cienc. Technol. Ocean. México. 210-239.
- Goulding, T.C. & Dayrat, B. (2016). Integrative taxonomy: ten years of practice and looking into the future. *Archives of zoological museum of Lomonosov Moscow state university*, 54, 116-133.
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. (2023). AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>.
- Hauck, F. (1887). Ueber einige von J.M. Hildebrandt im Rothen Meere und Indischen Ocean gesammelte Algen III, IV. *Hedwigia*, 26, 18-45.
- Humm, J.M. & Hildebrand, H.H. (1962). Marine algae from the Gulf coast of Texas and Mexico. *Bulletin of Marine Sciences*, 8, 227-268.

- Jukes, T.H., & Cantor, C.R. (1969). Evolution of Protein Molecules. En Munro, H.N., (Ed.) *Mammalian Protein Metabolism*, 21-132. New York: Academic Press.
- Kapli, P., Lutteropp, S., Zhang, J., Kobert, K., Pavlidis, P., Stamatakis, A. & Flouri, T. (2017). Multi-rate Poisson tree processes for single- locus species delimitation under maximum likelihood and Markov chain Monte Carlo. *Bioinformatics*, 33(11), 1630–1638.
- Kim, C.S. (1964). *Marine algae of Alacrán reef, southern Gulf of Mexico*. Tesis doctoral. Duke University. Durham.
- Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16, 111-120.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., y Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35,1547-1549.
- Lanfear, R., Wright, P.B., Senfeld, T., & Calcott B. (2016). Partition Finder 2: New Methods for Selecting Partitioned Modelos of Evolution for Molecular and Morphological Phylogenetic Analyses. *Molecular biology and evolution*. 34(3), 772-773.
- Leliaert, F., Verbruggen, H., Vanormelingen, P., Steen, F., López-Bautista, J.M., Zuccarello, G.C. & De Clerck, O. (2014). DNA-based species delimitation in algae. *European Journal of Phycology*, 49:2, 179-196.
- Lewis, S.M., Norris, J.N. & Searles, R.B. (1987). The Regulation of Morphological Plasticity in Tropical Reef Algae by Herbivory. *Ecology*, 68, 636–641.
- Linnaeus, C. (1753). *Species plantarum*. (1^{er} ed.) London: Ray Society.
- Littler, D.S. & Littler, M.M. (2000). *Caribbean reef plants. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico*. Washington: Offshore Graphics.
- Luo, A., Ling, C., Ho, S. Y., y Zhu, C. D. (2018). Comparison of methods for molecular species delimitation across a range of speciation scenarios. *Systematic Biology*, 67(5), 830-846.

- Maddison, W. P. and D.R. Maddison. 2021. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.70. <http://www.mesquiteproject.org>
- McCoy, S.J., Krueger-Hadfield, S.A., & Mieszkowska, N. (2020). Evolutionary phycology: toward a macroalgal species conceptual framework. *Journal of Phycology*, 1-10.
- Mendoza-González, C., Mateo-Cid, L.E., García-López, D.Y., Acosta-Calderón, J.A., Vázquez-Rodríguez, A., Hernández-Casas, C.M., Gerardo, A. & Garduño-Acosta, A. (2016). Marine seaweeds of the Yucatan Peninsula: Diversity, economic importance and conservation. En Riosmena-Rodríguez, R. (Ed.), *Marine Benthos: Biology, Ecology Functions, and Environmental Impact*, 83-138. New York: Nova Science Publishers Inc.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T. (2010). "Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees" in Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 14 Nov. 2010, New Orleans, LA pp 1 - 8. DOI: 10.1109/GCE.2010.5676129.
- Mishler, B.D. (1985). The morphological, developmental, and phylogenetic basis of species concepts in bryophytes. *The Bryologist*, 88, 207-214.
- Morrone, J. (2013). *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones*. México: las prensas de las ciencias.
- Morrone, J.J. (2000). *El lenguaje de la cladista*. México: las prensas de las ciencias.
- Morrone, J.J. (2022). *El laberinto de la sistemática filogenética*. México: las prensas de las ciencias.
- Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Arai, S., Uchimura, M., Abbott, I. A. & Kawai, H. (2008). Three new records of *Padina* in Japan based on morphological and molecular markers. *Phycological Research*, 56, 288–300.
- Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Arai, S., Uchimura, M., Prathep, A., Draisma, S.G.A., Soe-Htun, U. & Kawai, H. (2010). Four new species of *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) from the western Pacific Ocean, and reinstatement of *Padina japonica*. *Phycologia*, 49, 136–153.
- Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Arai, S., Uchimura, M., Prathep, A., Draisma, S.G.A., Phang, S. M., Abbott, I. A., Millar, A.J.K. & Kawai, H. (2011a). A taxonomic study of the genus *Padina*

(Dictyotales, Phaeophyceae) including the description of four new species from Japan, Hawaii and the Andaman Sea. *Journal of Phycology*, 47, 1193–1209.

Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Draisma, S.G.A., Furnari, G., Meinesz, A. & Kawai, H. (2011b). *Padina ditristromatica* sp. nov. and *Padina pavonicoides* sp. nov. (Dictyotales, Phaeophyceae), two new species from the Mediterranean Sea based on morphological and molecular markers. *European Journal of Phycology*, 46, 327–341.

Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Draisma, S.G.A., Lim, P.E., Phang, S.M. & Kawai, H. (2013a). Taxonomy of the genus *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) based on the morphological and molecular evidence, with a key to species identification. En Phang, S.M. & Lim P.E., (Ed). *Taxonomy of Southeast Asian Seaweeds II*, 119–174. Institute of Ocean and Earth Sciences: University of Malaya, Kuala Lumpur.

Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Draisma, S.G.A., Verheij, E., Prud'homme van Reine W.F., Lim P.E., Phang, S.M. & Kawai, H. (2012). Morphological and molecular evidence for two new species of *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae), *P. sulcata* and *P. calcarea*, from the central Indo-Pacific. *Phycologia*, 51, 576–585.

Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Kato A., Shimabukuro, H., Uchimura, M., Kawai, H. & Tokeshi, M. (2020). Global diversity and geographic distributions of *Padina* species (Dictyotales, Phaeophyceae): new insights based on molecular and morphological analyses. *Journal of Phycology*, 57(2), 454-472.

Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Kato, A. & Kawai, H. (2017). Two new species of *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) from southern Japan, *P. ogasawaraensis* sp. nov. and *P. reniformis* sp. nov., based on morphology and molecular markers. *Phycologia*, 57, 20–31.

Ni-Ni-Win, Sun, Z.M., Hanyuda T., Kurihara, A., Millar, A.J.K., Gurgel, C.F.D. & Kawai, H. (2013b). Four newly recorded species of the calcified marine brown macroalgal genus *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) for Australia. *Australian Systematic Botany*, 26, 448–465.

Ni-Ni-Win, Wai, M. K., Geraldino, P. J. L., Liao, L. M., Aye, C. T. P. P., Mar, N. N., Hanyuda, T., Kawai, H., & Tokeshi, M. (2021). Taxonomy and species diversity of *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) from the Indo-Pacific with the description of two new species. *European Journal of Phycology*, 1–17.

- Núñez-Reséndiz, M., Sentíes, A., Meave del Castillo, M., & Zamudio-Reséndiz, M. (2019). *Sistemática filogenética aplicada a la ficología marina*. México: UAM.
- Ortega M., Godínez, J.L. & Garduño, G. (2001). *Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe*. Cuadernos 34. México: Instituto de Biología. UNAM.
- Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I., Vences, M. (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7, 1–14.
- Papenfuss, G.F. (1977). Review of the genera of Dictyotales (Phaeophycophyta). *Bulletin of the Japanese Society for Phycology*, 25 (suppl.), 271-287.
- Pedroche, F. F., & Sentíes, A. (2020). Diversidad de macroalgas marinas en México. Una actualización florística y nomenclatural Sociedad Mexicana de Ficología. *Cymbella* 6(1), 4–55.
- Peña, C. (2011). Aproximación a métodos de análisis filogenéticos. *Bioinformate* 18(2), 1–29.
- Puillandre, N., Lambert, T., Brouillet, S., & Achaz, G. (2012). ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Molecular Ecology*, 21, 1864–1877.
- Rambaut, A., (2018). FigTree. Version 1.4.4. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh, Edinburgh. Available from: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A., (2018). Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, syy032. DOI: 10.1093/sysbio/syy032.
- Rannala, B., y Yang, Z. (2020). Species delimitation. En Scornavacca, C., Delsuc, F., & Galtier, N. (Ed). *Phylogenetics in the Genomic Era*, 5.5:1-5.5:18. Evolutionary Biology.
- Sánchez, R.M.E. (1980). Ficoflora del sustrato rocoso de las costas del Golfo de México, México. Bolm. Inst. Oceanogr., S. Paulo, 29, 347-350.
- Silberfeld, T., Bittner L., Fernandez-Garcia, C., Cruaud, C., Rousseau, F., de Riviers, B., Leliaert, F., Payri, C.E. & De Clerck, O. (2013). Species diversity, phylogeny and large-scale biogeographic patterns of the genus *Padina* (Phaeophyceae, Dictyotales). *Journal of Phycology*, 49, 130–142.

- Silva, P.C., Meñez, E.G. & Moe, R.L. (1987). Catalog of the benthic marine algae of the Philippines. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 27, 1-179.
- Suchard, M.A., Lemey, P., Baele, G., Ayres, D.L., Drummond, A.J. & Rambaut, A. (2018). Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10 *Virus Evolution* 4, vey016. DOI:10.1093/ve/vey016.
- Tang, C.Q., Humphreys, A.M., Fontaneto, D., Barraclough, T.G., y Paradis, E. (2014). Effects of phylogenetic reconstruction method on the robustness of species delimitation using single-locus data. *Methods Ecol Evol*, (10), 1086-1094.
- Taylor, W.R. (1945). Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. En *Allan Hancock Pacific Expeditions* 12. Los Angeles: University of Southern California Press.
- Taylor, W.R. (1960). *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas*. The University of Michigan Press. Ann Arbor, Michigan.
- Thivy, F. (1945). *A revision of the genus Padina Adans*. Tesis doctoral. Dissertation. Ann Arbor University of Michigan.
- Yang, Z. & Rannala, B. (2012). Molecular phylogenetics: Principles and practice. *Nature*, 13, 303-314.
- Zhang, J. X., Kapli, P., Pavlidis, P., & Stamatakis, A., (2013). A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, 29, 2869-2876.

ANEXOS

Anexo 1. Otros ejemplares distromáticos mexicanos disponibles en GenBank.

Especie	Acceso GenBank	Localidad	Voucher
<i>P. sanctae-crucis</i>	HG9744221	Balzapote	FEZA 1223
	HG9744191	Balzapote	FEZA 1753
	HG9744171	Akumal	FEZA 1759
	HG9744181	Mahahual	FEZA 1221
<i>Padina</i> sp. 1	HG9744201	Punta puntillas	FEZA 1226
	HG9744211	Punta puntillas	FEZA 1760

Anexo 2. Secuencias descargadas de GenBank.

Especie	Acceso GenBank	Localidad	Voucher
<i>P. antillarum</i>	HG974423	México	FEZA 825
	HG974424	México	FEZA 1744
	JQ363931		
	JQ363933		
	JQ363934		
	JQ363932		
	JQ363930		
	LN831833		
<i>P. arborescens</i>	JQ363941		
	JQ363938		
	JQ363937		
	JQ363935		
	JQ363940		
	JQ363939		
	AB358939	Japón	
	AB358940	Japón	
<i>P. australis</i>	AB358941	Japón	
	AB690280		
	AB489953		
	AB512564		
	AB489954		
	AB512565		
	AB512566		
	AB512563		
	LC521747		
	LC487966		
	LC487965		
	LC487964		
	LC487963		
	LC487962		
	JQ363944		
	JQ363943		
JQ363942			
<i>P. boergesenii</i>	HG974414	México	FEZA 1748
	HG974416	México	FEZA 1747
	HG974415	México	FEZA 1746
	AB844683		
	JQ363951		
	JQ363948		
	JQ363947		
	JQ363950		
	JQ363946		

	JQ363953		
	LN831839		
	LN612761		
	LN612763		
	LN612762		
	LN831837		
<i>P. boryana</i>	AB512572		
	AB512571		
	AB512567		
	AB512568		
	AB512570		
	JQ363955		
	JQ363954		
	LC219369		
	LC487969		
	LC487968		
	LC487967		
	LC521750		
	LC521749		
	LC521748		
<i>P. calcarea</i>	AB671210		
	AB671208		
	AB690281		
<i>P. caulescens</i>	HG974394	México	AGAO 33
<i>P. crassa</i>	AB358943	Japón	
	JQ363959		
	JQ363960		
<i>P. crispata</i>	HG974413	México	FEZA 1792
	HG974412	México	FEZA 1793
<i>P. concrescens</i>	HG974396	México	FEZA 1776
	HG974395	México	FEZA 1777
	JQ363956		
	JQ363958		
<i>P. durvillei</i>	HG974397	México	AGAO 15
	HG974398	México	FEZA 1775
	JQ363962		
	JQ363963		
	JQ363961		
	JQ363964		
<i>P. elegans</i>	AB820953		
<i>P. fasciata</i>	LC521754		
	AB489955		
<i>P. fraseri</i>	AB548397		

	AB690282		
<i>P. glabra</i>	JQ363965		
<i>P. gracilis</i>	LC521753		
	LC521752		
	LC521751		
<i>P. gymnospora</i>	HG974403	México	FEZA 951
	HG974409	México	FEZA 1741
	HG974405	México	SDM ext 92
	HG974406	México	FEZA 843
	HG974404	México	FEZA 829
	HG974408	México	FEZA 1220
	HG974407	México	FEZA 842
	JQ363966		
	JQ363969		
	JQ363973		
	JQ363968		
	JQ363971		
	JQ363974		
	JQ363972		
	JQ363967		
	AB820959		
	AB820958		
	AB820957		
	AB820956		
	AB820955		
	AB820954		
	JQ363970		
<i>P. imbricata</i>	LC487970		
	LC487971		
	LC487972		
<i>P. ishigakiensis</i>	AB512577		
	AB512576		
	AB512573		
	AB512575		
<i>P. japonica</i>	AB358942	Japón	
<i>P. jonesii</i>	JQ363975		
<i>P. lata</i>	LC521757		
	LC521755		
	LC521758		
	LC521756		
<i>P. lutea</i>	LC487973		
	LC487974		
	LC487975		

<i>P. macrophylla</i>	JQ363982		
	JQ363976		
	JQ363978		
	JQ363977		
	AB690283		
	AB512580		
	AB512578		
	JQ363981		
<i>P. melemele</i>	AB358945	Japón	
	JQ363985		
	JQ363987		
	JQ363993		
	LN831844		
	JQ363986		
	AB358947		
	JQ363984		
	JQ363991		
	JQ363983		
	JQ363990		
	JQ363992		
	JQ363988		
	JQ363989		
<i>P. maroensis</i>	AB512582		
<i>P. mexicana var erecta</i>	HG974401	México	AGAO 29
	HG974400	México	FEZA 1768
<i>P. mexicana var mexicana</i>	HG974402	México	FEZA 1761
<i>P. minor</i>	AB358948	Japón	
	AB358949		
	AB489958		
	JQ363994		
	KM598282		
<i>P. moffittiana</i>	AB358951	Hawái	
	AB358950	Japón	
	AB358952	Hawái	
	JQ363997		
	AB690284		
	JQ363998		
	AB690285		
	JQ363999		
<i>P. moffittianoides</i>	LC487976		
	LC487977		
	LC487978		
	LC487979		

<i>P. nitida</i>	AB358944	Japón
	AB358946	Japón
	LC493178	
<hr/> <i>P. ogasawaraensis</i>	LC219367	
<hr/> <i>P. okinawaensis</i>	JQ364002	
	AB489967	
	JQ364008	
	JQ364001	
	LC521760	
	JQ364003	
	LC521761	
	LC521762	
	LC521759	
	LC521763	
	AB489959	
	JQ364009	
	JQ364010	
	JQ364000	
	JQ364006	
	JQ364005	
	JQ364007	
	AB691762	
	AB489968	
	AB489966	
	AB489965	
	AB489964	
	AB489962	
<hr/> <i>P. pavonica</i>	EU681454	
	JQ364011	
	JQ364018	
	JQ364016	
	JQ364014	
	JQ364013	
	AB512592	
	AB512591	
	AB512590	
	AB512589	
	AB512588	
	AB512587	
	AB512586	
	AB512585	
	JQ364019	
<hr/>	JQ364015	

	JQ364020		
	JQ364017		
<i>P. pavonicoides</i>	AB602787		
	AB602788		
	AB602786		
<i>P. ramonribae</i>	HG974411	México	FEZA 1781
	HG974410	México	FEZA 1787
<i>P. reniformis</i>	LC219368		
<i>P. ryukyuana</i>	AB358953	Japón	
	LC521764		
	LC521765		
	LC521766		
<i>P. sanctae-crucis</i>	JQ364023	Nueva Caledonia	
	AB489969	Japón	
	JQ364024	Nueva Caledonia	
	JQ364022	Filipinas	
	AB489970	Japón	
	AB489971	Hawái	
<i>P. somalensis</i>	JQ364025		
<i>Padina</i> sp.	AB690286		
<i>Padina</i> sp. 1	JQ364027		
	JQ364026		
	JQ364028		
<i>Padina</i> sp. 2	HG974399	México	FEZA 1774
	JQ364029		
<i>Padina</i> sp. 3	JQ364032		
	JQ364031		
<i>Padina</i> sp. 4	JQ364033		
<i>Padina</i> sp. 5	JQ364035		
<i>Padina</i> sp. 6	JQ364036		
<i>P. stipitata</i>	JQ364038		
	JQ364037		
<i>P. sulcata</i>	AB671214		
	AB671212		
	AB671213		
<i>P. terricolor</i>	LC521768		
	LC521767		
	AB489973		
	LC521769		
<i>P. thivyae</i>	AB358954	Japón	
<i>P. tetrastromatica</i>	AB512594	Indonesia	
	AB512593	Tailandia	
	LC521770		

	AB512595	
<i>P. undulata</i>	AB489976	
<i>P. usoehtunii</i>	AB512599	
	LC521771	
	AB512597	
	AB512596	
<i>Dictyopteris muelleri</i>	JQ364039	
<i>Dictyota dichotoma</i>	AB358937	Japón
<i>Lobophora</i> sp.	AB358938	Japón