



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
SISTEMÁTICA

**Estudio molecular en las algas pardas (Phaeophyceae) del  
Atlántico mexicano**

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**LISANDRO HERNANDEZ ANAYA**

**TUTOR PRINCIPAL: DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ**

Instituto de Biología, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. ALEJANDRINA GRACIELA AVILA ORTIZ**

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. JOSE FRANCISCO FLORES PEDROCHE**

Universidad Autónoma Metropolitana UAM, Unidad Lerma

**MÉXICO, CDMX DICIEMBRE 2019**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
SISTEMÁTICA

**Estudio molecular en las algas pardas (Phaeophyceae) del  
Atlántico mexicano**

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**LISANDRO HERNANDEZ ANAYA**

**TUTOR PRINCIPAL: DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ**

Instituto de Biología, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. ALEJANDRINA GRACIELA AVILA ORTIZ**

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. JOSE FRANCISCO FLORES PEDROCHE**

Universidad Autónoma Metropolitana UAM, Unidad Lerma

**MÉXICO, CDMX DICIEMBRE 2019**

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

OFICIO CPCB/1102/2019

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **30 de septiembre de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** del estudiante **HERNANDEZ ANAYA LISANDRO** con número de cuenta **410042902** con la tesis titulada "Estudio molecular en las algas pardas (*Phaeophyceae*) del Atlántico mexicano", realizada bajo la dirección del **DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. HILDA PATRICIA LEON TEJERA  
Vocal: DRA. LIDIA IRENE CABRERA MARTÍNEZ  
Secretario: DRA. ALEJANDRINA GRACIELA ÁVILA ORTÍZ  
Suplente: DRA. LUZ ELENA MATEO CID  
Suplente: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**A T E N T A M E N T E**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 7 de noviembre de 2019

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**

  
**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



c. c. p. Expediente del alumno

**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**UNIDAD DE POSGRADO**  
Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX  
Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

## **Agradecimientos institucionales**

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas** de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)** por el apoyo financiero otorgado durante los estudios de posgrado.

Al **Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT)** por el financiamiento del Proyecto IN225416 “Código de barras de la Clase Phaeophyceae distribuida en el Golfo de México”.

Al **Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP)** por el financiamiento para presentar los avances de la tesis en el XI Congreso de Ficología de Latinoamérica y el Caribe, IX Reunión Iberoamericana de Ficología.

A la **Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (FESZ)** por el apoyo para las prácticas de campo.

A los miembros de mi comité tutor por las observaciones, correcciones y aportaciones durante los tutorales y al manuscrito final.

A mi tutor, **Dr. Gerardo Adolfo Salazar Chávez** del Instituto de Biología, UNAM por la asesoría en el trabajo de laboratorio.

A la **Dra. Alejandrina Graciela Avila** por su ayuda en el trabajo de laboratorio y revisión morfológica de los ejemplares.

Al **Dr. J. Francisco Flores Pedroche** por sus revisiones y aportaciones constantes al trabajo de tesis.

## **Agradecimientos a título personal**

A la **Universidad Nacional Autónoma de México**, al **Instituto de Biología** (IBUNAM) y a la **FES Zaragoza** por la excelencia en la calidad académica que me han brindado durante mis estudios de Posgrado.

Al **Dr. Gerardo A. Salazar Chávez** quien aceptó dirigir mi tesis, aunque mi trabajo fuera con algas marinas, aconsejándome a hacer excelente mi trabajo y alentándome a ser de los mejores en mi área.

Al **Dr. Francisco F. Pedroche** quien me apoyo y estuvo al pendiente de mi trabajo, constantemente revisándolo y enviándome sus observaciones. Gracias por preocuparse para que yo culminara este proceso.

A la **Dra. Alejandrina Graciela Avila Ortiz** quien me guío en el camino de las algas y brindarme su punto de vista y experiencia para mejorar en lo personal, académico y laboral.

A los miembros de mi jurado: **Dra. Hilda León Tejera, Dra. Lidia I. Cabrera Martínez, Dra. Luz Elena Mateo Cid, Dra. Alejandrina G. Avila Ortiz** y al **Dr. David N. Espinosa Organista** por sus observaciones para mejorar el manuscrito.

Al **Dr. Sergio Díaz Martínez** quien me encamino desde la licenciatura y me siguió asesorando en mi proyecto de tesis de Maestría a distancia, siempre estuvo disponible para aclarar varias dudas y con quien espero seguir colaborando.

A la **Dra. Lidia Irene Cabrera Martínez** por su ayuda en el Laboratorio de Sistemática molecular de plantas del Instituto de Biología, UNAM (IBUNAM). Gracias por compartir sus conocimientos y experiencia para lograr los objetivos de nuestras investigaciones.

A la **Dra. Laura Márquez Valdelamar** del Laboratorio de Secuenciación Genómica de la Biodiversidad y de la Salud, IBUNAM ,por su ayuda en la secuenciación de las muestras.

A mis profesores del Posgrado en Ciencias Biológicas por haber compartidos sus conocimientos y por ser accesibles para consultarlos durante nuestras investigaciones.

A los Biólogos **Arturo Ubaldo Fuentes** y **Sergio Erick Ávila López** por haberme apoyado en la elaboración de preparaciones semipermanentes y en la revisión morfológica

Al profesor **Marco Antonio Hernández Muñoz** por ser el micoamigo que todos quisieran tener, gracias por compartir sus conocimientos y aventuras, espero seguir colaborando con usted.

A los integrantes del Laboratorio de Ficología del Herbario FEZA (Ficobanda); **Arturo, Sergio, Laura, Andrea, Karen** con quienes pasé momentos muy divertidos en el laboratorio y en las prácticas de campo. Es muy grato pasar tiempo con ustedes y espero seguir explorando con ustedes este mundo increíble de la Ficología.

A mis amigos del posgrado **Sara Ramírez, Oscar Villafranco, Gaby Espino, Tania**, que iniciamos una aventura juntos, algunos de Maestría y otros de Doctorado, pero en el mismo barco, siempre compartiendo experiencias en el aula y laboratorio.

Finalmente, a **Laura, Memo, Ángel, Katia, Cecilia, Brenda**, por apoyarme durante este proceso, gracias por siempre darme consejos y estar al pendiente para terminar este proceso.



## Dedicatoria

Este trabajo lo inicié sin imaginar las aventuras que me esperarían durante mi estancia en mi *Alma Mater*, ha sido esfuerzo desde hace muchos años de mis alumnos, compañeros, amigos y familia a quienes dedico esta investigación por su apoyo, paciencia e interés de aprender.

Dedicado a mis padres *Felipe Hernández* e *Isabel Anaya* y a mis hermanos con quien inicié esta aventura desde la Licenciatura y quienes me han apoyado desde el inicio.

A mis sobrinos *José Miguel*, *Salvador* y *Omar*, me han enseñado que no importa que obstáculos se presenten uno debe prepararse y esforzarse por salir a delante.

## Contenido

Resumen	1
Abstract	2
Introducción general	3
Capítulo I Aproximación a la taxonomía molecular de algas pardas en la costa atlántica de México	6
1. Introducción	6
2. Hipótesis	8
3. Objetivos	8
4. Antecedentes	9
5. Material y método	10
5.1 Área de estudio	10
5.2 Recolección y preparación del material ficológico	11
5.3 Identificación del material ficológico	11
5.4 Métodos moleculares	11
5.4.1 Extracción de DNA	11
5.4.2 Amplificación y secuenciación de DNA	12
5.4.3 Edición y alineamiento de las secuencias de DNA	13
5.5 Análisis filogenéticos	13
6. Resultados	15
6.1 Identificación de morfoespecies	15
6.2 Matrices moleculares	15
6.3 Resultados del análisis del gen COI	16
6.4 Resultados del análisis del gen <i>rbcl</i>	24
7. Discusión	37
7.1 Comparación de las relaciones recuperadas con los genes COI y <i>rbcl</i>	37
7.2 Especies recuperadas con datos moleculares	37
8. Conclusiones	45

Capítulo II La taxonomía molecular revela plasticidad fenotípica en <i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Dictyotaceae, Phaeophyceae) en las costas del Atlántico mexicano	47
1. Introducción	47
2. Material y método	50
2.1 Área de estudio	50
2.2 Recolección y preparación de material ficológico	50
2.3 Identificación y revisión de material ficológico	51
2.4 Métodos moleculares	51
2.4.1 Extracción de DNA	51
2.4.2 Amplificación y secuenciación de DNA	52
2.4.3 Edición y alineamiento de secuencias de DNA	52
2.5 Análisis filogenéticos	53
2.6 Análisis de delimitación de especies	53
3. Resultados	55
3.1 Revisión morfológica	55
3.2 Análisis filogenético	55
3.2 Análisis de delimitación de especies	56
4. Discusión	65
5. Conclusiones	68
Consideraciones finales	69
Literatura citada	70
Anexos	91

**CAPÍTULO I**  
**ÍNDICE DE FIGURAS**

	Pág.
Figura 1. Sitios de recolección.	10
Figura 2. Árbol de Inferencia Bayesiana (IB) obtenido con el gen <i>COI</i> .	18
Figura 3. Continuación de la Fig. 2	19
Figura 4. Continuación de la Fig. 3.	20
Figura 5. Árbol de Máxima Verosimilitud (ML) obtenido con el gen <i>COI</i> .	21
Figura 6. Continuación del árbol de la Fig. 5.	22
Figura 7. Continuación del árbol de la Fig. 6.	23
Figura 8. Árbol de Inferencia Bayesiana (IB) obtenido con el gen <i>rbcL</i> .	26
Figura 9. Continuación del árbol de la Fig. 8.	27
Figura 10. Continuación del árbol de la Fig. 9.	28
Figura 11. Árbol de Máxima Verosimilitud (ML) obtenido con el gen <i>rbcL</i> .	29
Figura 12. Continuación del árbol de la Fig. 13.	30
Figura 13. Continuación del árbol de la Fig. 12.	31

## ÍNDICE DE LÁMINAS

Lámina 1. A-C) Hábito de <i>Sargassum buxifolium</i> . D) Hábito de <i>Turbinaria turbinata</i> .	32
Lámina 2. Caracteres morfológicos. A-B) <i>Colpomenia sinuosa</i> ; C-D) <i>Feldmannia irregularis</i> ; E-F) <i>Asteronema breviarticulatum</i> .	33
Lámina 3. Caracteres morfológicos. A-B) <i>Chnoospora mínima</i> ; C-F) <i>Feldmannia mitchelliae</i> .	34
Lámina 4. Caracteres morfológicos. A-C) <i>Dictyota ciliolata</i> ; D-F) <i>Dictyopteris delicatula</i> .	35
Lámina 5. Caracteres morfológicos. A-B) <i>Dictyota bartayresiana</i> ; C-D) <i>Dictyota jamaicensis</i> .	36

## ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Primers utilizados para amplificar y secuenciar los genes COI y <i>rbcL</i>	14
Tabla 2. Condiciones de amplificación para los genes COI y <i>rbcL</i>	14

## CAPÍTULO II

### ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Sitios de recolección de ejemplares de <i>Dictyota</i> en la costa Tamaulipas y Veracruz, México.	50
Figura 2. Árbol de inferencia bayesiana obtenido con el gen COI.	58
Figura 3. Árbol de inferencia bayesiana obtenido con el gen <i>rbcL</i> .	59
Figura 4. Árbol ultramétrico obtenido del análisis de delimitación con el gen COI mediante GMYC.	60
Figura 5. Árbol ultramétrico obtenido del análisis de delimitación con el gen <i>rbcL</i> mediante GMYC.	61
Figura 6. <i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Kützing) De Paula & De Clerck. Variación morfológica del hábito.	62
Figura 7. <i>Canistrocarpus cervicornis</i> De Paula & De Clerck. Caracteres morfológicos.	63

## ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Primers utilizados para amplificar y secuenciar los genes COI y <i>rbcl</i> .	54
Tabla 2. Condiciones de amplificación para los genes COI y <i>rbcl</i>	54
Tabla 3. Ejemplares revisados.	57
Tabla 4. Caracteres diagnósticos, morfológicos y anatómicos, en las especies citadas en la literatura y cercanamente relacionadas con <i>Canistrocarpus cervicornis</i> .	64

## ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Especies registradas en el litoral del Atlántico mexicano.	91
Anexo 2. Secuencias consultadas de GenBank.	94
Anexo 3. Secuencias obtenidas de los especímenes recolectados.	106
Anexo 4. Caracteres morfológicos y anatómicos de <i>Canistrocarpus cervicornis</i> revisados en los especímenes recolectados.	111

## RESUMEN

En las costas del Golfo de México y Mar Caribe se han registrado más de 70 especies de algas pardas con base en evidencia morfológica. Este grupo de algas presenta alta variación morfológica inter- e intraespecífica, que deriva en la identificación errónea de los ejemplares y una estimación imprecisa de la diversidad. En el presente trabajo se evaluaron secuencias de los genes COI (mitocondria) y *rbcL* (plastidio) de 21 morfoespecies recolectadas en estas áreas. Las secuencias obtenidas fueron analizadas mediante dos métodos filogenéticos (inferencia bayesiana y máxima verosimilitud). Con base en la evidencia molecular se recuperaron 25 especies, lo que representa el 36 % de las algas pardas registradas para el área de estudio. De ellas 19 coinciden con las especies citadas en la literatura, las cuales se basan principalmente en caracteres morfológicos. Asimismo, se detectaron especies en las cuales es necesaria una revisión morfológica exhaustiva para esclarecer su estatus taxonómico. Por otra parte, se evaluó la conespecificidad de ejemplares asignados a morfoespecies de *Dictyota* y *Canistrocarpus*, mediante análisis de inferencia bayesiana y delimitación de especies con los algoritmos Generalized Mixed Yules-Coalescent y Poission tree processes con los genes COI y *rbcL*. Los ejemplares mexicanos de *C. cervicornis* se recuperaron en un clado independiente. Sin embargo, presentaron alta variación morfológica, evidenciando la plasticidad fenotípica de esta especie. En estos casos la aplicación de la taxonomía molecular fue de gran ayuda en la delimitación de las especies y corroborar su identidad taxonómica.



## **ABSTRACT**

In the Gulf of Mexico and Caribbean Sea Coasts have been recording more than 70 brown algae species based on morphological evidence. This algae group presents high inter- and intraspecific morphological variation that results in the incorrect identification of the specimens and the diversity uncertain estimation. In this study, we analyzed sequences of the genes *COI* (mitochondria) and *rbcL* (plastid) of 21 brown algae morphospecies from Mexican Atlantic. The sequences obtained were analyzed using two phylogenetic methods (Bayesian inference and maximum likelihood). Based on the molecular evidence, 25 species were recovered, this representing 36% of the brown algae registered for the study area. Of these, 19 concorded with species cited in the literature based on the morphological characters. Likewise, species an exhaustive morphological review is necessary to clarify their taxonomic status were detected. On the other hand, the conspecificity of specimens assigned to morphospecies of *Dictyota* and *Canistrocarpus* was evaluated through Bayesian inference analysis and species delimitation with the Generalized Mixed Yules-Coalescent and Poission tree processes algorithms using the *COI* and *rbcL* genes. The Mexican specimens of *C. cervicornis* recovered in an independent clade. However, they presented high morphological variation, evidencing the phenotypic plasticity of this species. In these cases, the application of molecular taxonomy helps in delimiting the species and corroborating their taxonomic identity.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Las algas, organismos fotosintéticos que carecen de raíz, hojas, tallos y de un sistema vascular (Barsanti & Gualtieri, 2014), son indispensables en las comunidades marinas como productores primarios y refugio para otros organismos. Producen metabolitos con potencial antibiótico, antibacterial y citostático (Ye et al., 2008; Ermakova et al., 2011; Liu et al., 2012; Pádua et al., 2015) y además algunas de estas especies presentan potencial invasor (Saunders, 2005; Anderson, 2005) y pueden causar problemas ecológicos, ambientales y económicos (Rodríguez-Martínez et al., 2016). A pesar de la importancia de las algas, el conocimiento sobre la diversidad y taxonomía de estos organismos es aún incompleto y está en constante cambio.

A nivel mundial se han descrito aproximadamente 12000 especies de algas que incluyen los phylum Chlorophyta, phylum Rhodophyta y phylum Ochrophyta (Guiry & Guiry, 2018). Dentro de este último se ubica la clase Phaeophyceae con más de 2000 especies (Guiry & Guiry, 2018).

La clase Phaeophyceae (algas pardas) se caracteriza por desarrollar talos con diferentes niveles de organización, desde filamentos ramificados hasta parenquimatosos completamente desarrollados. Los pigmentos característicos son: clorofila a y c,  $\beta$ -carotenos y xantofilas. Generalmente presentan historias de vida con alternancia de generaciones iso- o heteromórficas (Lee, 1999; Graham & Wilcox, 2000).

En México el conocimiento de la diversidad en este grupo se concentra principalmente en inventarios florísticos y catálogos tanto para las costas del Atlántico mexicano como del Pacífico (González-González et al., 1986;

Dreckmann, 1998; Ortega et al., 2001; Pedroche et al., 2005, 2008; Mendoza-González et al., 2013; Mateo-Cid et al., 2019; Landa-Cansigno et al., 2019). En estos estudios los investigadores se han basado principalmente en los caracteres morfológicos de las especies para su identificación. Sin embargo, la plasticidad fenotípica intra e interespecífica dificulta en algunos individuos la determinación taxonómica por lo que la asignación de un nombre científico puede ser incierta (Pedroche & Senties, 2003). Adicionalmente, existen especies con alta plasticidad morfológica que pueden derivar en la creación de categorías taxonómicas infraespecíficas. Por otro lado, la existencia de especies crípticas (especies que son morfológicamente indistinguibles, pero genéticamente diferentes) puede resultar en la subestimación de la diversidad de un grupo taxonómico (Hwang et al., 2004; Cianciola et al., 2010; Tronholm et al., 2010a; Leliaert et al., 2014; Núñez-Resendiz et al., 2015) por lo que es necesario recurrir a evidencia molecular para esclarecer su identidad.

Actualmente se han utilizado herramientas de sistemática para la identificación de algas pardas (Kucera & Saunders 2008; McDevit & Saunders 2009; Mattio & Payri, 2010), las mismas que han sido aplicadas para especies distribuidas en las costas mexicanas (Díaz-Martínez et al., 2016; Lozano-Orozco, 2016; Lozano et al., 2014, 2015, 2016; Andrade-Sorcía et al., 2014; León-Álvarez et al., 2014; León-Álvarez et al., 2017). Sin embargo, aún se requiere explorar la diversidad de especies de la clase Phaeophyceae en las costas de México usando evidencia molecular.

Con base en lo anterior, en el presente estudio se analizaron secuencias de las regiones génicas *COI* y *rbcL* de algas pardas del litoral del Golfo de México y

Mar Caribe. Esta tesis se divide en dos capítulos. En el primero, se abordan las siguientes dos preguntas ¿Cuáles especies de algas pardas existen en el área de estudio? ¿Las especies recuperadas en el análisis molecular corresponden a las registradas con base en caracteres morfológicos?. Para esto se analizaron secuencias de DNA de los marcadores *COI* y *rbcL* obtenidas de 21 morfoespecies mediante los análisis de inferencia bayesiana y máxima verosimilitud.

En el capítulo dos se analizó la conespecificidad de los ejemplares de morfoespecies del género *Dictyota* y *Canistrocarpus* mediante el análisis de secuencias de DNA con los marcadores moleculares *COI* y *rbcL* bajo inferencia bayesiana y métodos de delimitación de especie, con lo cual se confirma la presencia de *Canistrocarpus cervicornis* (Kützinger) De Paula & De Clerck en la costa atlántica de México y se muestra la plasticidad fenotípica en esta especie.

## CAPÍTULO I

### Aproximación a la taxonomía molecular de algas pardas en la costa atlántica de México

#### 1. INTRODUCCIÓN

Las algas pardas (clase Phaeophyceae, phylum Ochrophyta) se distribuyen en regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo. A nivel mundial se reconocen más de 2000 especies (Guiry & Guiry, 2018), de las cuales aproximadamente 71 se han registrado en las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe (Dreckmann, 1998; Ortega et al., 2001; CONABIO, 2015).. Éstas corresponden a 12 familias y 27 géneros (Dreckmann, 1998; Ortega et al., 2001) (Anexo 1).

Los estudios en este grupo de algas para la costa atlántica de México se han basado generalmente en caracteres morfológicos para la identificación de las especies (Dreckmann, 1998; Ortega et al., 2001; Mateo-Cid et al., 2013). Sin embargo, la identificación taxonómica se puede dificultar debido a la variabilidad morfológica intraespecífica (Medlin et al., 2007; Caisová et al., 2011; Leliaert et al., 2014), lo que conlleva a una identificación errónea (Pedroche & Senties, 2003) y una estimación incorrecta de la diversidad (Lane et al., 2007). El uso de secuencias de DNA ha sido de gran ayuda para identificar y proponer hipótesis sobre el estatus taxonómico de algunas especies de algas pardas (Kucera & Saunders, 2008; McDevit & Saunders, 2009, 2010; Mattio & Payri, 2010).

Recientemente se han desarrollado estudios moleculares de algas en México con fines taxonómicos y filogenéticos empleado secuencias de nucleótidos incluyendo genes y regiones no codificantes del núcleo: 5.8S, *ITS1*, *ITS2*;

mitocondria: *cox1*, *cox3* y plastidio *psbA*, *psaA*, *rbcL* (Díaz-Larrea et al., 2016, Andrade-Sorcía et al., 2014; León-Álvarez et al., 2014; 2017). En el Atlántico mexicano se han realizado estudios para la delimitación e identificaciones de las especies en los géneros *Padina* Adanson (Díaz-Martínez et al., 2016) y *Dictyota* J. V. Lamouroux (Lozano-Orozco et al., 2014; 2015; 2016) con base en secuencias de DNA de los genes: *psbA*, *COI*, *cox3* y *rbcL*. Sin embargo, la mayor parte de la diversidad de algas pardas para México no ha sido estudiada utilizando datos moleculares.

En el presente estudio se generaron y analizaron secuencias de los genes *COI* y *rbcL* para 86 ejemplares de algas pardas, representando 21 morfoespecies para responder las siguientes preguntas: 1) ¿Cuáles especies se encuentran en la costa atlántica de México?, 2) ¿Las especies recuperadas con evidencia molecular corresponden a las registradas con base en caracteres morfológicos para el área de estudio?. Dichas porciones de estos genes han sido utilizados previamente para proponer hipótesis filogenéticas, nuevas especies y delimitación de éstas en algunos grupos de algas por Díaz-Martínez et al. (2016), Hwang et al.(2004); De Clerck et al. (2006); Le Gall & Saunders (2010a, 2010b); Ni-Ni-Win et al. (2010, 2011); Tronholm et al. (2010a, 2010b); Silberfeld et al. (2011, 2014); Leliaert et al. (2014); Andrade-Sorcía et al. (2014); Núñez-Reséndiz et al. (2015). Es importante mencionar que este estudio se hizo en el litoral del Atlántico mexicano que abarca Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo. Las especies recuperadas se contrastaron con las especies registradas en los inventarios florísticos de Dreckman (1998) y Ortega et al. (2001).

## **2. HIPÓTESIS**

Las especies de algas pardas registradas en el Atlántico mexicano con base en morfología se recuperarán como grupos monofiléticos en los análisis de secuencias de DNA, lo que permitirá confirmar o modificar su estatus taxonómico.

## **3. OBJETIVOS**

### **3.1 Objetivo general**

Evaluar desde el punto de vista molecular el estatus taxonómico de las especies de la Clase Phaeophyceae distribuidas en el Atlántico mexicano.

### **3.2 Objetivos particulares**

- Reconocer las morfoespecies de algas pardas distribuidas en el Atlántico mexicano.
- Analizar secuencias de DNA del gen mitocondrial COI y gen de plastidio *rbcL* para evaluar los límites de las morfoespecies de algas pardas reconocidas en el Atlántico mexicano.
- Discutir las implicaciones taxonómicas de los resultados del análisis de las secuencias de DNA para las algas pardas del Atlántico mexicano.

## **4. ANTECEDENTES**

### **4.1 Estudios de sistemática molecular en algas pardas**

Las herramientas de sistemática molecular se han utilizado en filogenias para la recuperación de linajes, identificación y propuesta de nuevos taxones de algas (Hwang et al., 2004; Le Gall & Saunders 2010a, 2010b; Ni-Ni-Win, et al., 2010; 2011; Cianciola et al., 2010; Tronholm et al., 2010a; 2010b; Leliaert et al., 2014; Núñez-Reséndiz et al., 2015; Boo et al., 2016). De manera particular, en las algas pardas este enfoque ha sido aplicado en las familias Sargassaceae (Mattio & Payri 2010; Cho et al., 2012; Camacho et al., 2014); Laminariaceae (McDevit & Saunders, 2010), Alariaceae y Lessoniaceae (Yoon et al., 2001) y han sido de gran relevancia en las nuevas propuestas de clasificación de las algas pardas (De Clerck et al., 2006; Silberfeld et al., 2011, 2014).

### **4.2 Estudios de sistemática molecular para las especies mexicanas**

En México, los estudios con evidencia molecular se ha llevado a cabo para algunos géneros entre ellos: *Padina* (Díaz-Martínez et al., 2016); *Sargassum* C. Agardh (Andrade-Sorcía et al., 2014; Boo et al., 2014), *Dictyota* (Lozano-Orozco et al., 2014; 2015; 2016), *Neoralfsia* P. -E. Lim & H. Kawai y *Hapalospongidion* De A. Saunders (Léon-Alvarez, et al., 2014; 2017) para la identificación de especies, proponer hipótesis filogenéticas y nuevos taxa.



## 5. MATERIAL Y MÉTODO

5.1 *Área de estudio.* Las exploraciones para la recolección de material ficológico se llevaron a cabo en seis salidas hacia las costas de Tamaulipas, Veracruz, Campeche y Quintana Roo durante el 2016 y 2017 (Fig. 1), tomando en cuenta los registros de especies de algas pardas en trabajos previos (Dreckmann, 1998; Ortega et al., 2001; Díaz-Martínez et al., 2016; Lozano-Orozco, 2016) y los registros de la Colección Ficológica del Herbario FEZA (Thiers, 2017).

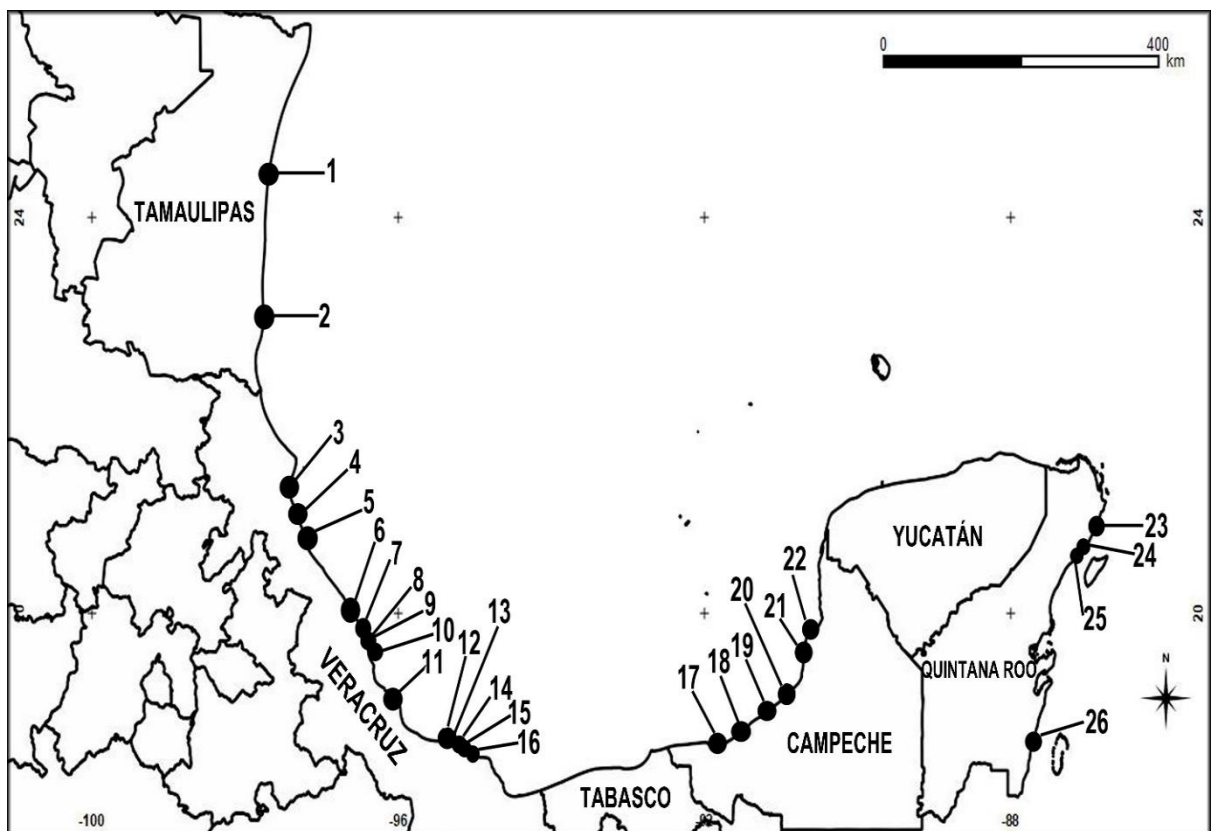


Fig. 1. Sitios de recolección. **Tamaulipas:** 1) Punta Piedra, 2) Barra el Tordo. **Veracruz:** 3) Barra de Tamiahua, 4) Barra de Tuxpan, 5) Barra de Cazones, 6) Lechuguillas, 7) Punta Delgada, 8) Boca Andrea, 9) Playa Muñecos, 10) Villa Rica, 11) Penacho del Indio, 12) Costa de Oro 13) Punta Puntilla, 14) Playa Hermosa, 15) Monte Pío, 16) Balzapote. **Campeche:** 17) Ciudad del Carmen, 18) Puerto Real, 19) Sabancuy, 20) PuntaXen, 21) Seybaplaya, 22) Playa Bonita. **Quintana Roo:** 23) Puerto Morelos, 24) Punta Esmeralda, 25) Akumal, 26) Mahahual.

*5.2 Recolección y preparación del material ficológico.* La recolección de material se hizo en la zona intermareal y submareal, explorando con ayuda de esnórquel hasta dos metros de profundidad. Los ejemplares fueron desprendidos del sustrato de manera manual con ayuda de una espátula desde el disco de fijación. En medida de lo posible se recolectaron más de un ejemplar de cada morfoespecie por localidad. En el campo, de cada ejemplar se obtuvo un fragmento del talo, el cual se lavó con un cepillo de cerdas suaves y agua para retirar sedimentos y posibles epífitas. Este fragmento se depositó en una bolsa de plástico autosellable con gel de sílice para su deshidratación y posterior extracción de DNA. Los ejemplares de respaldo fueron herborizados de acuerdo con González-González & Novelo-Maldonado (1986) y depositados en la Colección Ficológica del Herbario FEZA (Thiers, 2017).

*5.3 Identificación del material ficológico.* Los ejemplares recolectados en campo se revisaron para su determinación taxonómica mediante la observación de caracteres externos e internos con ayuda de claves taxonómicas y literatura especializada (Taylor, 1960; Littler & Littler, 2000; Solé & Foldats, 2003; Suárez et al., 2015). La identificación fue realizada a nivel de especie o en su defecto a nivel de género dependiendo de los caracteres presentes en cada ejemplar. Se tomaron fotografías a los especímenes mostrando caracteres externos y anatómicos relevantes para su determinación y con estas imágenes se elaboraron las láminas.

#### 5.4 Métodos moleculares

*5.4.1 Extracción de DNA.* De cada una de las muestras recolectadas y preservadas en gel de sílice se pesaron 10 mg en tubos individuales RB de 2 mL, posteriormente fueron congeladas a -70° C al menos por una hora y trituradas en

un "Tyssuelysser" (Qiagen) durante dos minutos a 50 oscilaciones por segundo. El DNA total se extrajo con el método del 2X CTAB (bromuro de hexadeciltrimetilamonio; Doyle & Doyle, 1987) con PVP al 2% (polivinilpirrolidona). En cada tubo se adicionó 500 µL de solución CTAB precalentada y se incubó a 65° C durante 30 min. Posteriormente se agregaron 500 µL de SEVAG, dejando escapar el gas y mezclando varias veces con suavidad, las muestras se agitaron durante 30 min y después fueron centrifugadas a 9000 RPM (revoluciones por minuto) durante 10 min. La fase acuosa fue transferida a un tubo Eppendorf de 1.5 mL limpio y etiquetado. La precipitación de DNA fue con 350 µL de isopropanol a -20 ° C. Los extractos se dejaron reposar a -20° C durante una hora y se centrifugaron a 13, 000 RPM durante 5 minutos descartando el sobrenadante. El DNA fue lavado con 500 µL de etanol al 70 %, centrifugando nuevamente las muestras a 13, 000 RPM durante 3 minutos y se desechó el líquido. Las muestras fueron secadas en una centrífuga de vacío (Eppendorf) por 10 minutos a 30° C y el DNA se re-suspendió en 50 µL de buffer EB (Qiagen) y preservó a -20° C. Para verificar la integridad del DNA se hizo una electroforesis en gel de agarosa al 1% teñido con Gelred<sup>+</sup> Nucleic Acid y una solución amortiguadora TBE al 1X (Trizma base, ácido bórico, ácido etilediamin teracético).

*5.4.2 Amplificación y secuenciación de DNA.* Las regiones de interés fueron amplificadas mediante reacciones en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) usando un paquete comercial ("Taq PCR Core Kit", Qiagen) de acuerdo con las indicaciones del fabricante. Se amplificó un fragmento del gen mitocondrial COI y el gen de plastidio *rbcl* usando primers estándar disponibles en la literatura (Tabla 1 y 2). Los productos de la PCR que amplificaron positivamente

fueron secuenciados con los primers utilizados en la amplificación (Tabla 1) en el Laboratorio de Biología Molecular de la Biodiversidad y la Salud en el Instituto de Biología, UNAM.

*5.4.3 Edición y alineamiento de las secuencias de DNA.* Los cromatogramas fueron editados con el software Geneious 6.1.8. (Kearse et al., 2012) y se realizó un análisis Blast (“Basic Local Alignment Search Tool”, Altschul et al., 1990) para corroborar su posición a nivel de género. El alineamiento de las secuencias se hizo mediante el algoritmo Muscle (Edgar, 2004) disponible en Geneious 6.1.8 y revisados visualmente. Posteriormente se generó una matriz de datos de cada región génica.

*5.5 Análisis filogenéticos.* El modelo de evolución molecular más adecuado para cada gen fue calculado con Jmodeltest (Posada, 2008) de acuerdo con el criterio de información Akaike. Las matrices de secuencias de cada gen fueron analizadas por separado mediante inferencia bayesiana (IB) con el programa Mr. Bayes v. 3.2.6 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) en el portal de CIPRES Science Gateway (<http://www.phylo.org/>) utilizando el modelo de evolución molecular GTR+G+I calculado previamente. Para cada matriz se corrieron dos análisis paralelos, cada uno consistente en cuatro cadenas de Markov durante 10,000,000 de generaciones, muestreando los árboles cada 1000 generaciones y el 25 % inicial de los árboles muestreados fue descartado como fase “burn in”. Se generó consenso de mayoría a partir de los 7501 árboles retenidos.

El análisis de Máxima Verosimilitud (ML por sus siglas en inglés) se realizó en RaxML ver. 8.2 (Stamatakis, 2014) usando el modelo de evolución molecular GTR+G+I de acuerdo con los resultados de Jmodeltest. El apoyo de ramas fue

evaluado con un análisis Bootstrap por medio de 1000 réplicas con las mismas condiciones.

En ambos análisis (BI y ML) se incluyeron secuencias descargadas de NCBI (GenBank, Clark et al, 2013, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) (Anexo 2). Asimismo, fueron incluidas secuencias de *Ishige okamurae* Yendo en ambos análisis como grupo externo con base en la propuesta filogenética de Bittner et al. (2008).

Tabla 1. Primers utilizados para amplificar y secuenciar los genes *COI* y *rbcl*

Gen	Nombre del Primer	Secuencia (5'-3')	Referencia
COI	GazF2	ATGACTGCTACTTTAGAAAGACG'	Lane et al., 2007.
	GazR2	GCTAAATCTARWGGGAAGTTGTG	Lane et al., 2007
	68F	GCNAAAATGGGNWAYTGGGATGC	Draisma et al. (2001)
<i>rbcl</i>	1381R	ATATCTTTCCATARRTCTAAWGC	Burrowes et al. (2003)
	708R	TTAAGNTAWGAACCYTTAACTTC	Bittner et al. (2008)
	543F	CCWAAATTAGGTCTTTCWGGWAAAAA	Bittner et al. (2008)

Tabla 2. Condiciones de amplificación para los genes *COI* y *rbcl*

	COI		<i>rbcl</i>	
	Temperatura/Tiempo		Temperatura/Tiempo	
Desnaturalización inicial	94 °C/4 min.		94 °C/3 min	
Desnaturalización	94 °C/1 min.	35 ciclos	94 °C/ 45 seg.	35 ciclos
“Annealing”	50 °C/1 min.		52 °C/ 1 min.	
Extensión	72 °C/1 min.		72 °C/1 min.	
Extensión final	72 °C/1 min.		72 °C/1 min.	

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Identificación de morfoespecies

A partir de 117 ejemplares recolectados y revisados morfológicamente (Anexo 3), se identificaron morfoespecies pertenecientes a los géneros *Canistrocarpus* De Paula & De Clerck, *Dictyota*, *Dictyopteris* J. V. Lamouroux, *Lobophora* J. Agardh, *Padina*, *Styopodium* Kützing, *Zonaria* C. Agardh, *Sphacelaria* Lyngbye, *Chnoospora* J. Agardh, *Colpomenia* (Endlicher) Derbès & Solier, *Rosenvingea* Børgesen, *Ectocarpus* Lyngbye, *Feldmannia* Hamel, *Asteronema* Delépine & Asensi, *Sargassum* y *Turbinaria* J. V. Lamouroux. De éstos se logró la identificación a nivel de especie de 70 ejemplares que fueron asignados a 30 morfoespecies.

### 6.2 Matrices moleculares

La matriz de datos del gen COI consistió en 600 pares de bases (pb) y un total de 199 secuencias, 86 correspondientes a las generadas en este estudio y 113 descargadas de GenBank (Clark et al, 2013). Para el gen *rbcL* la matriz consistió en 1243 pb e incluyó 170 secuencias, 57 generadas aquí y 113 descargadas de GenBank. En algunas morfoespecies registradas para el área de estudio el porcentaje de amplificación ambos genes (*Chnoospora*, *Neoralgsia*, *Padina*, *Spatoglossum* Kützing y *Sphacelaria*) fue bajo y en algunos casos nulo.

### 6.3 Resultados del análisis del gen COI

En los análisis filogenéticos con inferencia bayesiana (IB) y máxima verosimilitud (ML) se obtuvieron topologías similares. En ambas topologías se reconocen cinco clados conformados por especies de las familias Sargassaceae, Asteronemataceae, Acinetosporaceae, Scytosiphonaceae y Dictyotaceae. Los árboles se describen desde la base.

La familia Sargassaceae se recuperó como monofilética con un apoyo alto (PP=1, BS=97). Esta familia incluye los géneros *Turbinaria* y *Sargassum* (PP=1, BS=>75). Las secuencias de *Sargassum buxifolium* (Chauvin) M. J. Wynne del presente estudio se recuperaron en un clado con *S. spinuligerum*, *S. pacificum* Bory y *S. howeanum* A. H. S. Lucas apoyados por PP=0.92 y BS=83 (Fig. 2 y 5, Lámina 1 A-C). Además, se incluyó una secuencia de *Turbinaria turbinata* (Linnaeus) Kuntze que se separa del clado *Sargassum* (Fig. 2 y 5, Lámina 1 D).

Para la familia Asteronemataceae se obtuvieron secuencias de DNA de *Asteronema breviarticulatum* (J. Agardh) L. C. Ouriques & Z. L. Bouzon que se recuperaron en un solo clado con apoyo alto (PP=1) y BS=100 (Fig. 3 y 6, Lámina 2 E-F). Por otro lado, La familia Acinetosporaceae se recuperó como monofilética (Fig. 3 y 6), la cual incluye a los géneros *Hincksia* J. E. Gray, *Acinetospora* Bornet y *Feldmannia*, este último género se recuperó como polifilético. En el presente estudio se recuperaron; *F. irregularis* (Kützinger) Hamel (PP=1, BS=99) (Lámina 2 C-D), *F. mitchelliae* (Harvey) H. -S. Kim (PP= 0.99 y BS=93; Lámina 3 C-F), *Feldmannia* sp.1 (PP=1, BS= >75) y *Feldmannia* sp.2 (PP=1, BS=100).

En la familia Scytosiphonaceae se recuperaron como polifiléticos los géneros *Rosenvingea* y *Colpomenia* (Fig. 3 y 6). Las dos secuencias de

*Rosenvingea intricata* (J. Agardh) Børgesen obtenidas para este trabajo se encuentran en un clado (PP=1 y BS=100) pero se separan de la secuencia disponible en GenBank (Fig. 3) con una divergencia genética intraespecífica > 2%. Para el Atlántico mexicano la especie recuperada en un clado independiente fue *Colpomenia sinuosa* (Mertens ex Roth) Derbès & Solier (PP=1, BS= 93) (Lámina 2 A-B).

La familia Dictyotaceae se recuperó como monofilética con el gen COI (Fig. 4 y 7) con baja probabilidad posterior (PP)=0.53 y Bootstrap (BS)=<75. Los géneros monofiléticos recuperados fueron: *Padina* (PP=0.88, BS=80), *Lobophora* (PP=0.99, BS=72), *Canistrocarpus* (PP=1, BS=100), *Dictyota* (PP=1, BS=>75) y como parafilético *Dictyopteris* (PP=0.59, BS=-). Las especies recuperadas para la costa Atlántica de México en el presente estudio fueron: *Padina gymnospora* (Kützinger) Sonder (PP=1, BS=85), *Lobophora variegata* (J.V.Lamouroux) Womersley ex E. C. Oliveira (PP=1, BS=100), *Canistrocarpus cervicornis* (Kützinger) De Paula & De Clerck (PP=1, BS=100), *Dictyota bartayresiana* J. V. Lamouroux (PP=1, BS=), *D. ciliolata* Sonder ex Kützinger (PP=1, BS=100) (Lámina 4 A-C), *D. caribaea* Hörnig & Schnetter (PP=1, BS=100) y *Dictyopteris delicatula* J. V. Lamouroux (PP=1, BS=98) (Lámina 4 D-F).



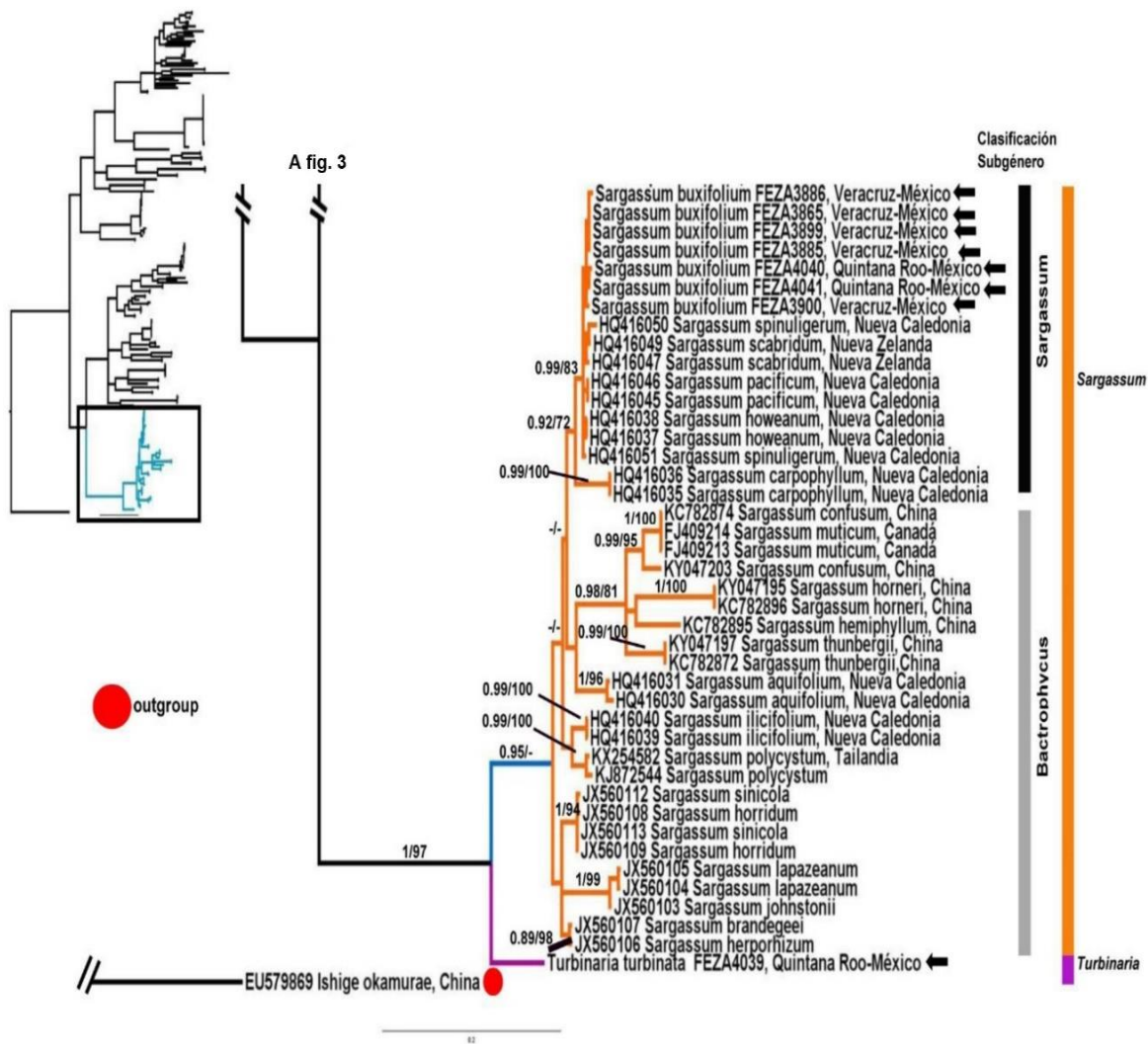


Fig. 2. Árbol de Inferencia Bayesiana (IB) obtenido con el gen COI, en la parte superior izquierda, el recuadro indica la parte ampliada del lado derecho. Las barras de la derecha indican los géneros recuperados. Los números asociados a las ramas indican los valores de apoyo; izquierda probabilidad posterior (PP) y derecha porcentaje Bootstrap (BS). Las flechas indican las secuencias obtenidas en el presente estudio.

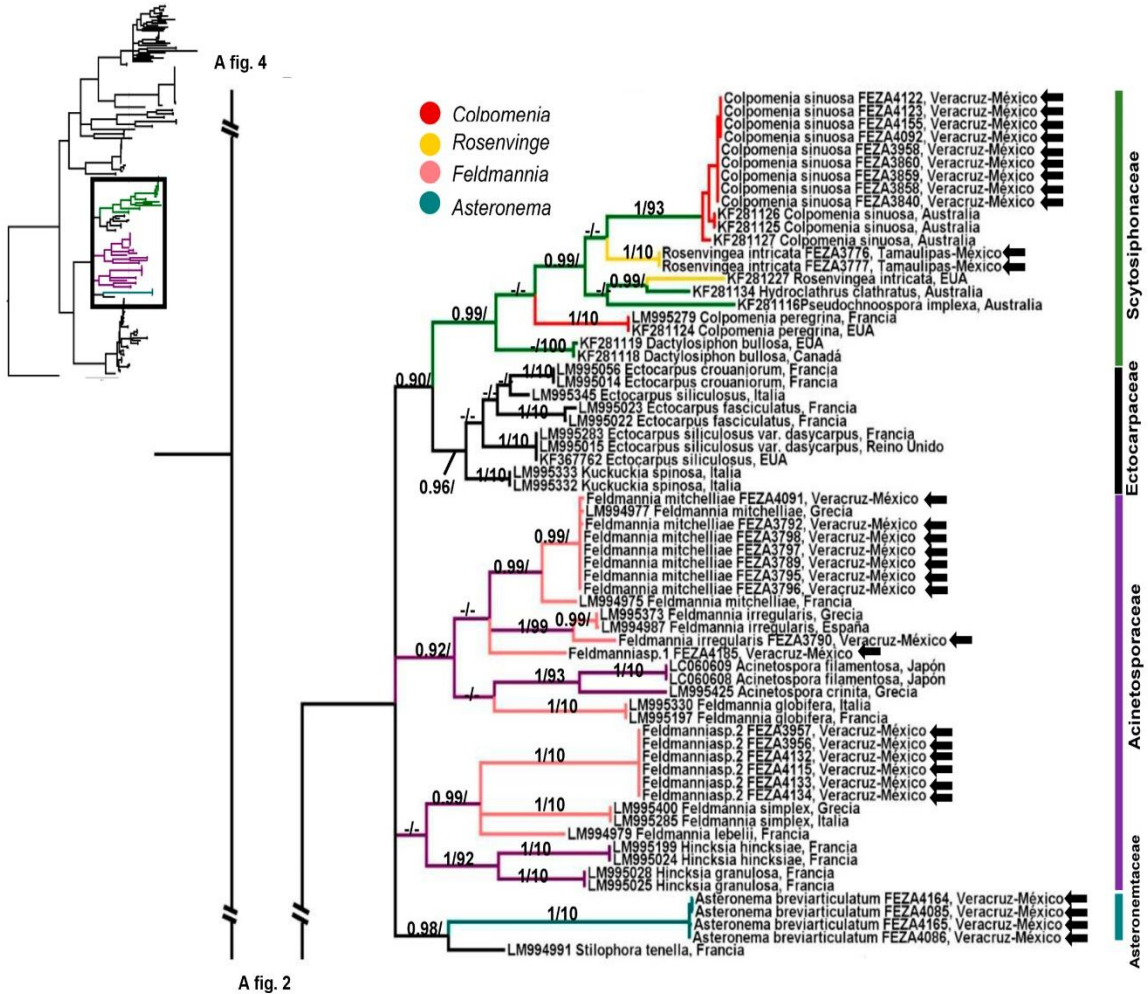
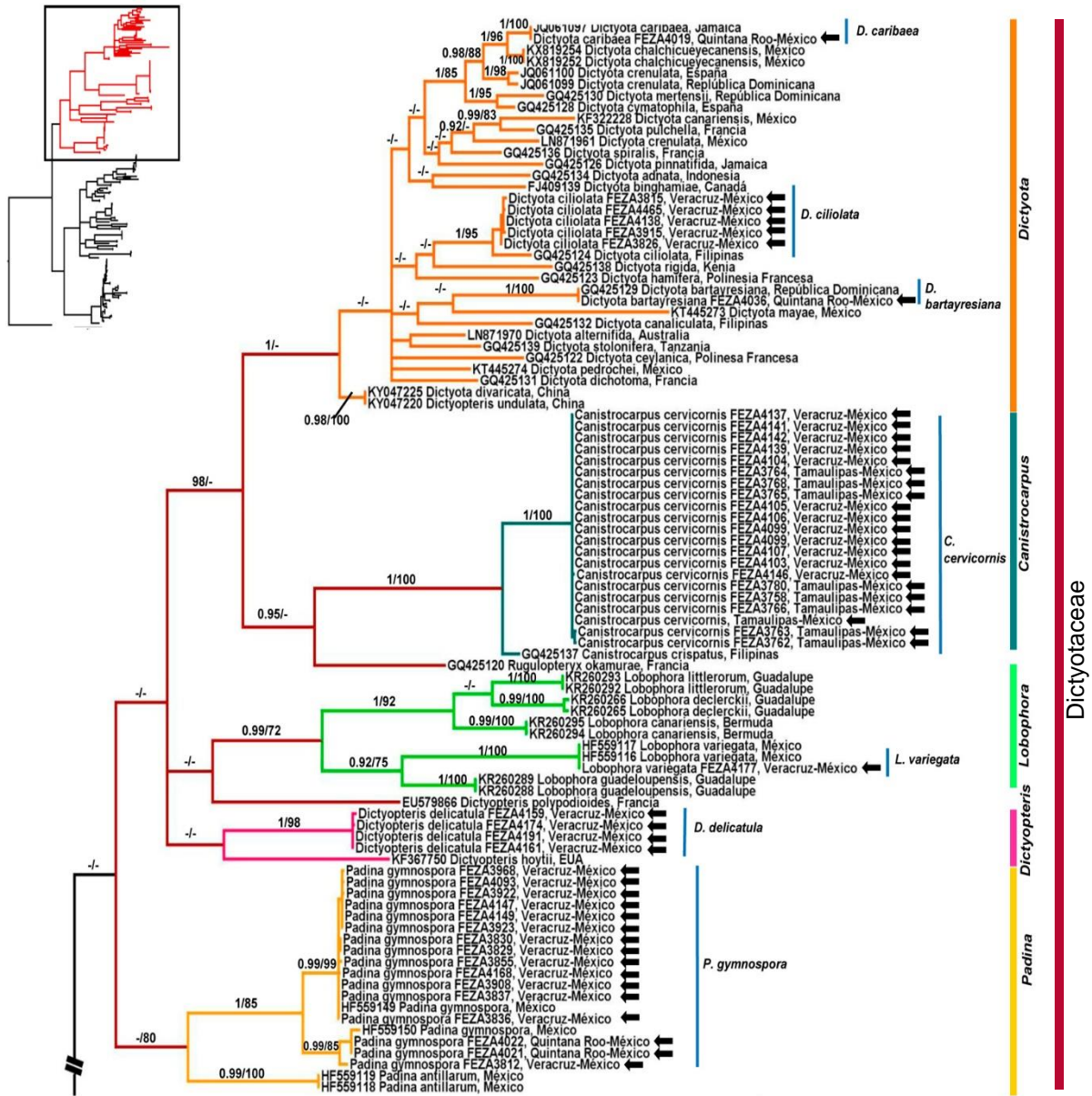


Fig. 3. Continuación del árbol de la Fig. 2. En la parte superior izquierda, el recuadro indica la parte ampliada del lado derecho.



A Fig. 3

Fig. 4. Continuación del árbol de la Fig. 3. En la parte superior izquierda, el recuadro indica la parte ampliada del lado derecho.

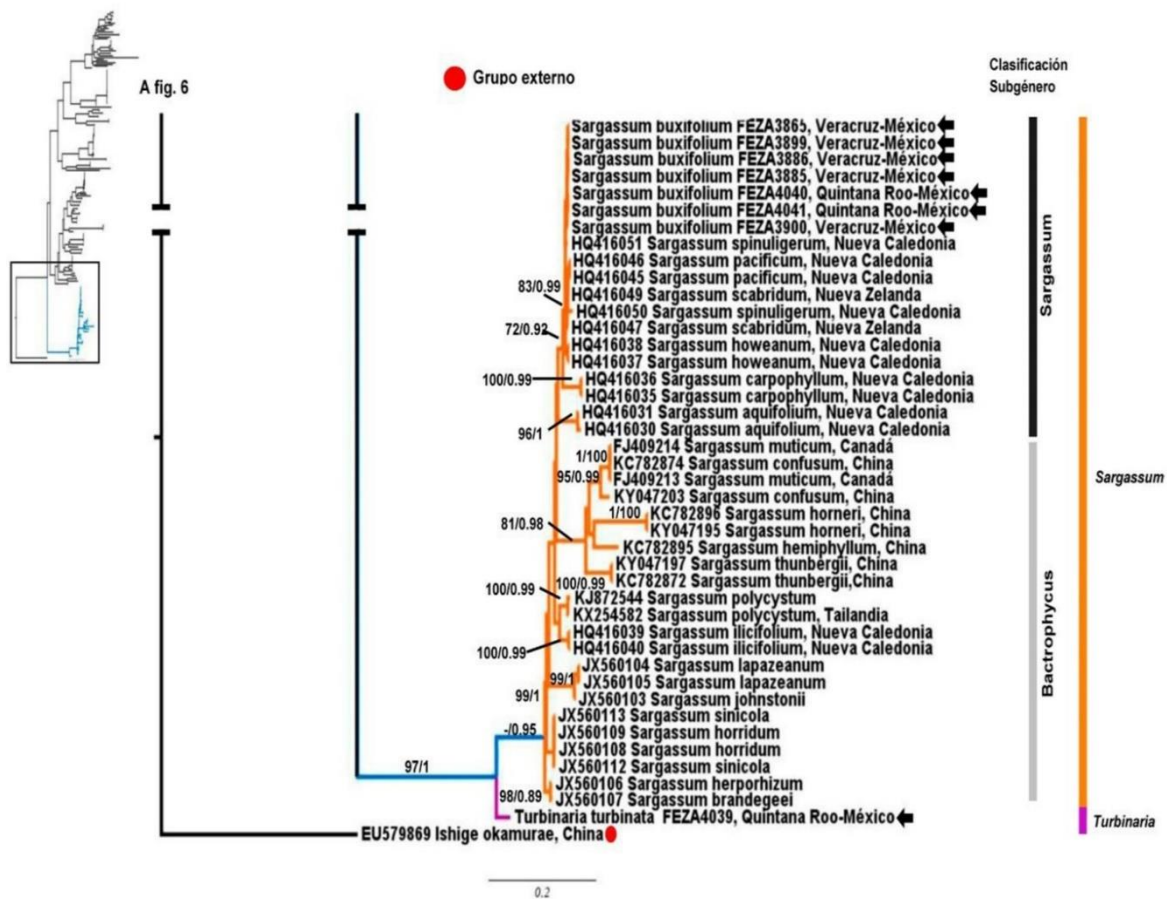


Fig. 5. Árbol de Máxima Verosimilitud (ML) obtenido con el gen *COI*, en la parte superior izquierda, el recuadro indica la parte ampliada del lado derecho. Las barras de la derecha indican los géneros recuperados. Los números asociados a las ramas indican los valores de apoyo; izquierda porcentaje Bootstrap (BS) y derecha probabilidad posterior (PP). Las flechas indican las secuencias obtenidas en el presente estudio.



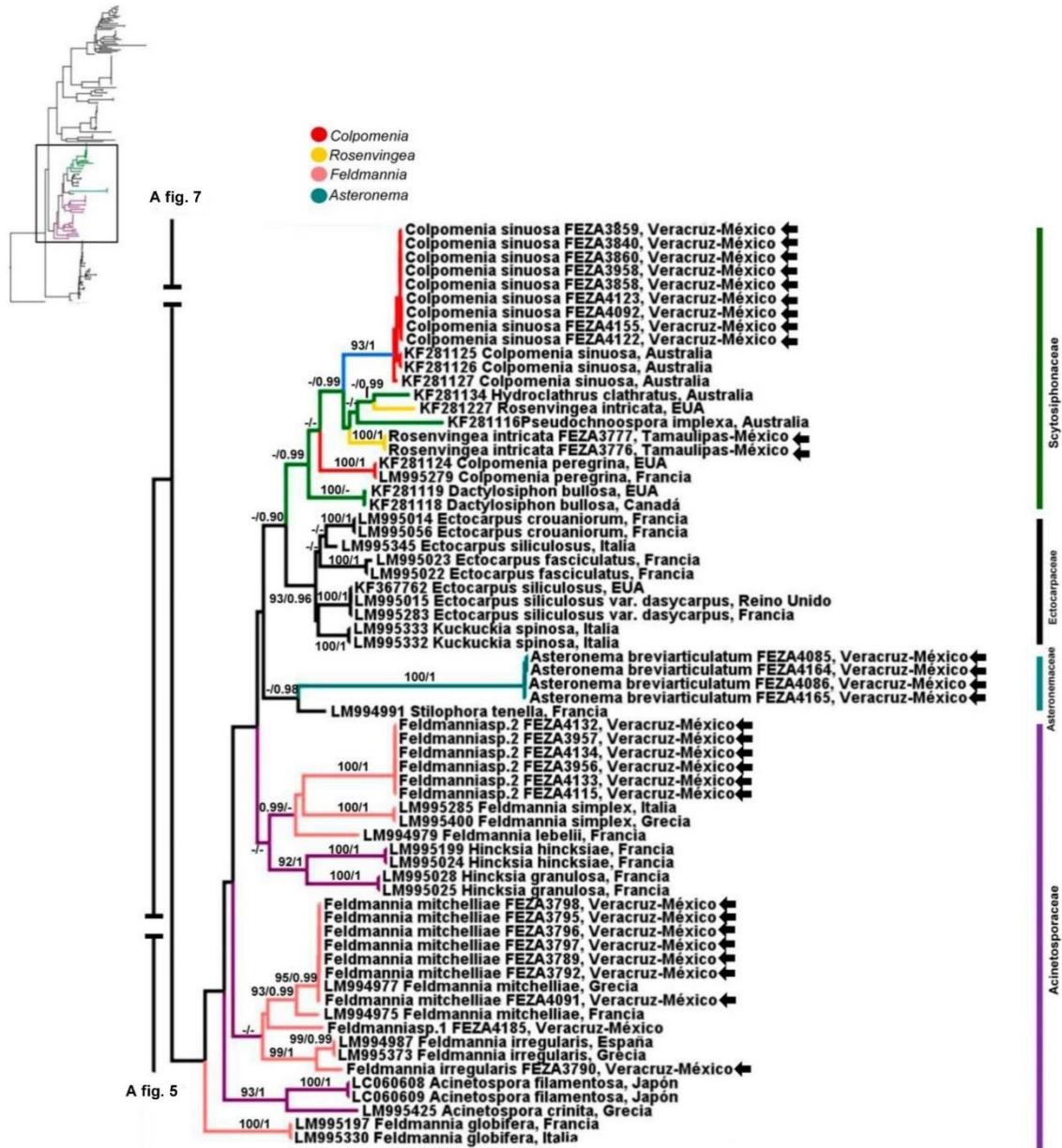


Fig. 6. Continuación del árbol de la Fig. 5. En la parte superior izquierda, el recuadro indica la parte ampliada del lado derecho.

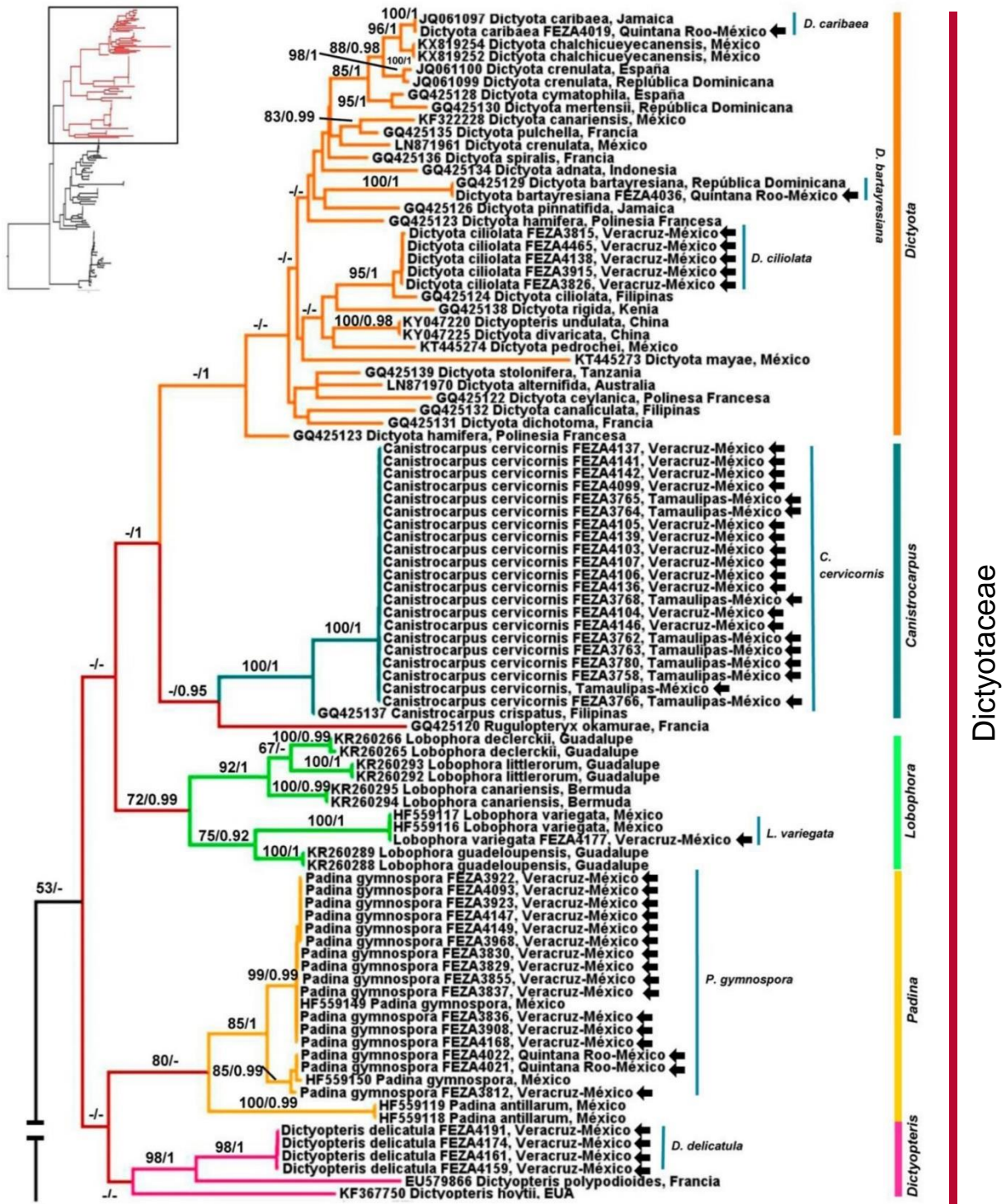


Fig. 7. Continuación del árbol de la Fig. 6. En la parte superior izquierda, el recuadro indica la parte ampliada del lado derecho.

#### 6.4 Resultados del análisis del gen *rbcl*

Los árboles obtenidos mediante IB y ML se describen desde la base. De manera general, se recuperaron cinco clados conformados por especies de las familias: Sargassaceae, Acinetosporaceae, Scytosiphonaceae, Sphacelariaceae y Dictyotaceae, ambas topologías son similares por lo que se incluyen los valores de probabilidad posterior (PP) y apoyo Bootstrap (BS).

Para la familia Sargassaceae se agrupa en un solo clado (Fig. 8 y 11) (PP= 1, BS= 100) con los géneros *Turbinaria* (sin valores de apoyo) y *Sargassum* (PP=1, BS=-). Las secuencias de *Sargassum* obtenidas fueron de *S. buxifolium* y se agruparon con *S. fluitans* (Børgesen) Børgesen y *S. natans* (Linnaeus) Gaillon.

La familia Acinetosporaceae (Fig. 9 y 12) se recuperó como monofilética (PP= 1, BS= 100) con la especie *Feldmannia mitchelliae* (PP= 0.99 y BS= 95) hermana del clado formado por *Acinetospora crinita* y *A. filamentosa*. Por otra parte, la familia Scytosiphonaceae fue recuperada como monofilética (PP=0.99 y BS=95) (Fig. 9 y 12). Los géneros *Colpomenia* y *Rosenvingea* se presentan en varios clados, para el área de estudio se recuperaron los clados de *C. sinuosa* (PP=1 BS=100) y *R. intricata*. La especie *Chnoospora minima* (Hering) Papenfuss fue recuperada en un clado con secuencias de Japón (PP= 1, BS=100) (Lámina 3).

La familia Sphacelariaceae se recuperó en un grupo monofilético (Fig. 9 y 12) con apoyo alto (PP=1, BS= 100). La secuencia obtenida del género *Sphacelaria* (PP= 0.87, BS=>75), se separó del clado formado por *Sphacelaria tribuloides* Meneghini y *Sphacelaria rigidula* Kützing.

La familia Dictyotaceae se recuperó como monofilética (Fig.10 y 13) con un apoyo alto (PP=1, BS=100). Los géneros monofiléticos recuperados dentro de esta familia fueron: *Lobophora* (PP=1, BS=99), *Padina* (PP=1, BS=100), *Styopodium* (PP=1, BS=100), *Canistrocarpus* (PP=1, BS=100) y *Dictyota* (PP=1, BS=78). Las especies recuperadas en clados independientes fueron: *Lobophora* sp. que se separa del clado formado por *L. variegata*, *Padina gymnospora* (PP=1 y BS=95), *P. boergesenii* Allender & Kraft (PP=1, BS=100), *Styopodium zonale* (J. V. Lamouroux) Papenfuss (PP=1, BS=100), *Canistrocarpus cervicornis* (PP=1, BS=85), *Dictyota ciliolata* (PP=1, BS=99), *D. bartayresiana* (PP=1, BS=100) (Lámina 5), *D. jamaicensis* W. R. Taylor (PP=1, BS=100) (Lámina 5), *D. crenulata* J. Agardh (PP=1, BS=100), *Dictyota* sp. (PP=0.93, BS=-) y como polifilética a *Padina sanctae-crusis* Børgesen (Figura 9).



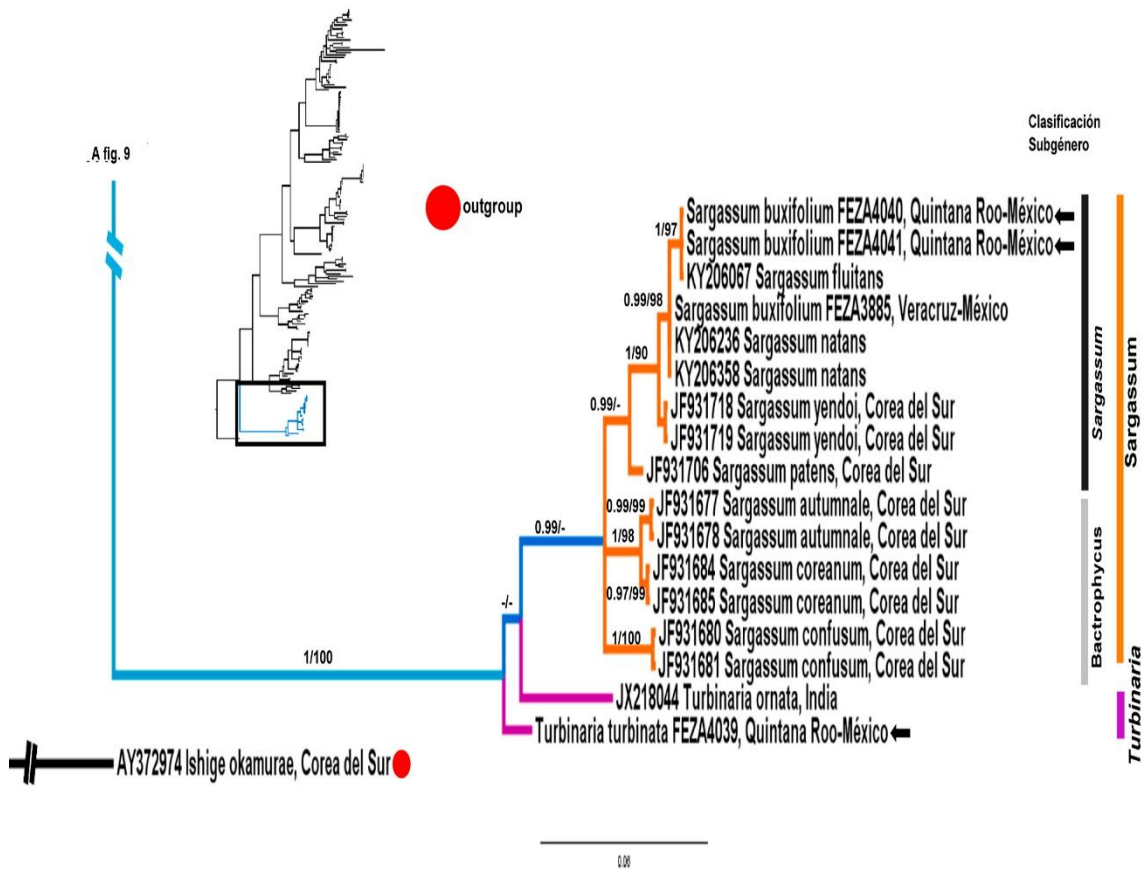


Fig. 8. Árbol de Inferencia Bayesiana (IB) obtenido con el gen *rbcl*. En la parte superior izquierda, el recuadro indica la parte ampliada del lado derecho. Los números asociados a las ramas indican los valores de soporte; izquierda probabilidad posterior (PP) y derecha porcentaje Bootstrap (BS). Las flechas indican las secuencias obtenidas en el presente estudio.

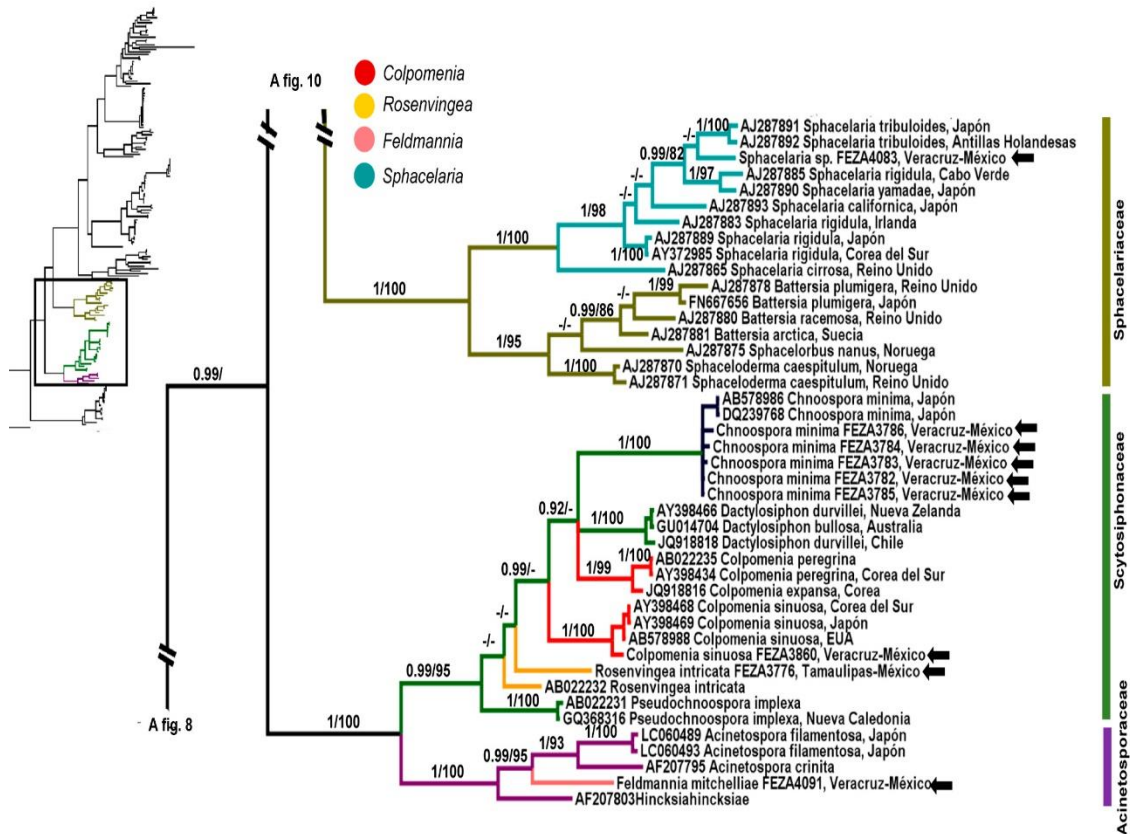


Fig. 9. Continuación del árbol de la Fig. 8. En la parte superior izquierda, el recuadro indica la parte ampliada del lado derecho.

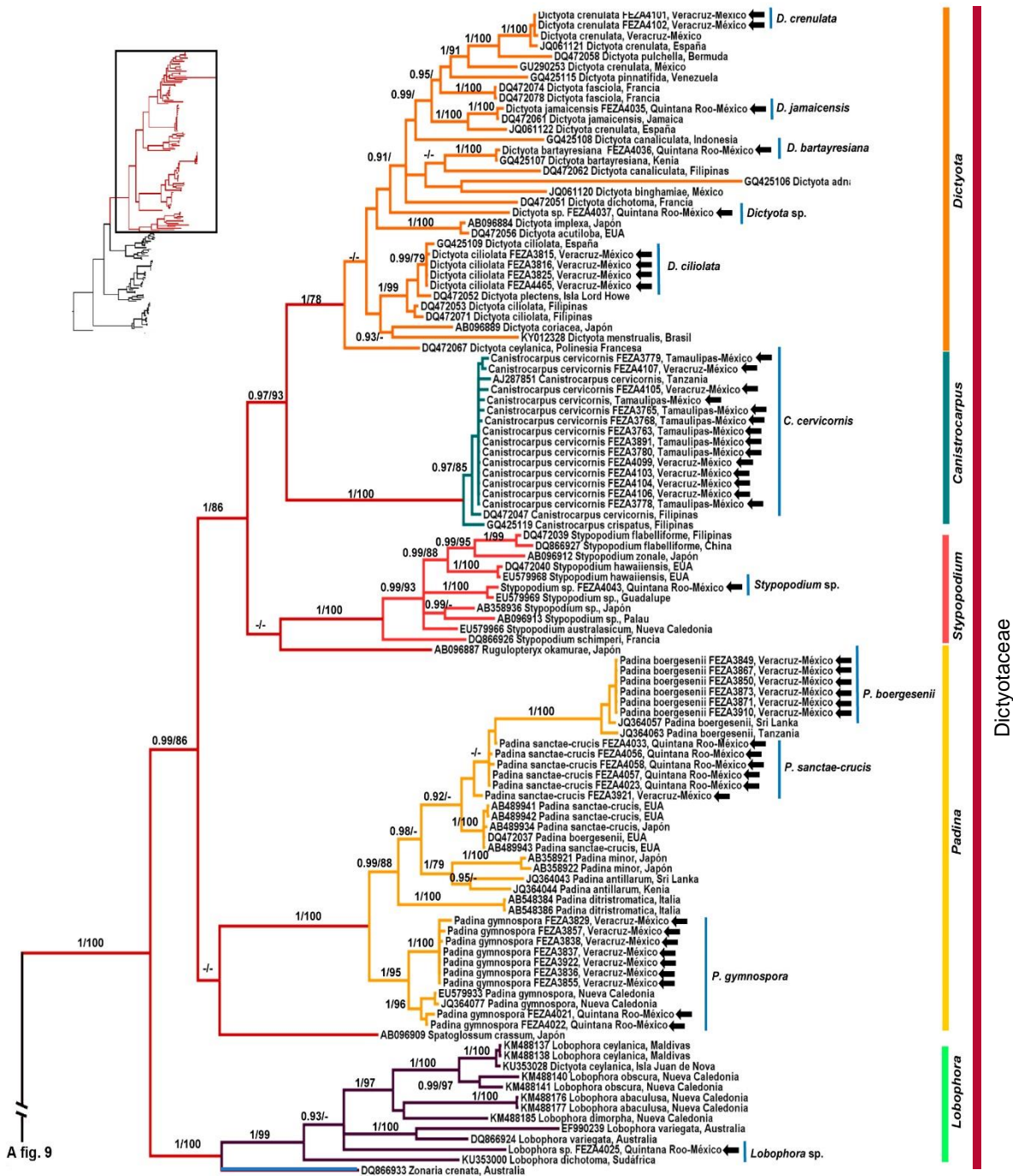


Fig. 10. Continuación del árbol de la Fig. 9. En la parte superior izquierda, el recuadro indica la parte ampliada del lado derecho.

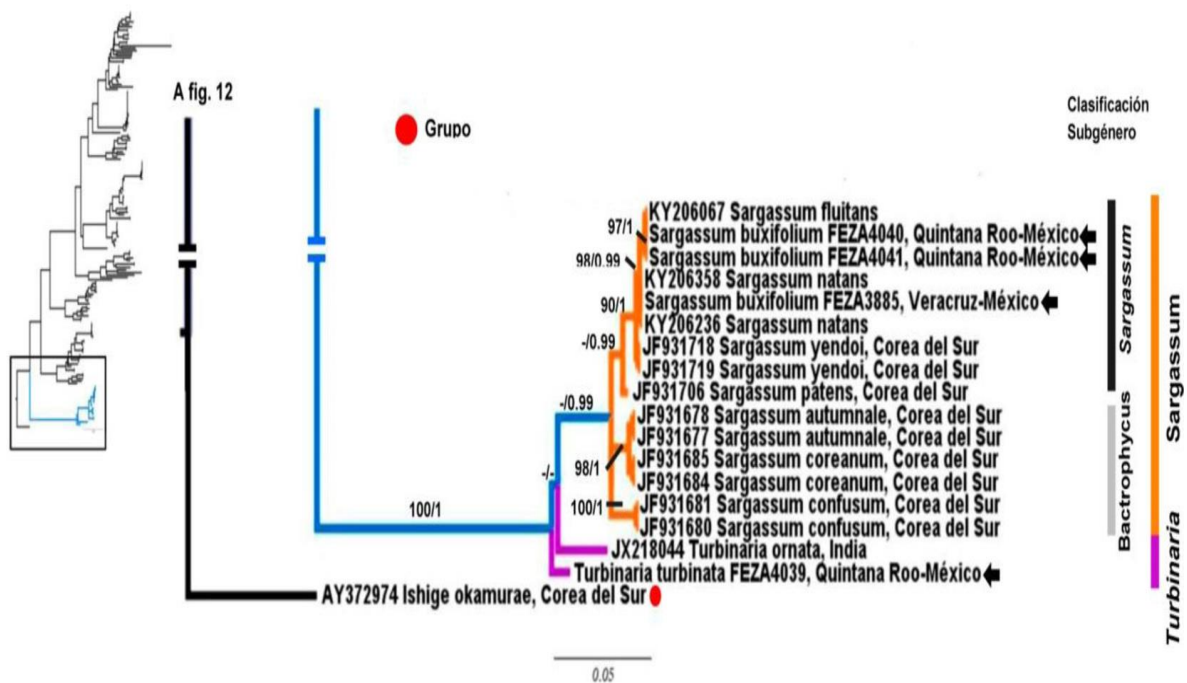


Fig. 11. Árbol de Máxima Verosimilitud (ML) obtenido con el gen *rbcL*. En la parte superior izquierda, el recuadro indica la parte amplificada del lado derecho. Los números asociados a las ramas indican los valores de apoyo; izquierda porcentaje Bootstrap (BS) y derecha probabilidad posterior (PP). Las flechas indican las secuencias obtenidas en el presente estudio.

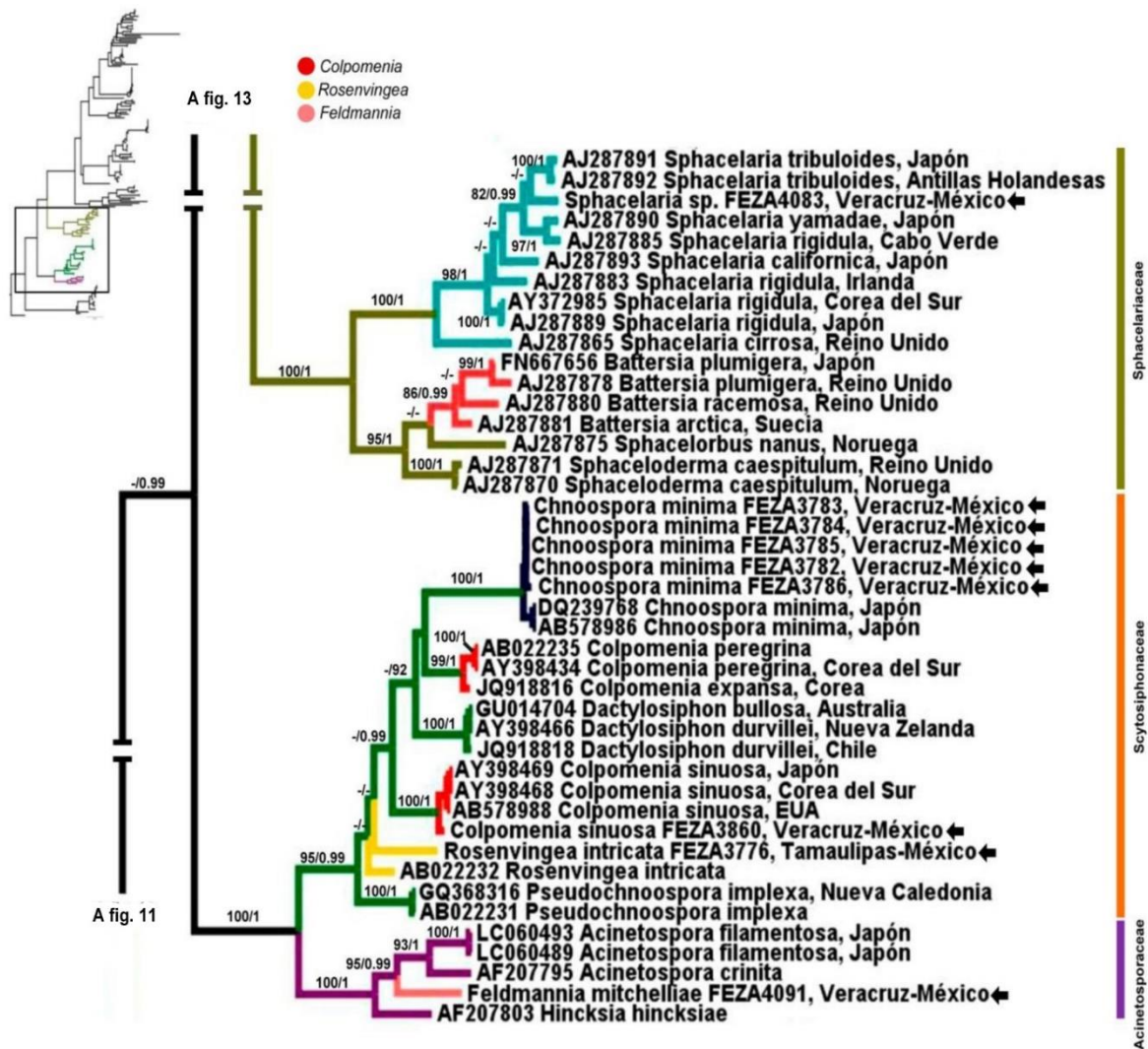


Fig. 12. Continuación del árbol de la Fig. 13. En la parte superior izquierda, el recuadro indica la parte ampliada del lado derecho.





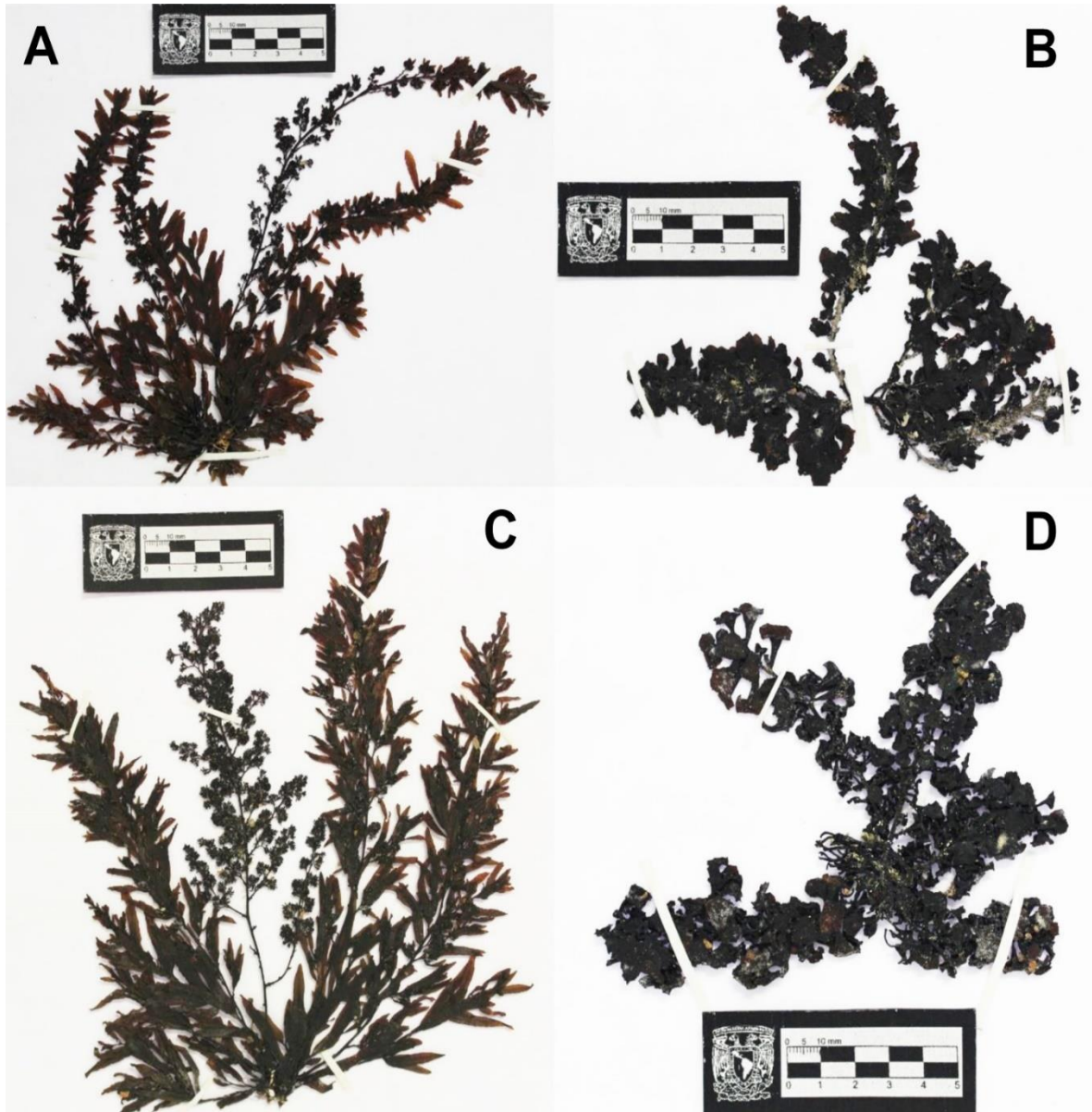


Lámina 1. A-C. Hábito de *Sargassum buxifolium*. D. Hábito de *Turbinaria turbinata*.



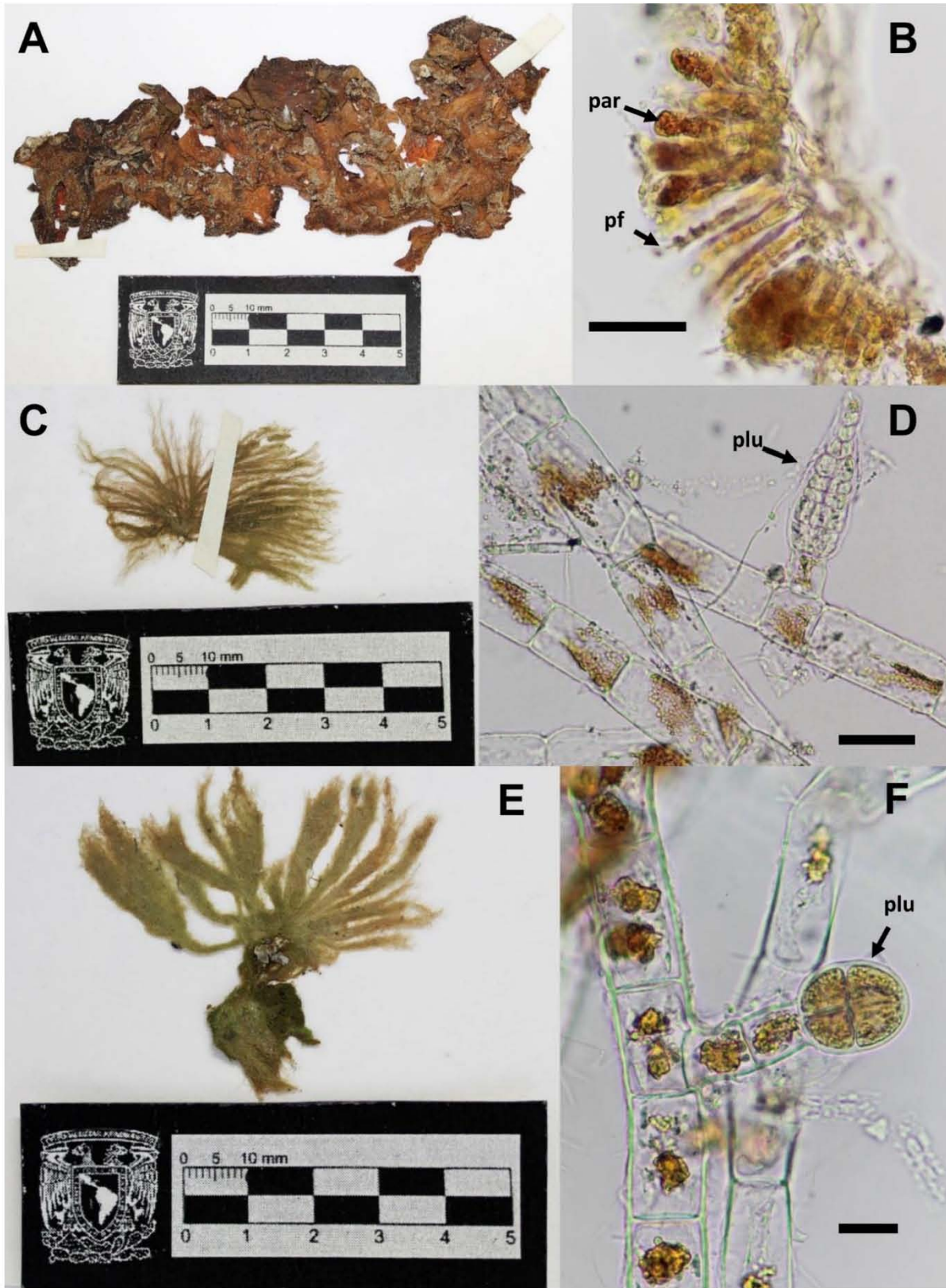


Lámina 2. Caracteres morfológicos. A-B. *Colpomenia sinuosa*: A) Hábito, B) plurangios entre paráfasis y pelos feoíceos (pf). C-D-: *Feldmannia irregularis* : C) Hábito, D) Talo filamentos, plurangios (plu) cónicos. E-F. *Asteronema breviarticulatum*: E) Hábito, F) Talo filamentos, plurangios (plu). Barra negra (30 µm).



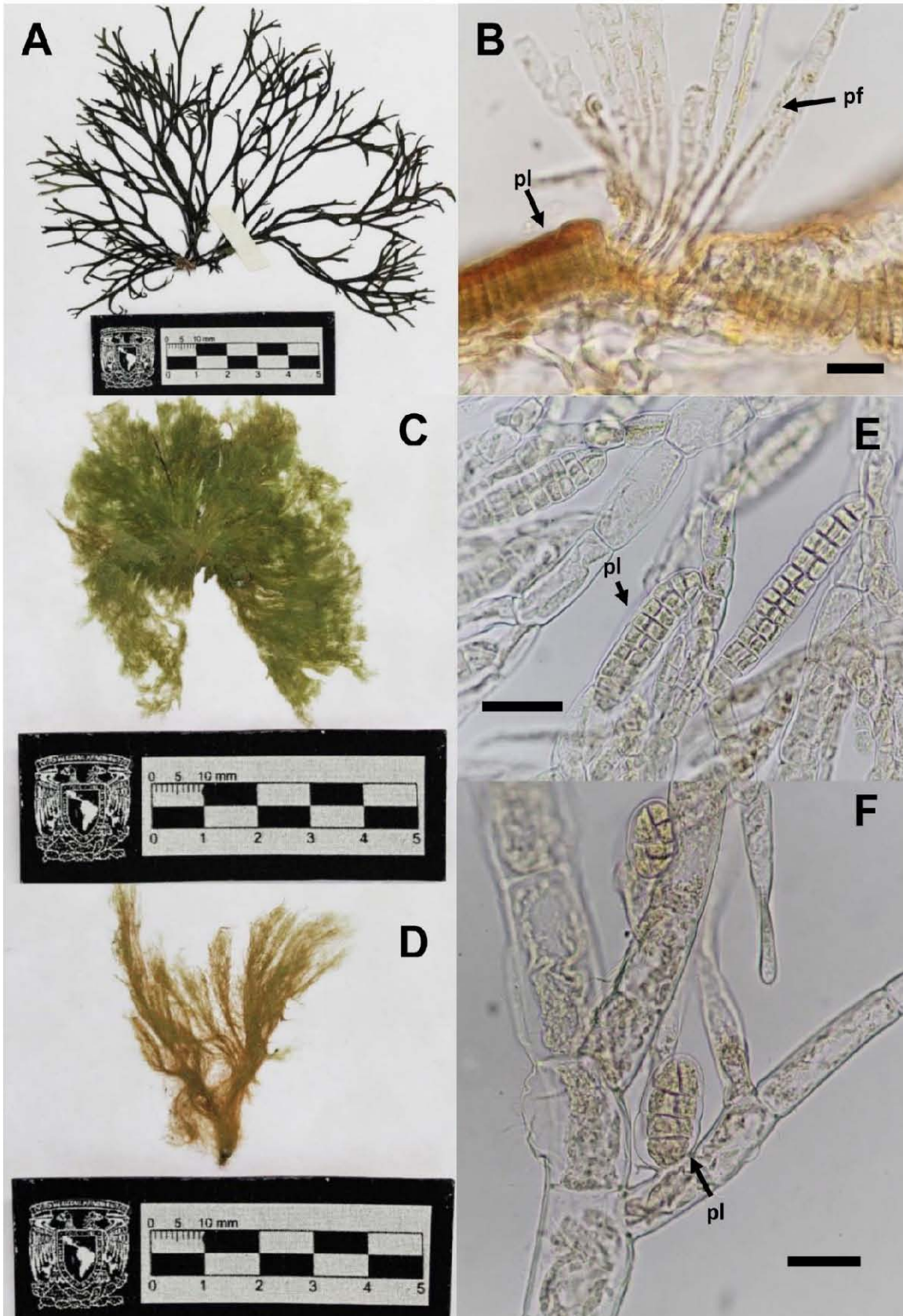


Lámina 3. Caracteres morfológicos. A-B. *Chnoospora minima*: A) Hábito, B) corte en plano transversal, plurangios (plu) y pelos feoíceos (pf). C-F. *Feldmannia mitchelliae* C-D) Hábito, E-F) Talo filamentos, plurangios (plu). Barra negra (30  $\mu$ m).

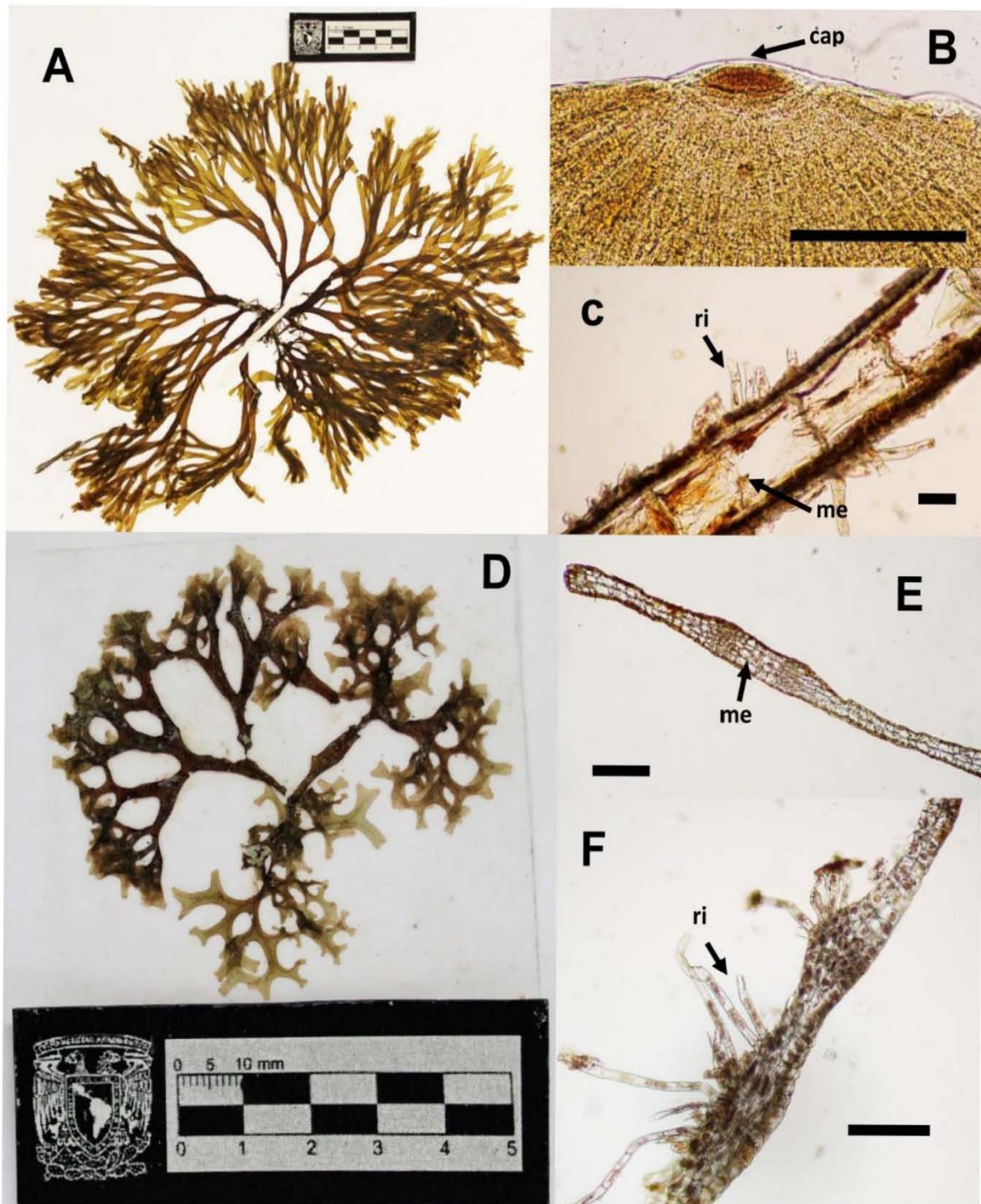


Lámina 4. Caracteres morfológicos. A-C. *Dictyota ciliolata*: A) Hábito, B) célula apical, C) corte trasversal, médula (me) uniestratificada. D-F. *Dictyopteris delicatula*: D) Hábito, E) Corte trasversal, médula multiestratificada, F) corte trasversal de la base, rizoides (ri). Barra negra (150  $\mu$ m).



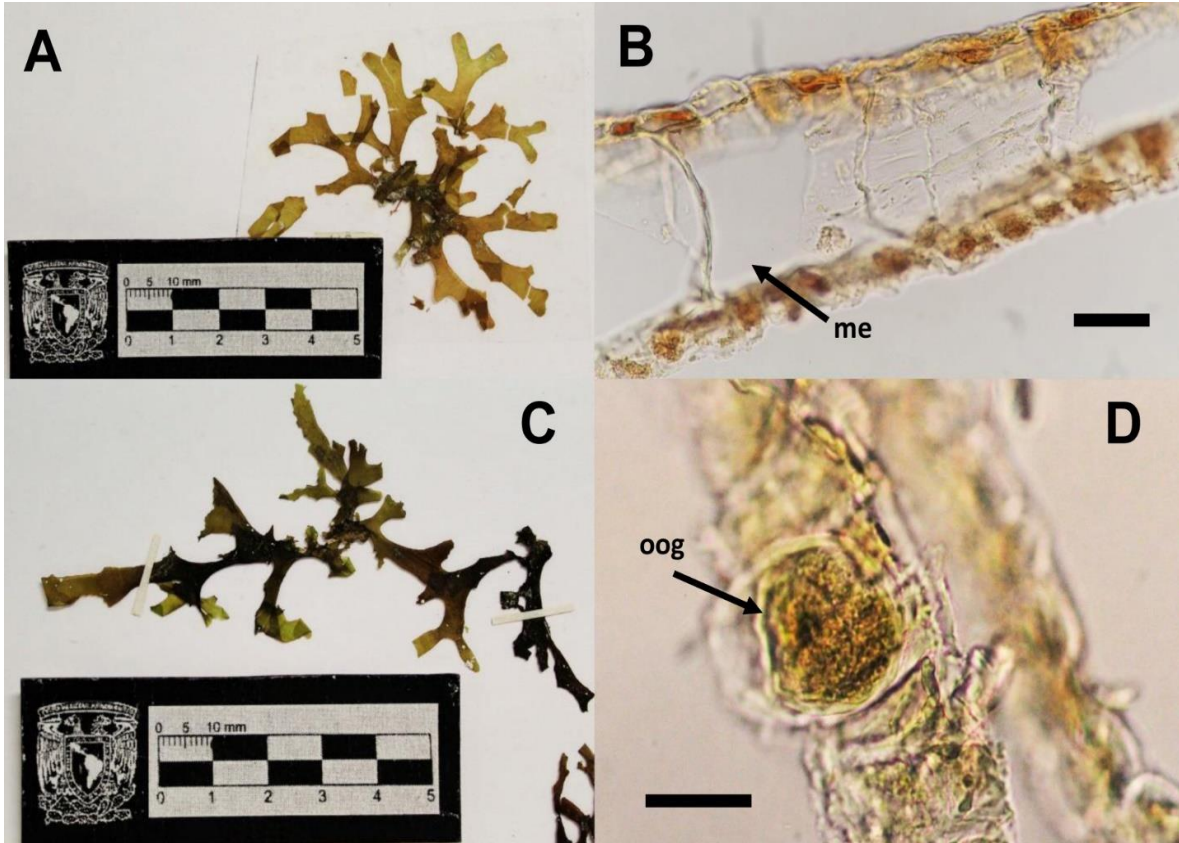


Lámina 5. Caracteres morfológicos. A-B-. *Dictyota bartayresiana*: A) Hábito, B) corte transversal, médula uniestratificada (me). C-D. *Dictyota jamaicensis*: C) Hábito, D) Corte transversal, oogonio (oog). Barra negra (50 µm).

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1 Comparación de las relaciones recuperadas con los genes COI y *rbcL*

Los análisis de cada marcador mostraron patrones filogenéticos similares en la mayoría de los grupos, aunque se observó una menor resolución y apoyo de las ramas a nivel de especie para el gen *rbcL* (p.e. en la familia Acinetosporaceae y Dictyotaceae (Fig. 9, 10, 12 y 13), mientras que el gen COI perdió resolución y apoyo a nivel supragenérico. Esto podría deberse a que el gen COI presenta una tasa de sustitución mayor que la del gen *rbcL*, como lo sugieren Freshwater et al. (2010); Patwardhan et al. (2014); Guo et al. (2015) y Janouškovec et al. (2013). Con base en lo anterior, es recomendable utilizar el gen COI para recuperar relaciones a nivel de especie, mientras que el gen *rbcL* puede ser utilizado para resolver relaciones a niveles supraespecíficos.

### 7.2 Especies recuperadas con datos moleculares

El total de especies recuperadas con datos moleculares corresponde al 36% de las algas pardas registradas por Dreckmann (1998); Ortega et al. (2001) y Wynne (2017). Asimismo, la morfología de estas especies coincide con las diagnósis de las especies distribuidas en área de estudio (Taylor, 1960; Littler & Littler, 2000; Solé & Foldats, 2003; De Clerck et al., 2006; Suárez et al., 2015) .

La monofilia de los géneros *Sargassum* y *Turbinaria* fue recuperada con los genes *rbcL* y COI, lo que coincide con los estudios de Mattio et al. (2008, 2010); Neelamathi & Kannan (2016) y Yip et al. (2018). Las secuencias de *Sargassum buxifolium* se encuentran en un clado junto a otras secuencias de otras especies del género, pero sin resolución a nivel de especie, lo mismo que con los resultados de Mattio et al. (2008); Cho et al. (2012); Camacho et al. (2014) y Hernández-

Anaya (2015) quienes utilizaron otros genes y regiones no codificantes (*ITS*, *cox3*, *rbcS*). En general, las especies del género *Sargassum* presentan alta variación morfológica en los caracteres vegetativos; la forma de los filoides, presencia y disposición de los criptostomas, tipo de margen, forma del caulidio y receptáculos los cuales han sido utilizados para separar a las especies (Taylor, 1960; Littler & Littler, 2000). Sin embargo, la variación genética entre ellas es baja por lo cual no hay resolución en los análisis filogenéticos, por lo que es necesario buscar otro tipo de marcadores nucleares de mayor variabilidad, realizar revisiones morfológicas- anatómicas detalladas e incluso hacer experimentos en cultivo que revelen si se trata de un solo taxón con gran plasticidad morfológica o entidades distintas. Por otra parte, la secuencia obtenida de *Turbinaria turbinata* se separó de la disponible en GenBank, por lo cual se requiere un mayor número de ejemplares y contrastarla con otras especies para confirmar su identidad taxonómica.

Los ejemplares determinados y recuperados en los análisis filogenéticos como *Asteronema breviarticulatum* presentan los caracteres morfológicos: cloroplasto en forma de estrella, ramificaciones terminales en forma de gancho y estructuras reproductoras ovoides o esféricas, éstos coinciden con la descripción de Taylor (1960) como *Ectocarpus breviarticulatus* J.Agardh, posteriormente Ouriques & Bouzon (2000) la separa en *A. breviarticulatum* basándose principalmente en la forma del plastidio. Ésta es la única especie de ese género registrada para la costa atlántica de México (Dreckmann, 1998; Ortega et al., 2001). Sin embargo, no hay secuencias del gen *COI* de las tres especies de este género (Guiry & Guiry, 2018) disponibles en GenBank para incluirlas en el análisis.

Es importante mencionar que la localidad tipo de esta especie se encuentra en la costa de Oaxaca, México (Pedroche et al., 2008) por lo que en estudios posteriores se deben incluir ejemplares de la localidad tipo para corroborar la identidad de esta especie.

De la familia Acinetosporaceae se recuperó el género *Feldmannia* en varios clados, por lo que se considera polifilético. Para esta familia los clados recuperados fueron; *Feldmannia mitchelliae* y *F. irregularis* que coinciden con los registros basados en la morfología (Dreckmann, 1998 y Ortega et al., 2001). Posiblemente *Feldmannia* sp. 1 y *Feldmannia* sp. 2 son nuevas especies para la ciencia ya que la divergencia genética fue > 5% valor que corresponde con Peters et al. (2015). La identificación de las especies de este género se hizo con base en datos moleculares debido a que los caracteres morfológicos: forma del feoplasto, longitud y ancho de las células, tipo de ramificación, tamaño y forma de los plurangios (Taylor, 1960 y Womersley, 1987) son insuficientes y son compartidos entre las especies y géneros de las familias Acinetosporaceae y Ectocarpaceae, caso que coincide con el estudio de Peters et al. (2015).

En el presente estudio el clado formado por *Rosenvingea intricata* se separó de la secuencia disponible en GenBank en ambas topologías para cada gen. La divergencia genética entre las secuencias de los ejemplares distribuidos en México y Estados Unidos fue mayor a 2% para el gen COI que coincide con lo registrado por McDevit & Saunders (2017) y para *rbcL* fue >3% que corresponde con Cho et al. (2007) para otros géneros de la familia Scytosiphonaceae, esto indica que son dos especies diferentes. Morfológicamente los ejemplares revisados corresponden con la diagnosis de *R. intricata* (Taylor, 1960). Sin

embargo, los caracteres morfológicos : tipo de hábito, ramificación y dimensiones del talo (Taylor, 1960; West et al., 2010) que han sido utilizados para su determinación taxonómica se traslapan entre las especies, por lo que se debe hacer un análisis enfocado a este género debido a que no hay secuencias disponibles de los genes *COI* y *rbcL* en Genbank de las especies registradas para el Atlántico de México. Por otro lado, es importante mencionar que las secuencias obtenidas se separan de los otros géneros de esta familia como en los resultados de West et al. (2010) y Lee et al; (2014).

Por otra parte, se recuperó el clado *Colpomenia sinuosa*, el cual se separa de *C. peregrina*, estos resultados coinciden con lo obtenido por Santiañez et al. (2018). Los ejemplares revisados corresponden con las diagnosis de Taylor (1960) y Womersley (1987) y su distribución en la costa atlántica de México (Taylor, 1960; Dreckmann, 1998; Ortega et al., 2001). Cabe mencionar que esta especie ha sido registrada con distribución cosmopolita (Lee et al., 2013) por lo que se debe analizar a detalle.

La especie *Chnoospora minima* se recuperó en un clado con las secuencias de Japón, esto coincide con los resultados de Kogame et al. (2011), también corresponde con la diagnosis de esta especie y con los registros de los listados de Dreckmann (1998) y Ortega et al. (2001).

La secuencia de *Sphacelaria* obtenida en este estudio, se recuperó en una rama independiente cercana al clado de *S. tribuloides* con el gen *rbcL*. La divergencia genética interespecífica fue de 2% que corresponden con el valor registrado por Kawai et al. (2007) y Draisma et al. (2010), la divergencia entre dos especies es >1.5 %, por lo que posiblemente sea una nueva especie. Sin

embargo, se debe ampliar el área de muestreo, incluir otras especies y analizar con otros genes para confirmar esta hipótesis debido a que en México se ha registrado una gran diversidad de especies para este género (Mendoza-González et al., 2000) basados principalmente en caracteres morfológicos.

Por otro lado, la monofilia de los géneros *Padina*, *Lobophora*, *Styopodium*, *Canistrocarpus* y *Dictyota* coincide con los resultados de Lee & Bae (2002); De Clerck et al. (2006); Bittner et al. (2008); Lozano-Orozco (2016); Díaz-Martínez et al. (2016); Vieira et al. (2016, 2017). Los caracteres diagnósticos en los primeros tres géneros: tipo de crecimiento, número de células medulares y corticales (Taylor, 1960; Littler & Littler, 2000) han sido útiles para identificarlos. Pero en el caso de *Dictyota* y *Canistrocarpus* es necesario revisar a detalle los caracteres reproductivos.

Para el género *Padina*, la especie *P. gymnospora* fue recuperada en un clado por ambos genes mientras que *P. boergesenii* y *P. sanctae-crucis* solo se recuperaron con el gen *rbcl*, ésta última como polifilética posiblemente se deba a que este gen presenta baja resolución a nivel de especie, a diferencia del trabajo de Díaz-Martínez et al. (2016) quienes las recuperaron en clados monofiléticos con los marcadores *COI*, *cox3* y *psbA*. Cabe mencionar que en este trabajo no se encontraron ejemplares de *P. antillarum* (Kützinger) Piccone, misma que ha sido registrada para la costa mexicana del Golfo de México y Mar Caribe (Díaz-Martínez et al., 2016).

Para el área de estudio existe una alta diversidad de especies con talos distromáticos (láminas de dos capas celulares) entre ellas *Padina sanctae-crucis*, *P. haitiensis* Thivy y *P. perindusiata* Thivy (Dreckmann, 1998; Ortega et al., 2001).



Es necesario una revisión a detalle de estas especies incluyendo datos moleculares ya que los morfológicos no son suficientes para su identificación. Además, el carácter distrómatico es compartido con al menos otras 16 especies a nivel mundial, muchas de ellas descritas recientemente con base en evidencia morfológica y/o molecular (Gaillard, 1973, 1975; Abbott, 1996; Abbott & Huisman, 2003; Ni-Ni-Win et al., 2008, 2010, 2011, 2012, 2013a, 2013b).

Para el género *Dictyopteris* se recuperó la especie *D. delicatula* cercano a *D. hoytti*. La morfología de los especímenes recolectados en este estudio corresponde con la diagnosis de Taylor (1960) y Mendoza-González & Mateo-Cid (2005) y coincide con lo registrado para la costa atlántica de México (Dreckmann, 1998; Ortega et al 2001, Wynne, 2017). Cabe mencionar que no hay secuencias de esta especie disponibles en GenBank para incluirlas en los análisis. En otro clado se recuperó *Dictyopteris undulata* y *Dictyota divaricata*. Sin embargo, es muy probable que la secuencia disponible en GenBank de *D. undulata* represente un error en la identificación de la muestra en que se basó dada su posición en el árbol (Fig. 4 y 7); su nula divergencia respecto a otras muestras indica que podría corresponder en realidad a *Dictyota divaricata* de acuerdo con los valores registrados por Lozano-Orozco et al. (2014).

Los ejemplares de *Lobophora variegata* se recuperaron en clados independientes con ambos genes (COI y *rbcL*) los cuales se separaron de las secuencias de *L. variegata* disponibles en GenBank. Sin embargo, para confirmar el estatus taxonómico de esta entidad se requiere un estudio detallado con más ejemplares, ya que es posible que sean dos especies: *L. variegata* y *L. declerckii* N.E. Schultz, C.W. Schneider & L. Le Gall de acuerdo con lo registrado con base

en evidencia morfológica y molecular por Godínez-Ortega et al. (2018) para la costa atlántica de México.

Es importante destacar que de *L. variegata* se han segregado cuatro especies (Schultz et al., 2015) y se le considera un género hiperdiverso (Vieira et al., 2016, 2017; Sun et al., 2012) por lo que es necesario revisar a detalle los caracteres morfológicos (número de capas celulares de la corteza y de la médula, presencia y disposición de las estructuras de reproducción, Taylor, 1960; Vieira et al., 2016; Godínez-Ortega et al., 2018) para registrar la variación morfológica presente en los ejemplares de México.

El ejemplar determinado como *Styopodium zonale* se recuperó en un clado con el gen *rbcl* y se separa de las otras especies de este género. Los caracteres morfológicos coinciden con la diagnosis de Taylor (1960), además es la única especie que se ha registrado para el área de estudio (Dreckmann, 1998; Ortega et al., 2001). La divergencia interespecífica con la secuencia *Styopodium* sp. de Isla Guadeloupe disponible en GenBank es de 0% lo que indica que es la misma especie. En los análisis, se incluyó una secuencia etiquetada como *S. zonale* distribuida en Japón, la divergencia genética (>4%) indica que posiblemente es otra especie de acuerdo con los valores registrados por Hwang et al. (2004) y De Araujo et al. (2018) para otros géneros de la familia Dictyotaceae. En cuanto a la distribución de esta especie se ha registrado en el Atlántico y su localidad tipo es República Dominicana (Silva, Basson & Moe, 1996) que confirma que el ejemplar analizado en este estudio corresponde a *S. zonale*.

El clado de *Canistrocarpus cervicornis* recuperado con los genes *COI* y *rbcl* en este trabajo, también fue obtenido por De Clerck et al. (2006) quienes segregan

este género de *Dictyota* y *Rugulopteryx*. Es necesario revisar a detalle los caracteres de las tres especies del género *Canistrocarpus* debido a que solo las separan el tipo de hábito, ancho del talo, y la presencia de iridiscencia (De Clerck et al., 2006). En el presente estudio solo se recolectaron ejemplares de *C. cervicornis*, los que se incluyeron en los análisis filogenéticos. Sin embargo, también se ha registrado *C. crispatus* en el área de estudio con base en caracteres morfológicos por Suárez et al. (2015).

En el género *Dictyota* se recuperaron *Dictyota bartayresiana* y *D. caribaea*. Esta última especie es un nuevo registro para el área de estudio con base en evidencia molecular. Asimismo, se recuperaron otros tres clados independientes: *D. ciliolata*, *D. jamaicensis* y *D. crenulata*, las cuales han sido consideradas un complejo de especies pseudocrípticas (Tronholm et al., 2012, 2013). Sin embargo, *D. crenulata* requiere una revisión exhaustiva en la que se incluyan más secuencias y otros genes, ya que distintas muestras se recuperaron en varios clados. Además, ha sido registrada con amplia distribución tanto en el Pacífico (Pedroche et al., 2008) como en el Atlántico de México (Mendoza-González et al., 2017).

Por otra parte, la secuencia *Dictyota* sp. (FEZA4037) no corresponde con las especies registradas para la región de estudio y en los análisis se recupera de manera independiente. La distancia genética respecto a otras especies de *Dictyota* analizadas fue > 7%, lo que sugiere que se trata de una especie nueva de acuerdo con el valor registrado por (Hwang et al., 2004; De Araujo et al., 2018). Este material será estudiado con más detalle posteriormente para su descripción formal (Hernández-Anaya, en prep).

## 8. CONCLUSIONES

Los análisis efectuados aquí corroboraron el 36 % de las algas pardas registradas para la costa Atlántica de México de acuerdo con Dreckmann (1998), Ortega et al. (2001) y Wynne (2017) lo que implica un avance significativo en la exploración de la diversidad de este grupo de algas.

El gen COI es un marcador útil para recuperar las relaciones filogenéticas a nivel de especie pero se requiere diseñar primers específicos debido al bajo porcentaje de amplificación que se presentó en algunos grupos (p.e. *Dictyota*, *Padina*, *Neoralfsia*). Por otro lado, el gen *rbcL* es medianamente útil a nivel de especie, por lo que se recomienda usarlo en combinación con otro marcador de mayor resolución filogenética como *psbA*, *cox3* e *ITS*.

El uso de los genes COI y *rbcL* permitió reconocer géneros en los cuales se requiere realizar de una revisión morfológica detallada y molecular para esclarecer su taxonomía y diversidad, entre ellos; *Dictyota*, *Styopodium*, *Lobophora* y *Feldmannia*. Asimismo, es necesario incrementar los sitios de recolección en el área de estudio, ya que se han registrado varias especies de estos géneros para ambos litorales mexicanos y otras regiones del mundo.

Es importante mencionar que la mayoría de las secuencias obtenidas en este estudio con los genes *rbcL* y COI pertenecen a especies que no tienen referencia en GenBank (Clark et al, 2013) y BOLD systems (Ratnasingham & Hebert, 2007). En este sentido se trata de una aportación a nivel mundial para las especies de algas pardas registradas en el litoral del Atlántico de México. Además se cuenta con los ejemplares de respaldo en buen estado y depositados en la Colección Ficológica del Herbario de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza

(FEZA) para su consulta, documentación, corroboración o corrección. Asimismo, los resultados obtenidos son una primera aproximación de la taxonomía molecular de las algas pardas del Atlántico mexicano.

En la mayoría de los casos es necesario ampliar los sitios de recolección en el área de estudio, incluir más ejemplares y nuevos genes para evidenciar la diversidad de especies presentes en las costas mexicanas (p.e. especies de la Familia Dictyotaceae y Acinetosporaceae) y corroborar la identidad taxonómica de otros (p.e *Dictyota crenulata*, *Lobophora variegata*).

## CAPÍTULO II

### **La taxonomía molecular revela plasticidad fenotípica en *Canistrocarpus cervicornis* (Dictyotaceae, Phaeophyceae) en las costas del Atlántico mexicano**

#### **1. INTRODUCCIÓN**

La taxonomía de macroalgas se ha basado principalmente en caracteres morfológicos. Sin embargo, es común encontrar que estos organismos presenten alta variación morfológica inter- e intraespecífica (Blomster et al., 1999; Hofmann et al., 2010) o alternativamente que existan especies que sean muy similares entre sí (Leliaert et al., 2009; Wolf et al., 2012). Desafortunadamente, en varios casos las descripciones taxonómicas consideran caracteres muy generales que no permiten distinguir claramente entre especies o mencionan caracteres diagnósticos difíciles de observar o identificar debido al estado de desarrollo del ejemplar o la fase de su ciclo de vida (Cho et al., 2002; Peters et al., 2015). Estos factores dificultan la identificación taxonómica certera de los ejemplares lo que frecuentemente conlleva a la asignación de nombres mal aplicados o el reconocimiento de categorías infraespecíficas (Pedroche & Senties, 2003) y finalmente una estimación incorrecta de la diversidad de un grupo.

Por otra parte, la aplicación de la taxonomía asistida por los métodos moleculares ha contribuido a la evaluación objetiva de los límites entre especies (Cianciola et al., 2010; Tronholm et al., 2010a, 2010b; Manghisi et al., 2011; Poong et al., 2013; Vergés et al., 2014; Núñez-Reséndiz et al., 2015; Lee & Kim, 2015). Con este último enfoque se han hecho avances relevantes en el conocimiento taxonómico de algunos grupos de la ficoflora mexicana (Díaz-Larrea et al., 2016).

Estos estudios han demostrado que hay tanto especies crípticas (es decir, indistinguibles morfológicamente pero diferenciables por atributos moleculares), como especies que exhiben una gran plasticidad morfológica, pero sin distinción molecular (Lozano-Orozco, 2016; Núñez-Reséndiz et al., 2015; Díaz-Martínez, 2011). El estudio de la taxonomía asistida por métodos moleculares de las algas pardas mexicanas es aún incipiente; sin embargo, un estudio reciente (Hernández-Anaya, en prep.) ha ayudado a identificar algunas especies que requieren revisión a mayor detalle. Dentro de las algas pardas de la familia Dictyotaceae se han llevado a cabo estudios en los géneros *Dictyota* (Lozano-Orozco et al., 2014, 2015, 2016) y el estudio de *Padina* mencionado previamente (Díaz-Martínez et al., 2016) pero otros géneros de esta familia aún no han sido estudiados con este enfoque en este sentido, entre ellos, *Canistrocarpus* De Paula & De Clerck.

El género *Canistrocarpus* fue segregado del género *Dictyota* por De Clerck et al. (2006) quienes analizaron datos moleculares de varias morfoespecies previamente ubicadas en el género *Dictyota* reconociendo tres géneros: *Dictyota*, *Canistrocarpus* y *Rugulopteryx*. Los géneros son muy similares entre sí y las especies presentan alta variación morfológica lo que hace relativamente difícil distinguirlas, ya que el crecimiento apical y la ramificación dicotómica que comparte con *Rugulopteryx* y *Dictyota* puede llevar a una asignación de nombre incierta. Morfológicamente, *Canistrocarpus* se caracteriza por presentar talos en forma de cinta, hábito erecto o postrado, ramificación dicotómica o cervicorne, ápices redondeados o agudos, corteza y médula uniestratificada, esporangios aislados o agrupados rodeados por un involucre de células estériles (De Clerck et al., 2006).

Actualmente a nivel mundial se reconocen tres especies de *Canistrocarpus*: *C. magneanus* (De Clerck & Coppejans) J. C. De Paula & O. De Clerck, *C. crispatus* (J. V. Lamouroux) J. C. De Paula & O. De Clerck y *C. cervicornis* (Kützing) J. C. De Paula & O. De Clerck, las cuales tienen una distribución pantropical (Kyaw et al., 2009; Guiry & Guiry, 2018). Para las costas mexicanas la presencia de este género ha sido registrado como *Dictyota cervicornis* Kützing (Taylor, 1960; Littler & Littler, 2000; Dreckmann, 1998; Ortega et al., 2001; Pedroche et al., 2008).

En el presente capítulo se analizaron secuencias de los marcadores moleculares COI (mitocondria) y *rbcL* (plastidio) provenientes de 21 ejemplares asignados a morfoespecies de *Dictyota* y *Canistrocarpus* a fin de responder si ¿estas morfoespecies pertenecen a diferentes especies genéticas? o ¿son una sola especie con alta variación morfológica? Las secuencias fueron analizadas con inferencia bayesiana y se evaluó la conespecificidad de los ejemplares mediante los métodos de delimitación de especies: Generalized Mixed Yules-Coalescent (GMYC) y Poission tree processes (PTP). Los resultados obtenidos apuntan a la conespecificidad de los ejemplares analizados.



## 2. MATERIAL Y MÉTODO

2.1 *Área de estudio.* La recolección de especímenes fue durante dos exploraciones ficológicas en 2016 y 2017 en la costa de Tamaulipas y Veracruz (Fig. 1) en la zona intermareal a una profundidad de dos metros, nado libre con esnórquel.

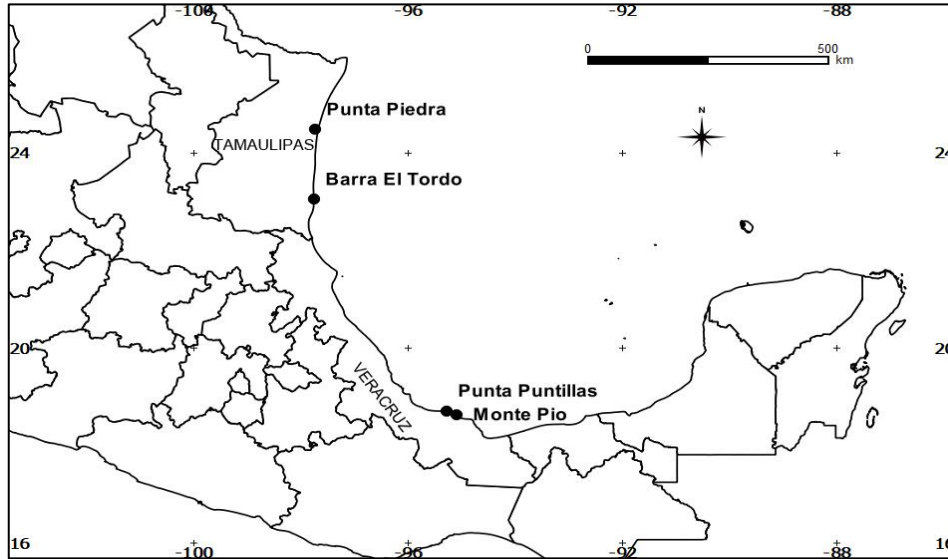


Fig. 1. Sitios de recolección en la costa Tamaulipas y Veracruz, México

2.2 *Recolección y preparación de material ficológico.* Los ejemplares fueron desprendidos de manera manual con ayuda de una espátula desde el disco de fijación. En campo a cada ejemplar se le cortó un fragmento del talo el cual se lavó con agua destilada para la eliminación de sedimentos y posibles epífitas. El fragmento se depositó en una bolsa de plástico autosellable con gel de sílice para su deshidratación y posterior extracción de DNA. Los ejemplares de respaldo fueron herborizados y depositados en la colección Ficológica del Herbario FEZA (Thiers, 2017).

*2.3 Identificación y revisión de material ficológico.* Para la determinación taxonómica se revisaron con un microscopio estereoscopio (NI-150, Nikon SMZ645) los siguientes caracteres morfológicos externos y reproductivos: 1) hábito, 2) ancho de los segmentos del último orden de ramificación, 3) ancho de la bifurcación, 4) tipo de ápice, 5) presencia de proliferaciones, 6) tipo de margen, 7) distribución y diámetro de esporangios en caso de presentarse. Los caracteres anatómicos: 8) número de células apicales, 9) largo y ancho de las células medulares se observaron en un microscopio de campo claro (Nikon eclipse 50i), para esto se realizaron cortes en plano transversal de las zonas apical, media y basal del talo. La determinación taxonómica se realizó siguiendo claves taxonómicas para la zona de estudio y descripciones originales de las especies (Taylor, 1960; Littler & Littler, 2000; Paula & Castro Nunes, 2001; Solé & Foldats, 2003; De Clerck et al., 2006; Suárez et al., 2015).

## 2.4 Métodos moleculares

*2.4.1 Extracción de DNA.* De cada una de las muestras recolectadas y preservadas en gel de sílice se pesaron 10 mg en tubos individuales RB de 2 mL, posteriormente fueron congeladas a -70° C al menos por una hora y trituradas en un “Tyssuelysser” (Qiagen) durante dos minutos a 50 oscilaciones por segundo. El DNA total se extrajo con el método del 2X CTAB (bromuro de hexadeciltrimetilamonio; Doyle & Doyle, 1987) con PVP al 2% (polivinilpirrolidona). En cada tubo se adicionó 500 µL de solución CTAB precalentada y se incubó a 65° C durante 30 min. Posteriormente se agregaron 500 µL de SEVAG, dejando escapar el gas y mezclando varias veces con suavidad, las muestras se agitaron durante 30 min y después fueron centrifugadas a 9000 RPM (revoluciones por

minuto) durante 10 min. La fase acuosa fue transferida a un tubo Eppendorf de 1.5 mL limpio y etiquetado. La precipitación de DNA fue con 350  $\mu$ L de isopropanol a -20 ° C. Los extractos se dejaron reposar a -20° C durante una hora y se centrifugaron a 13, 000 RPM durante 5 minutos descartando el sobrenadante. El DNA fue lavado con 500  $\mu$ L de etanol al 70 %, centrifugando nuevamente las muestras a 13, 000 RPM durante 3 minutos y se desechó el líquido. Las muestras fueron secadas en una centrífuga de vacío (Eppendorf) por 10 minutos a 30° C y el DNA se re-suspendió en 50  $\mu$ L de buffer EB (Qiagen) y preservó a -20° C. Para verificar la integridad del DNA se hizo una electroforesis en gel de agarosa al 1% teñido con Gelred<sup>+</sup> Nucleic Acid y una solución amortiguadora TBE al 1X (Trizma base, ácido bórico, ácido etilediamin teracético).

*2.4.2 Amplificación y secuenciación de DNA.* Se amplificaron dos regiones de DNA; un fragmento del gen citocromo c oxidasa subunidad I (COI) que ha sido usado en proyecto del código de barras de la vida (Hebert et al., 2003; Kucera & Saunders, 2008; McDevit & Saunders 2009) y el gen de plastidio *rbcL* que se ha empleado para separar a las especies de *Padina* (Ni-Ni-Win et al., 2008, 2011, 2012). Las reacciones de PCR fueron en un termociclador ABI 9700 y con un kit comercial (Taq PCR Core Kit, Qiagen, California, USA). Las regiones se amplificaron usando primers disponibles en la literatura (Tabla 1 y 2). La obtención de secuencias fue con los mismos primers empleados en la PCR en el Laboratorio de Biología Molecular de la Biodiversidad y la Salud, Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

*2.4.3 Edición y alineamiento de secuencias de DNA.* Los electroferogramas fueron editados usando Geneious 6.1.8 (Kearse et al., 2012). Las secuencias se

alinearon con el algoritmo MUSCLE (Edgar, 2004) disponible en Geneious para crear matrices independientes de cada gen.

*2.5 Análisis filogenéticos.* Las matrices de secuencias de cada gen fue analizada por separado mediante inferencia bayesiana (IB) con el programa Mr. Bayes v. 3.2.6 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) en el portal de CIPRES Science Gateway (<http://www.phylo.org/>) utilizando el modelo de evolución molecular GTR+G+I de acuerdo con el criterio de información Akaike obtenido en JModeltest (Posada, 2008) . Para cada matriz se corrieron dos análisis paralelos, cada uno consistente en cuatro cadenas de Markov durante 10,000,000 de generaciones, muestreando los árboles cada 1000 generaciones y el 25 % inicial de los árboles muestreados fue descartado como fase “burn in”. Se generó consenso de mayoría a partir de los 7501 árboles retenidos. El análisis de Máxima Verosimilitud (ML por sus siglas en inglés) se realizó en RaxML ver. 8.2 (Stamatakis, 2014) usando el modelo de evolución molecular GTR+G+I de acuerdo con los resultados de Jmodeltest. El apoyo de ramas fue evaluado con un análisis Bootstrap por medio de 1000 réplicas con las mismas condiciones.

En ambos análisis se incluyeron secuencias de las especies de *Canistrocarpus* y *Dictyota* disponibles en GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). El grupo externo seleccionado fue *Dictyopteris polypodioides* (A.P. De Candolle) J. V. Lamouroux de acuerdo con la propuesta de De Clerck et al. (2006).

*2.6 Análisis de delimitación de especies.* Las secuencias de DNA de cada gen fueron analizadas mediante los modelos Generalized Mixed Yules-Coalescent (GMYC) (Pons et al., 2006) y Poission tree processes (PTP) (Zhang et al., 2013). Para evaluar la conespecificidad de las morfoespecies revisadas usando GYMC

se utilizó un árbol ultramétrico obtenido en BEAST v.2.4.7 (Bouckaert et al., 2014) bajo un modelo GTR con un reloj relajado log normal y modelo de coalescencia. El análisis corrió por 10,000,000 de generaciones y muestreo cada 1000, se descartó el 25% en la fase de “burn in” y se calculó el árbol consenso en TreeAnnotator v.2.4.7. El árbol obtenido se usó para el análisis de GMYC empleando el paquete SPLITS en la plataforma “R” v.3.5.0 (R Core Team, 2016).

El modelo de PTP fue implementado (<https://species.h-its.org/help/>) usando el árbol obtenido de IB, corriendo por 100,000 generaciones, muestreo cada 100 generaciones y el 25% inicial fue descartado como fase de “burn in”.

Tabla 1. Primers utilizados para amplificar y secuenciar los genes *COI* y *rbcl*.

Gen	Nombre del Primer	Secuencia (5'-3')	Referencia
<i>COI</i>	GazF2	ATGACTGCTACTTTAGAAAGACG'	Lane et al., 2007.
	GazR2	GCTAAATCTARWGGGAAGTTGTG	Lane et al., 2007
<i>rbcl</i>	68F	GCNAAAATGGGNWAYTGGGATGC	Draisma et al. (2001)
	1381R	ATATCTTTCCATARRTCTAAWGC	Burrowes et al. (2003)
	708R	TTAAGNTAWGAACCYTTAACTTC	Bittner et al. (2008)
	543F	CCWAAATTAGGTCTTTCWGGWAAAAA	Bittner et al. (2008)

Tabla 2. Condiciones de amplificación para los genes *COI* y *rbcl*.

	<i>COI</i>		<i>rbcl</i>	
	Temperatura/Tiempo		Temperatura/Tiempo	
Desnaturalización inicial	94 °C/4 min.		94 °C/3 min	
Desnaturalización	94 °C/1 min.	35 ciclos	94 °C/ 45 s	35 ciclos
“Annealing”	50 °C/1 min.		52 °C/ 1 min.	
Extensión	72 °C/1 min.		72 °C/1 min.	
Extensión final	72 °C/1 min.		72 °C/1 min.	

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Revisión morfológica

Con base en la revisión de caracteres morfológicos y anatómicos se asignaron diferentes nombres específicos a los ejemplares recolectados: *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota ciliolata*, *D. dichotoma* (Hudson) J. V. Lamouroux, *D. linearis* (C. Agardh) Greville, *D. volubilis* Kützing (Tabla 3 y 4) El morfotipo *Dictyota* sp. no pudo ser identificado a nivel de especie porque no correspondió con los caracteres de especies previamente descritas y registradas para el área de estudio. De los 21 ejemplares revisados, en 18 presentaron estructuras de reproducción; en diez de ellos se observó el involucro rodeando al esporangio, carácter diagnóstico del género *Canistrocarpus* (Fig. 7 H-J) (Tabla 4). Asimismo se identificó el desarrollo de proliferaciones característico de *Dictyota ciliolata* (Fig. 7 K) y la geminación in situ (Fig. 7 L).

#### 3.2 Análisis filogenético

La matriz del gen *COI* consistió en 619 pares de bases (pb) y la de *rbcL* de 1198 pb. Se incluyeron 21 individuos (Tabla 3), de los cuales 10 amplificaron con ambos genes y 11 con solo uno de ellos. Los árboles utilizados fueron los de Inferencia Bayesiana debido a que presentaron mejor apoyo de los clados en ambos genes. Las secuencias obtenidas se recuperaron en un único clado con el gen *COI* (Fig. 2) con apoyo alto (PP=0.98, BS= 88); este clado correspondió a *Canistrocarpus cervicornis* y como grupo hermano se recuperó *C. crispatus*; la distancia intraespecífica fue de 0 a 0.48 % y la interespecífica fue mayor de 7.54%.

Para el gen *rbcL* los ejemplares mexicanos se recuperaron junto a las secuencias disponibles en GenBank de *C. cervicornis* con alto apoyo (PP=1 BS=75; Fig. 3). La distancia intraespecífica fue de 0 a 1.02%. La distancia entre las secuencias obtenidas y las disponibles en GenBank procedentes de ejemplares de Brasil fue de 0 a 0.5 y con las recolectas en Filipinas fue de 0.8 a 1.02%. La distancia genética interespecífica fue de 0.84-11.83%.

### **3.3 Análisis de delimitación de especies**

En el análisis de GMYC con el gen *COI*, los ejemplares de *Canistrocarpus cervicornis* se recuperaron como una sola especie y se separan de *C. crispatus* (divergencia genética intraespecífica >7 %) (Fig. 4). Por otro lado, el GMYC para el gen *rbcL* indica que se trata de tres especies (Fig. 5); *C. cervicornis* de México, *C. cervicornis* distribuido en Brasil (divergencia genética <1) y *C. cervicornis* de Filipinas (divergencia genética >1.2). El árbol ultramétrico difiere al obtenido por inferencia Bayesiana (Fig. 3 y 5). El PTP coincide con lo obtenido con GMYC e indica que las secuencias obtenidas son la misma especie y dos más que corresponden con las secuencias de Brasil y Filipinas.

Tabla 3. Ejemplares revisados (x amplificó, - no amplificó).

		Localidad	COI	rbcL
<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	FEZA3762	Punta Piedra, Tamaulipas	X	-
<i>Dictyota</i> sp.	FEZA3763	Punta Piedra, Tamaulipas	X	X
<i>Dictyota</i> aff. <i>volubilis</i>	FEZA3764	Punta Piedra, Tamaulipas	X	X
<i>Dictyota</i> aff. <i>dichotoma</i>	FEZA3765	Punta Piedra, Tamaulipas	X	-
<i>C. cervicornis</i>	FEZA3766	Punta Piedra, Tamaulipas	X	-
<i>Dictyota</i> aff. <i>dichotoma</i>	FEZA3768	Punta Piedra, Tamaulipas	X	X
<i>Dictyota</i> aff. <i>volubilis</i>	FEZA3771	Punta Piedra, Tamaulipas	X	-
<i>Dictyota</i> sp.	FEZA3778	Punta El Tordo, Tamaulipas	-	X
<i>Dictyota</i> aff. <i>ciliolata</i>	FEZA3779	Punta El Tordo, Tamaulipas	X	X
<i>Dictyota</i> sp.	FEZA3780	Punta El Tordo, Tamaulipas	X	X
<i>Dictyota</i> aff. <i>ciliolata</i>	FEZA3891	Punta El Tordo, Tamaulipas	-	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4099	Monte Pío, Veracruz	X	X
<i>Dictyota</i> sp.	FEZA4103	Monte Pío, Veracruz	X	X
<i>Dictyota</i> aff. <i>linearis</i>	FEZA4104	Monte Pío, Veracruz	-	X
<i>Dictyota</i> aff. <i>linearis</i>	FEZA4105	Monte Pío, Veracruz	X	X
<i>Canistrocarpus</i> sp.	FEZA4106	Monte Pío, Veracruz	X	X
<i>Dictyota</i> sp.	FEZA4107	Monte Pío, Veracruz	X	X
<i>Dictyota</i> sp.	FEZA4137	Punta Puntilla, Veracruz	X	-
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4139	Punta Puntilla, Veracruz	X	-
<i>Dictyota</i> sp.	FEZA4141	Punta Puntilla, Veracruz	X	-
<i>Dictyota</i> sp.	FEZA4142	Punta Puntilla, Veracruz	X	-
<i>Dictyota</i> sp.	FEZA4146	Punta Puntilla, Veracruz	X	-



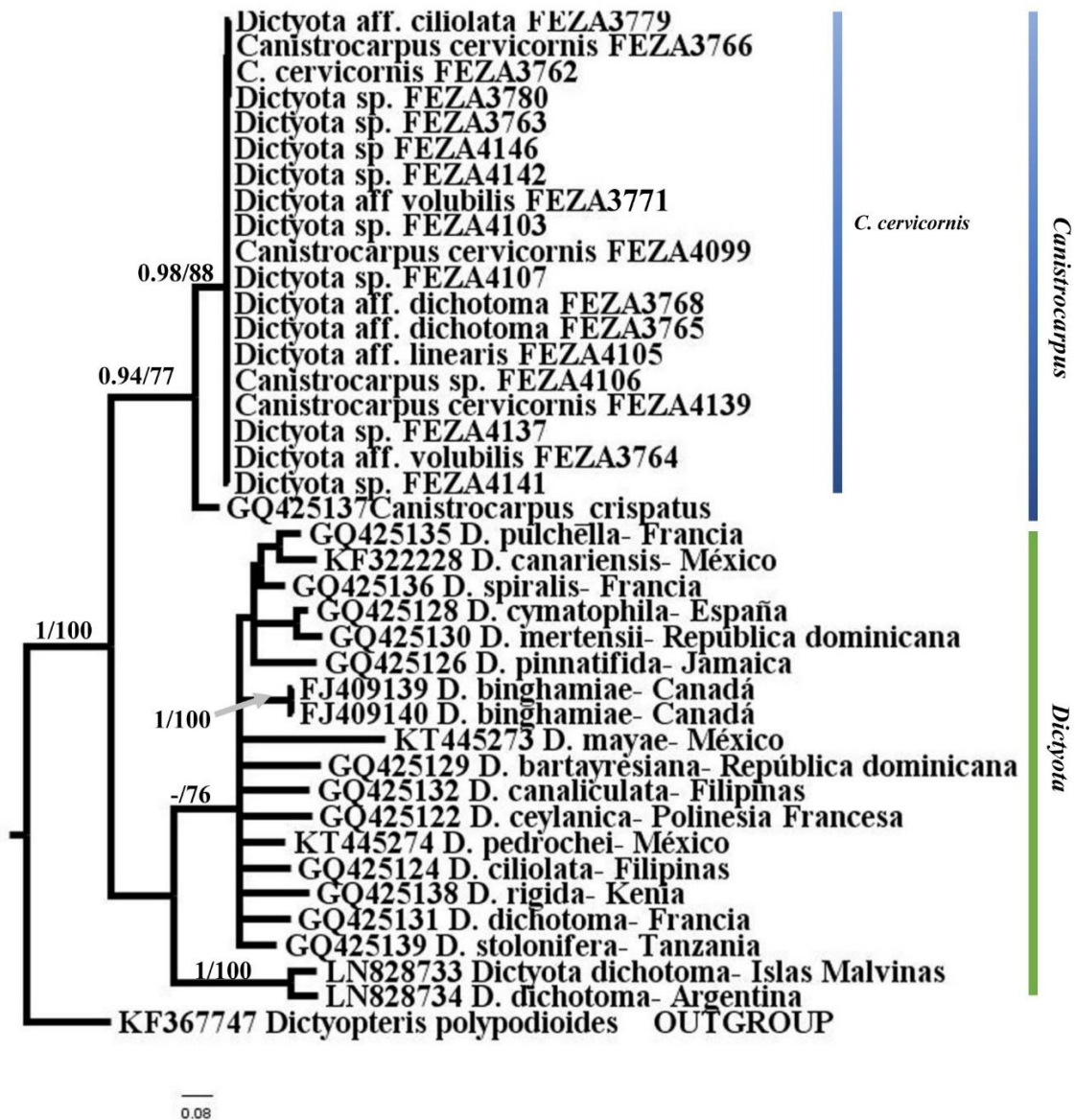


Fig. 2 Árbol de inferencia bayesiana obtenido con el gen COI. Los números asociados a las ramas indican los valores de apoyo; a la izquierda probabilidad posterior, derecha porcentaje Bootstrap de RaxML. En el árbol los nombres de las secuencias generadas en este estudio corresponde a la identificación morfológica. Las barras indican la identificación definitiva basada en caracteres morfológicos y

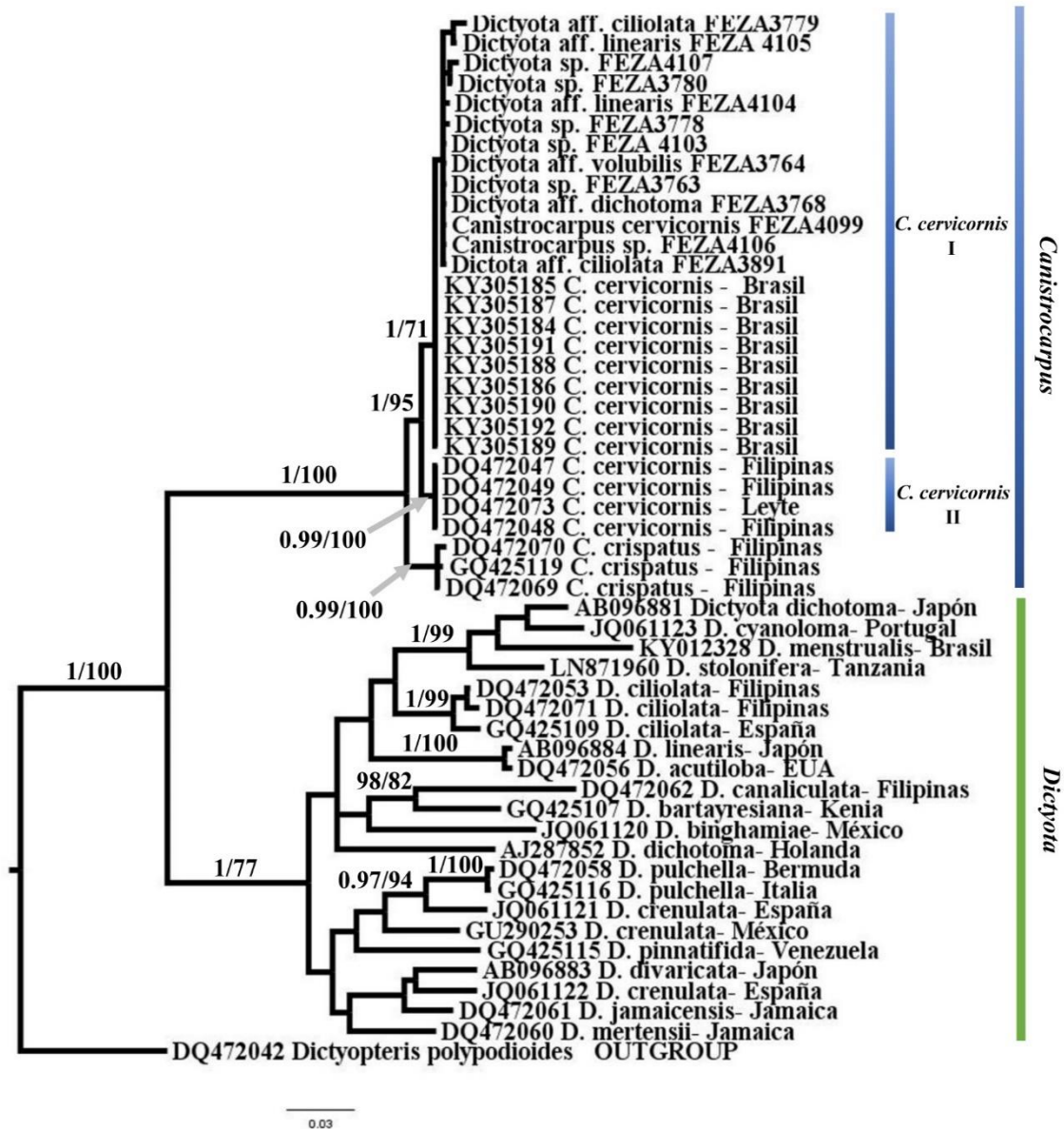


Fig. 3. Árbol de inferencia bayesiana obtenido con el gen *rbcL*. Los números asociados a las ramas indican los valores de apoyo; a la izquierda del porcentaje posterior, derecha porcentaje Bootstrap de RaxML. En el árbol los nombres de las secuencias generadas en este estudio corresponden a la identificación morfológica. Las barras indican la identificación definitiva basada en caracteres morfológicos y moleculares.

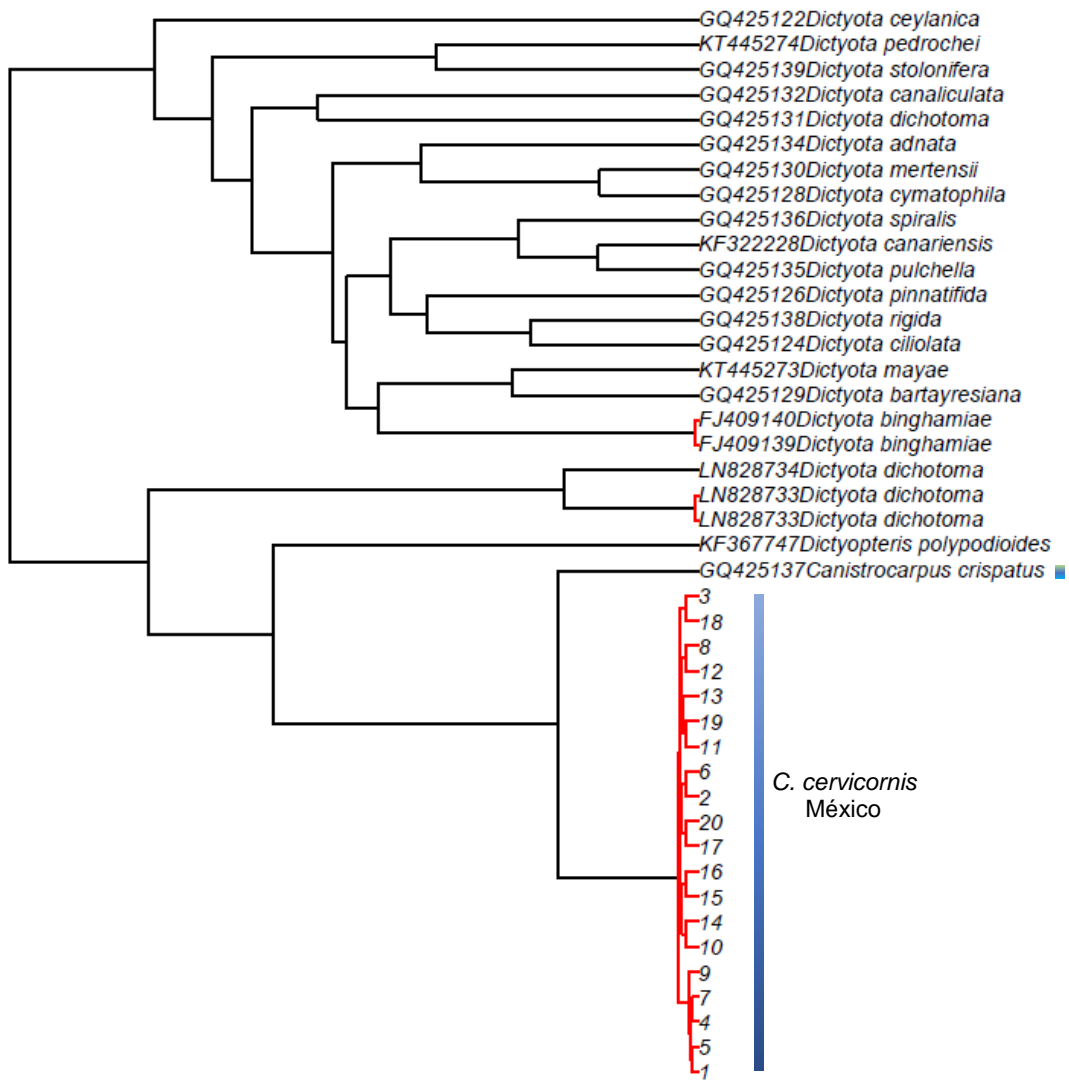


Fig. 4. Árbol ultramétrico obtenido del análisis de delimitación de especies con el gen COI mediante GMYC. Las barras indican la especie *Canistrocarpus cervicornis*. Las secuencias obtenidas en este estudio se recuperaron como una sola especie: 1) FEZA3764, 2) FEZA4141, 3) FEZA 3779, 4) FEZA3766, 5) FEZA4137, 6) FEZA4139 7) FEZA4106, 8) FEZA3762, 9) FEZA3780, 10) FEZA3763, 11) FEZA3765, 12) FEZA4105, 13) FEZA4146, 14) FEZA4142, 15)3771, 16) FEZA3768, 17) FEZA4107, 18) FEZA4099, 19) FEZA4103.

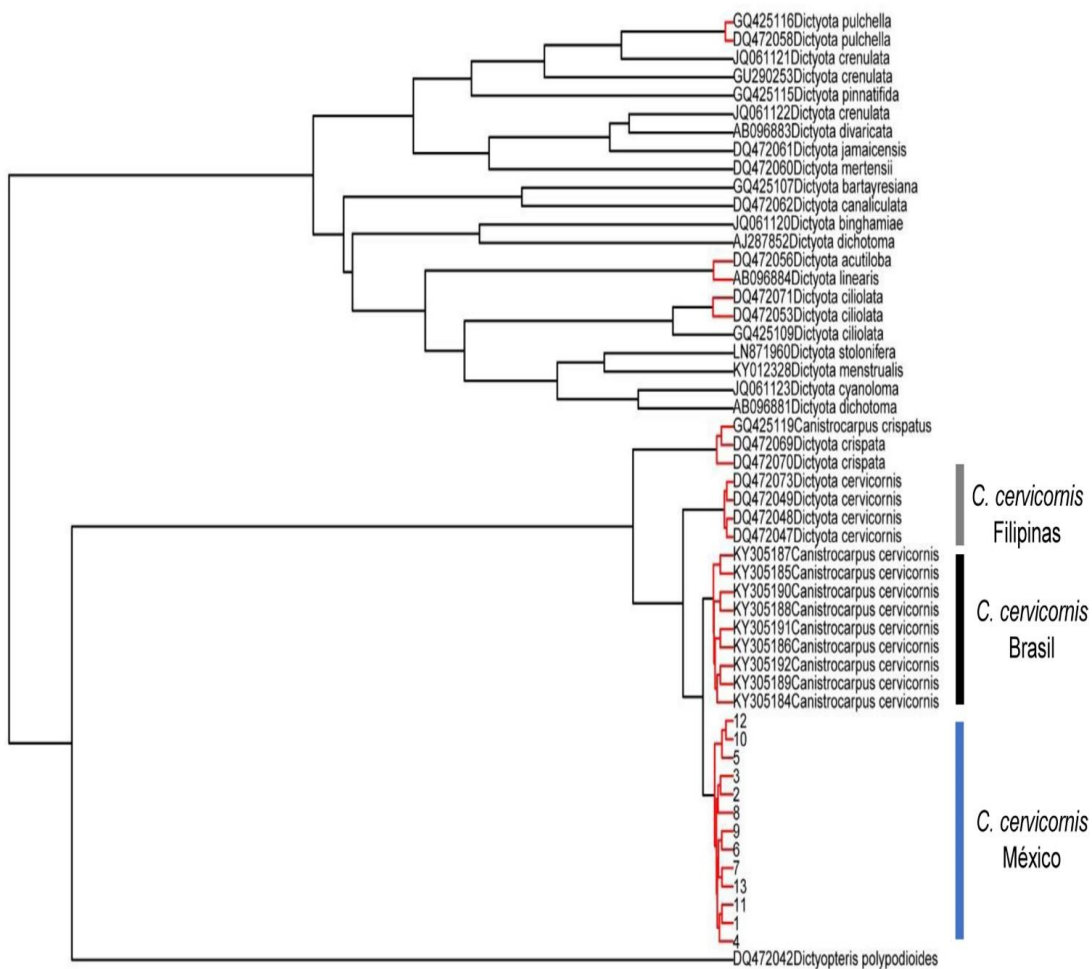


Fig. 5. Árbol ultramétrico obtenido del análisis de delimitación de especies con el gen *rbcL* mediante GMYC, las barras indican las especies de *Canistrocarpus* recuperados: *C. cervicornis* distribuida en México, *C. cervicornis* de Brasil y *C. cervicornis* de Filipinas. Secuencias obtenidas en el presente estudio: 1) FEZA4106, 2) FEZA4104, 3) FEZA3780, 4) FEZA3891, 5) FEZA3779, 6) FEZA3764, 7) FEZA3763, 8) FEZA3778, 9) FEZA4103, 10) FEZA4105, 11) FEZA4099, 12) FEZA4107, 13) FEZA3768.





Fig. 6. *Canistrocarpus cervicornis* (Kützinger) De Paula & De Clerck. Variación morfológica del hábito. Talo erecto (A, B, D, E, F Y G). Talo postrado (H). Talo erecto (C). A) Punta Puntilla, Veracruz; B) Punta Piedra, Tamaulipas; C) Punta El Tordo, Tamaulipas; D) Punta Piedra, Tamaulipas; E) Monte Pío, Veracruz; F) Punta Puntilla, Veracruz; G) Punta Piedra, Tamaulipas; H) Monte Pío, Veracruz.

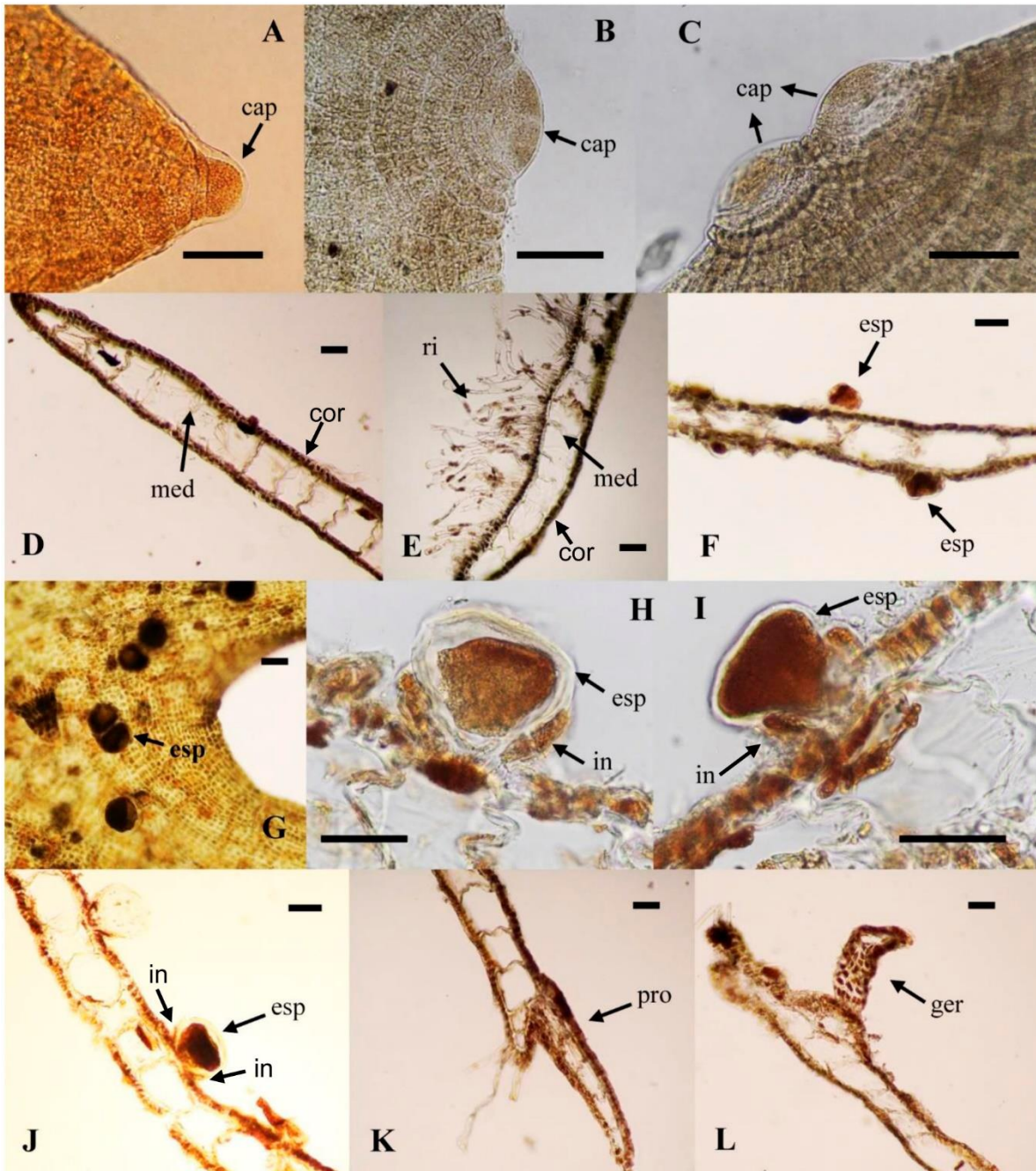


Fig. 7. *Canistrocarpus cervicornis* De Paula & De Clerck. Caracteres morfológicos A) crecimiento del talo por una célula apical (cap); B y C) crecimiento del talo por dos células apicales; d) corte en plano transversal, médula (med) y corteza (cor) uniestratificadas; E) zona basal, médula (med) y corteza (cor) uniestratificada, presencia de rizoides (ri); F) Esporangios (esp) en ambos lados del talo; g) esporangios (esp) en la superficie del talo; H, I y J) Esporangios con involucro (in); K) proliferación (pro); L) germinación in situ (ger). Barra negra (50  $\mu$ m).

Tabla 4. Caracteres diagnósticos, morfológicos y anatómicos, en las especies citadas en la literatura y cercanamente relacionadas con *Canistrocarpus cervicornis* (- sin dato).

Carácter/ejemplar	Morfoespecies				
	<i>Dictyota ciliolata</i>	<i>Dictyota linearis</i>	<i>Dictyota dichotoma</i>	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>
Hábito	Erecto	Erecto	Erecto	Erecto	Erecto o Postrado
Ancho de ultimas ramas	1-7 mm	0.5-1 mm	1-5 mm	1-6 mm	0.6-2 (> 3 mm morfotipos de Veracruz)
Ancho de bifurcación	12 mm	5 mm	-	-	0.8-5.2 (> 8 mm morfotipos de Veracruz)
Número de células apicales	-	-	-	2	1-2
Tipo de ápice	Redondeado o agudo	Aguda	Redondeado	Agudo o redondeado	Agudo o Redondeado
Proliferaciones	Margen	Margen o superficie	Raras hacia la base	Superficie o margen	Superficie o Ausentes
Largo células medulares	41-147.6 µm	-	49.2-114.8 µm		52.8-134.4 µm
Ancho células medulares	65.6-143.5 µm	-	45.1-110.7 µm	60-260 µm	45.6-180
Tipo de margen	Entero/ Dentado	Entero	Entero	Entero	Entero
Distribución de esporangio	Ambos lados del talo	-	-		Ambos lados del talo /un solo lado
Diámetro de esporangio	46.5 µm	-	52-107 µm	50-150 µm	64.8-146.4 µm
Esporangio rodeado por anillo de células	No	-	No	Si	Si/no
Diámetro de oogonio	8.1 µm	-	24-57 µm	-	-
Diámetro de anteridios	23.4 µm	-	39.4	-	-
Referencias	Taylor, 1960; Solé & Foldats, 2003	Taylor, 1960	Taylor, 1960; Solé & Foldats, 2003; Tronholm et al., 2010b	Taylor 1960; Kyaw et al., 2009	En el presente estudio

#### 4. DISCUSIÓN

Los ejemplares revisados en este estudio presentaron alta variación morfológica. El intervalo de los caracteres merísticos es tan amplio que se sobrepone entre especies de los géneros *Canistrocarpus* y *Dictyota* por lo cual los ejemplares fueron asignados preliminarmente a cinco morfoespecies: *Canistrocarpus cervicornis*, *Dictyota dichotoma* (= *D. volubilis*), *D. ciliolata* y *D. linearis* (Tabla 3 y Anexo 4) con base en las diagnósicos de cada especie (Taylor, 1960; Solé & Foldats, 2003; De Clerck et al., 2006). En este contexto, los individuos asignados a *Canistrocarpus cervicornis* comparten algunos caracteres con *Dictyota dichotoma* (= *D. volubilis* Kützing) como son el presentar talos estrechos que van de 1.5-3.0 mm de ancho y ser espiralada, asimismo este último carácter lo presenta *D. spiralis* (Taylor, 1960).

Por otro lado, tanto *C. cervicornis* como *D. ciliolata* presentan margen del talo entero y proliferaciones en la superficie (Taylor, 1960; De Clerck et al., 2006). Los ápices de los talos fueron agudos al presentar crecimiento apical por una célula y redondeados al presentarse dos células apicales y se presentaron ambos en el mismo talo, este carácter lo comparte con algunas de las especies de *Canistrocarpus* y *Dictyota* (De Clerck et al., 2006). Asimismo, los intervalos de medidas en los caracteres anatómicos ancho y largo de las células medulares y diámetro de los esporangios es compartido con *Dictyota ciliolata*, *D. linearis* y *D. dichotoma* de acuerdo con las descripciones de estas especies (Taylor, 1960; Solé & Foldats, 2003; Tronholm et al., 2010b ).

En cuanto a los ejemplares FEZA3762, FEZA3766, FEZA4099, FEZA4106 y FEZA4139 estos fueron determinados como *Canistrocarpus cervicornis* por



presentar un involucro rodeando a los esporangios, carácter diagnóstico del género y coincidieron con la descripción de De Clerck et al. (2006). Este carácter también separa *Canistrocarpus* de *Dictyota* y *Rugulopteryx*. Sin embargo, solo es informativo en talos esporofitos por lo que es necesario utilizar secuencias de DNA como una herramienta de identificación, como ha sido sugerido en trabajos previos (p.e. Lane et al., 2007; Kucera & Saunders, 2008).

Es importante mencionar que en los ejemplares analizados presentaron hábito erecto o postrado, posiblemente debido a la influencia de factores ambientales, estacionalidad o fenología como se ha registrado en los estudios de Lane et al. (2007); Kucera & Saunders (2008); Gauna et al. (2013) y Thronholm et al., 2010b). También se observó que los ejemplares distribuidos en Tamaulipas presentaron talos angostos y los de Veracruz talos anchos, probablemente se deba a que son dos regiones geográficas distintas: templada (Tamaulipas) y tropical (Veracruz).

Por otra parte en el análisis de inferencia bayesiana con el gen COI los morfotipos revisados se recuperaron en un único clado. Los resultados obtenidos con GYMC y PTP del gen COI indicaron que los ejemplares mexicanos corresponden una sola especie: *Canistrocarpus cervicornis*. La distancia genética intraespecífica tuvo un intervalo de 0 a 0.48 %, la cual apoya el clado recuperado. Este valor es inferior a la distancia interespecífica que separa a *C. cervicornis* de *C. crispatus* (>7%) de acuerdo con lo registrado previamente para otras especies de Dictyotaceae (Lozano Orozco et al., 2014, 2015, 2016).

De forma similar, los análisis de IB del gen *rbcL* recuperaron a las secuencias obtenidas en un solo clado, lo cual coincide con lo obtenido con el gen

COI. Los análisis de GMYC y PTP para el gen *rbcl* indicaron que las secuencias obtenidas en este estudio pertenecen a *Canistrocarpus cervicornis*. La distancia intraespecífica apoya la hipótesis de que se trata de la misma especie y coincide con los valores reportados por Hwang et al. (2004) y De Araujo et al. (2018). Como grupo hermano tiene a las secuencias de *C. cervicornis* (>0.83 %) de muestras de Brasil y Filipinas (GenBank). Sin embargo, la distancia intraespecífica es menor entre *C. cervicornis* de México y Brasil que con los de Filipinas, lo que sugiere que *C. cervicornis* distribuida en México- Brasil posiblemente son la misma especie. La localidad tipo se encuentra en Florida, EUA (Silva, Basson & Moe 1996), lo que sugeriría por su cercanía con el área de estudio que los especímenes aquí analizados pertenecen a esta especie.

Es conveniente incluir otros genes usados en estudios anteriores, tales como *cox3* y *psbA* (De Clerck et al., 2006; Bittner et al., 2008; Tronholm et al., 2012) para confirmar su afinidad, además se debe ampliar el área de muestreo debido a que se ha registrado a *C. cervicornis* con una distribución pantropical (De Clerck et al., 2006; Kyaw et al., 2009; Guiry & Guiry, 2018).

## 5. CONCLUSIONES

Los caracteres morfológicos de *Canistrocarpus cervicornis* presentaron alta variación lo que derivó en la asignación de diferentes especies de los géneros *Canistrocarpus* y *Dictyota*, el único carácter que apoya en la determinación taxonómica de *C. cervicornis* es la presencia de un involucre que rodea los esporangios, sin embargo no es informativo en talos vegetativos o gametofitos.

Con el uso de secuencias de DNA de los genes mitocondrial (COI) y de plastidio (*rbcL*) se confirmó que los ejemplares revisados pertenecen a un solo clado correspondiente a *C. cervicornis*. Así mismo permitió evidenciar la plasticidad fenotípica de esta especie en México, lo que contribuye a la caracterización de este taxón. Sin embargo, esto no resuelve la presencia de otras especies del género *Canistrocarpus* en el litoral del Atlántico mexicano debido a que no se recolectaron ejemplares de éstas y no hay secuencias disponibles en GenBank para incluirlas en los análisis.

## **CONSIDERACIONES FINALES**

En el presente estudio no se recolectaron algunas de las especies registradas para el Atlántico mexicano, por lo que es necesario considerar otras localidades del área de estudio. Asimismo, se deben incluir ejemplares de las costas del Pacífico mexicano dado que existen especies de algas pardas distribuidas en ambas costas. Además, especies recuperadas en este estudio presentan amplia distribución a nivel mundial por lo que de ser posible se deben considerar ejemplares de otros países o en su defecto contar con las secuencias para analizarlas y así corroborar su estatus taxonómico.

En esta investigación se detectaron nuevas especies para la ciencia, se sugiere su revisión y su posterior publicación para ser validadas. De la misma manera, se debe publicar formalmente las especies confirmadas de este estudio con base en datos moleculares.

En el presente estudio se detectaron especies nuevas para la ciencia, posibles especies crípticas. Sin embargo, se requieren más estudios que incluyan: revisión detallada de los caracteres morfológicos, evidencia molecular y condiciones ambientales para confirmar esta hipótesis. Asimismo, la presencia de especies invasoras.

## LITERATURA CITADA

Abbott, I. A. (1996). New species and notes on marine algae from Hawaii. *Pacific Science*, 50, 141-156.

Abbott, I. A. & Huisman, J. M. (2003). New species, observations, and a list of new records of Brown algae (Phaeophyceae) from the Hawaiian Islands. *Phycological Research*, 51, 173–185.

Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W. & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215, 403-410.

Anderson, L. W. (2005). California's reaction to *Caulerpa taxifolia*: a model for invasive species rapid response. *Biological Invasions*, 7, 1003-1016.

Andrade-Sorcía G., Riosmena-Rodríguez, R., Muñoz-Salazar, R., López-Vivas, J. M., Boo, G. H., Lee, K. M. & Boo, S. M. (2014). Morphological reassessment and molecular assessment of *Sargassum* (Fucales: Phaeophyceae) species from the Gulf of California, Mexico. *Phytotaxa*, 183, 201-223.

Boo, G. H., Le Gall, L., Hwang, I. K. & Boo, S. M. (2016). *Pterocliadiella feldmannii* sp. nov. and *P. hamelii* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta), two new species uncovered in Madagascar during the Atimo Vatae expedition. *Cryptogamie, Algologie*, 37, 179-198.

Boo, G. H., Lee, K. M. & Boo, S. M. (2014). Morphological reassessment and molecular assessment of *Sargassum* (Fucales: Phaeophyceae) species from the Gulf of California, Mexico. *Phytotaxa*, 183, 201-223.

Barsanti, L. & Gualtieri, P. (2014). *Algae: Anatomy, Biochemistry, and Biotechnology*. New York: CRC Press.

Bittner, L., Payri, C. E., Couloux, A., Cruaud, C., De Reviers, B. & Rousseau, F. (2008). Molecular phylogeny of the Dictyotales and their position within the Phaeophyceae, based on nuclear, plastid and mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49, 211–226.

Blomster, J., Maggs, C. A., & Stanhope, M. J. (1999). Extensive intraspecific morphological variation in *Enteromorpha muscoides* (Chlorophyta) revealed by molecular analysis. *Journal of Phycology*, 35, 575 – 586.

Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C-H., Xie, D., Suchard, M. A., Rambaut, A., & Drummond, A. J. (2014). BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology*, 10.

Burrowes, R., Rousseau, F., Müller, D. G. & De Reviers, B. (2003). Taxonomic placement of *Microzonia* (Phaeophyceae) in the Syringodermatales based on the *rbcL* and 28S nrDNA sequences. *Cryptogamie, Algologie*, 24, 63-73.

Caisová, L., Marin, B., Sausen, N., Pröschold, T. & Melkonian, M. (2011). Polyphyly of *Chaetophora* and *Stigeoclonium* within the Chaetophorales (Chlorophyceae), revealed by sequence comparisons of nuclear-encoded ssu rRNA genes. *Journal of Phycology*, 47, 164-177.

Camacho, O., Mattio, L., Draisma, S., Fredericq, S. & Diaz-Pulido, G. (2014). Morphological and molecular assessment of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from Caribbean Colombia, including the proposal of *Sargassum giganteum* sp.

nov., *Sargassum schnetteri* comb. nov. and *Sargassum* section, *Cladophyllum* sect. nov. *Systematics and Biodiversity*, 13,1-26.

Cho, G. Y., Kogame, K., Kawai, H. & Boo, S. M. (2007). Genetic diversity of *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) from the Pacific and Europe based on RUBISCO large subunit and spacer, and ITS nrDNA sequences. *Phycologia* 46: 657– 65.

Cho, G. Y., Yang, E. C., Lee, S. H., & Boo, S. M. (2002). First description of *Petalonia zosterifolia* and *Scytosiphon gracilis* (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) from Korea with special reference to nrDNA ITS sequence comparisons. *Algae*, 17, 135-144.

Cho, S. M., Lee, S. M., Ko, Y. D., Mattio, L., & Boo, S. M. (2012). Molecular systematic reassessment of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) in Korea using four gene regions. *Botanica Marina*, 55, 473-484.

Cianciola, E. N., Popolizio, T. R., Schneider, C. W. & Lane, C. E. (2010). Using molecular-assisted alpha taxonomy to better understand red algal biodiversity in Bermuda. *Diversity*, 2, 946–958.

Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D. J., Ostell, J., & Sayers, E. W. (2013). GenBank. *Nucleic acids research*, 44, D67-72.

CONABIO (comp.) (2015). Catálogo de autoridades taxonómicas de las algas y otros microorganismos con distribución en México. Base de datos SNIB-CONABIO, México.

De Araujo, J. M., Tappin, M. R. R., Da Rocha, F. R., Lopes-Filho, E. A. P., Salgueiro, F. & Campos, D. J. (2018). Chemodiversity of the brown algae *Canistrocarpus cervicornis* (Dictyotaceae, Phaeophyceae) in tropical and subtropical populations along the southwestern Atlantic coast of Brazil. *Journal of Applied Phycology*, 30, 611–618.

De Clerck, O., Leliaert, F., Verbruggen, H., Lane, C. E., Campos, J., Payo, D. A. & Coppejans, E. (2006). A revised classification of the Dictyoteae (Dictyotales, Phaeophyceae) based on *rbcL* and 26S ribosomal DNA sequence analyses. *Journal of Phycology*, 42, 1271-1288.

Díaz-Larrea, J., Pedroche, F. F. & Sentíes, A. (2016). Impacto de los estudios moleculares en la ficología comparada mexicana: el caso de las macroalgas marinas. *Cymbella*, 2, 1-15.

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. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Díaz-Martínez, S., Zucarello, G. C., Salazar-Chávez, G. A., Pedroche, F. F. & Avila-Ortiz, A. G. (2016). Species of *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) in tropical Mexican waters based on molecular-assisted taxonomy. *Phycologia*, 55, 673-687.

Doyle, J. J. & Doyle, J. L. (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, 19, 11-15.



Draisma, S. G. A., Prud'homme Van Reine, W. F. & Kawai, H. (2010). A revised classification of the Sphacelariales (Phaeophyceae) inferred from a *psbC* and *rbcL* based phylogeny. *European Journal of Phycology*, 45, 308-326.

Draisma, S. G. A., Prud'homme Van Reine, W. F., Stam, W. T. & Olsen, J. L. (2001). A reassessment of phylogenetic relationships within the Phaeophyceae based on RUBISCO large subunit and ribosomal DNA sequences. *Journal of Phycology*, 37, 586–603.

Dreckmann, K. M. M.K(1998). *Clasificación y nomenclatura de las macroalgas marinas bentónicas del atlántico mexicano*. México D.F.: CONABIO.

Edgar, R.C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32, 1792-97.

Ermakova, S., Sokolova, R., Kim, S-M., Um, B-H., Isakov, V. & Zvyagintseva, T. (2011). Fucoidans from brown seaweeds *Sargassum hornery*, *Eclonia cava*, *Costaria costata*: Structural characteristics and anticancer activity. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 164, 841-850.

Freshwater, D. W., Tudor, K., O'Shaughnessy, K. & Wysor, B. (2010). DNA barcoding in the red algal order Gelidiales: comparison of COI with *rbcL* and verification of the "barcoding gap". *Cryptogamie, Algologie*, 31 (4), 435-449.

Gaillard, J. (1973). Étude et comparaison de *Padina plumbea* (Aresch.) Levring et le *Padina fernandeziana* Skotts. et Levring. *Nova Hedwigia*, 24, 505-513.

Gaillard, J. (1975). *Padina santae-crucis* Børgesen, *Padina japonica* Yamada, *Padina haitiensis* Thivy et leurs affinités. *Botaniste*, 57, 85-103.

Gauna, M. C., Cáceres, E. J. & Parodi, E. R. (2013). Temporal variations of vegetative features, sex ratios and reproductive phenology in a *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae) population of Argentina. *Helgoland Marine Research*, 67, 721–732.

Godínez-Ortega, J. L., Cabrera, L. I., García-Sandoval, R., Wynne, M. J., Olivares-Rubio, H. F., Ramírez-García, P., & Granados-Barba, A. (2018). Morphological and molecular characterization of *Lobophora declerckii* and *L. variegata* (Dictyotales, Ochrophyta) on the Atlantic coast of Mexico. *Phytotaxa*, 382, 57-73.

González- González, J. & Novelo-Maldonado, E. (1986). Algas. en: Lot, A. y Chiang, F. (Eds.). *Manual de Herbario, administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos*. México, D.F. Consejo Nacional de la Flora de México.

González-González, J., Gold-Morgan, M., León-Tejera, H., Candelaria, C., León-Álvarez, D., Serviere, Z. E. & Fragoso, D. (1996). *Catálogo onomástico (Nomenclátor) y bibliografía indexada de las algas bentónicas marinas de México*. D.F, México: Cuadernos del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.

Graham, L. E. & Wilcox, L. W. (2000). *Algae*. USA: Prentice Hall.

Guiry, M. D. & Guiry, G. M. 2018. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; consultado el 05 Septiembre 2018.

Guo, L., Sui, Z., Zhang, S., Ren, Y. & Liu, Y. (2015). Comparison of potential diatom 'barcode' genes (the 18S rRNA gene and ITS, COI, *rbcl*) and their effectiveness in discriminating and determining species taxonomy in the Bacillariophyta. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 65, 1369–1380.

Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L. & De Waard, J. R. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London*, 270, 313-321.

Hernández-Anaya, L. (2015). *Evaluación taxonómica de **Sargassum buxifolium (Chauvin) M. J. Wynne** de dos localidades de Veracruz con datos moleculares*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Hofmann, L. C., Nettleton, J. C., Neefus, C. D., & Mathieson, A. C. (2010). Cryptic diversity of *Ulva* (Ulvales, Chlorophyta) in the Great Bay Estuarine System (Atlantic USA): introduced and indigenous distromatic species. *European Journal of Phycology*, 45, 230-239.

Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. (2001). MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17, 754–775.

Hwang, Il-Ki, Kim, Hyung-Seop & Lee, W. J. (2004). Evidence for taxonomic status of *Pachidyctyon coriaceum* (Holmes) Okamura (Dictyotales, Phaeophyceae), based on morphology and plastid protein coding *rbcl*, *psaA* and *psbA* gene sequences. *Algae*, 19, 175-190.

Janouškovec, J., Liu, S-L., Martone, P. T., Carré, W., Leblanc, C., Collén, J. & Keeling, P. J. (2013). Evolution of red algal plastid genomes: Ancient architectures, introns, horizontal gene transfer, and taxonomic utility of plastid markers. *PLoS ONE*, 8: e59001..

Kawai, H., Hanyuda, T., Draisma, S. G. A. & Müller, D. G. (2007). Molecular phylogeny of *Discosporangium mesarthrocarpum* (Phaeophyceae) with a reinstatement of the order Discosporangiales. *Journal of Phycology*, 43: 186–194.

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Mentjies, P., & Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28, 1647-1649.

Kogame, K., Kurihara, A., Youn, G., Lee, K. M., Sherwood, A. R. & Boo S. M. (2011) *Petalonia tatewakii* sp. nov. (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) from the Hawaiian Islands. *Phycologia*, 50, 563-573.

Kucera, H. & Saunders, G. W. (2008). Assigning morphological variants of *Fucus* (Fucales, Phaeophyceae) in Canadian waters to recognized species using DNA barcoding. *Botany*, 86,1065-1079.

Kyaw, S. P. P., Wai, M. K., Nyunt, T. & Soe-Htun, U. (2009). The morphology and distribution of *Canistrocarpus cervicornis* (Kützinger) De Paula & De Clerck (Dictyotales, Phaeophyta) from Myanmar. *Journal of Myanmar Academy of Arts and Science*, 7.

Landa-Cansigno, C., L. E. Mateo-Cid, A. C. Mendoza-González y J. A. Guerrero-Analco. 2019. Macroalgas marinas del litoral rocoso Neovolcánico de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana*, 126: e1525.

Lane, C. E., Lindstrom, S. C. & Saunders, G. W. (2007). A molecular assessment of northeast Pacific *Alaria* species (Laminariales, Phaeophyceae) with reference to the utility of DNA barcoding. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44, 634-648.

Le Gall, L. & Saunders, G. (2010a). DNA barcoding is a powerful tool to uncover algal diversity: a case study of the Phylloporaceae (Gigartinales, Rhodophyta) in the canadian flora. *Journal of Phycology*, 46, 274-389.

Le Gall, L. & Saunders, G. (2010b). Establishment of a DNA-barcode library for the Nemaliales (Rhodophyta) from Canada and France uncovers overlooked diversity in the species *Nemalion helminthoides* (Vellay) Batters. *Cryptogamie, Algologie*, 31, 403-42.

Lee, R. E. (2008). *Phycology*. USA: Cambridge University Press.

Lee, H. W. & Kim, M. S. (2015). Species delimitation in the green algal genus *Codium* (Bryopsidales) from Korea using DNA barcoding. *Acta Oceanologica Sinica*, 34, 114–124.

Lee, K. M., Boo, S. M., Kain, J. M. & Sherwood, A. R. (2013). Cryptic diversity and biogeography of the widespread brown alga *Colpomenia sinuosa* (Ectocarpales, Phaeophyceae). *Botanica Marina*, 56, 15-25.

Lee, K. M., Hong, D. D. & Boo, S. M. (2014). Phylogenetic relationships of *Rosenvingea* (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) from Vietnam based on *cox3* and *psaA* sequences. *Algae*, 29, 289-297.

Lee, W. J. & Bae, K. S. (2002). Phylogenetic relationship among several genera of Dictyotaceae (Dictyotales, Phaeophyceae) based on 18S rRNA and partial *rbcl* gene sequences. *Marine Biology*, 140, 1107–1115.

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, 179-196.

Leliaert, F., Verbruggen, H., Wysor, B., & De Clerck, O. (2009). DNA taxonomy in morphologically plastic taxa: algorithmic species delimitation in the *Boodlea* complex (Chlorophyta: Cladophorales). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53, 122-133.

León-Álvarez, D., Núñez-Resendiz, M. L. & Ponce-Márquez M. E. (2014). Morphological and molecular characterization of *Neoralgsia hancockii* comb. nov. (Ralfsiales, Phaeophyceae) from topotype of San José del Cabo, Baja California, Mexico. *Botanica Marina*, 57, 139-146.

León-Álvarez, D., Reyes-Gómez, V. P., Wynne, M. J., Ponce-Márquez M. E. & Quiróz-González, N. (2017). Morphological and molecular characterization of *Hapalospongidion gelatinosum*, Hapalospongidiaceae fam. nov. (Ralfsiales, Phaeophyceae) from Mexico. *Botanica Marina*, 60, 567-581.

Littler, S. D. & Littler, M. M. (2000). *Caribbean reef plants: an identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida, and Gulf of Mexico*. USA: Offshore Graphics Inc.

Liu, L., Heinrich, M., Myers, S. & Dworjanyn, S. A. (2012). Towards a better understanding of medicinal uses of the brown seaweed *Sargassum* in traditional chinese medicine: A phytochemical and pharmacological review. *Journal of Ethnopharmacology*, 142, 591–619.

Lozano-Orozco, J. G. (2016). *El género Dictyota (Phaeophyceae: Dictyotales) en el Atlántico mexicano: análisis molecular y morfológico*. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Iztapalapa. CDMX, México.

Lozano-Orozco, J. G., Sentíes, A., De Clerck, O., Dreckmann, K. M. & Díaz-Larrea, J. (2015). Two new species of the genus *Dictyota* (Phaeophyceae: Dictyotales) from the Mexican Caribbean. *American Journal of Plant Sciences*, 6, 2492-2501.

Lozano-Orozco, J. G., Sentíes, A., Díaz-Larrea, J., & Pedroche, F. F. (2016). *Dictyota chalchicueyecanensis* sp. nov. (Dictyotales; Phaeophyceae) en el Golfo de México: Evidencias moleculares y morfológicas. *Hidrobiológica*, 26 (2), 225-231.

Lozano-Orozco, J. G., Sentíes, A., Díaz-Larrea, J., Pedroche, F. F. & De Clerck, O. (2014). The occurrence of *Dictyota canariensis* (Dictyotales, Phaeophyceae) in the Gulf of Mexico. *Botanica Marina*, 57,359-365.

Manghisi, A., Bertuccio, C., Minicante, S. A., Fiore, V., Le Gall, L., Genovese, G. & Morabito, M. (2011). Identifying alien macroalgae through DNA barcoding: the case of *Hypnea cornuta* (Cystocloniaceae, Rhodophyta). *Transitional Waters Bulletin*, 1, 42-49.

Mateo-Cid, L. E., Mendoza-González, A. C., Avila-Ortiz, A. G. & Díaz-Martínez, S. (2013). Algas marinas bentónicas del litoral de Campeche, México. *Acta Botánica Mexicana*, 104, 53-92.

Mateo-Cid, L. E., Mendoza-González, A. C., & Casas, C. M. H. (2019). diversity of Brown Algae (Ochrophyta, Phaeophyceae) of Sian Ka'an Reserve Biosphere, Mexican Caribbean. *Pakistan Journal of Botany*, 51, 361-366.

Mattio, L. & Payri, C. E. (2010). Assessment of five markers as potential barcodes for identifying *Sargassum* subgenus *Sargassum* species (Phaeophyceae, Fucales). *Cryptogamie, Algologie*, 31, 467-485.

Mattio, L., Payri, C. E. & Stiger-Pouvreau, V. (2008). Taxonomic revision of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from French Polynesia based on morphological and molecular analyses. *Journal of Phycology*, 44, 1541-1555.

Mattio, L., Payri, C. E., Verlaque, M., & de Reviers, B. (2010). Taxonomic revision of *Sargassum* sect. *Acanthocarpicae* (Fucales, Phaeophyceae). *Taxon*, 59, 896-904.

McDevit, D. C. & Saunders, G. W. (2009). On the utility of DNA barcoding for species differentiation among brown macroalgae (Phaeophyceae) including a novel extraction protocol. *Phycological Research*, 57, 131-141.



McDevit, D. C. & Saunders, G. W. (2010). A DNA barcode examination of the Laminariaceae (Phaeophyceae) in Canada reveals novel biogeographical and evolutionary insights. *Phycologia*, 49, 235-248.

McDevit, D. C. & Saunders, G. W. (2017). A molecular investigation of Canadian Scytosiphonaceae (Phaeophyceae) including descriptions of *Planosiphon* gen. nov. and *Scytosiphon promiscuus* sp. nov. *Botany*, 95, 653–671.

Medlin, L., Metfies, K., John, U. & Olsen, J. (2007). Alga molecular systematics: A review of the past and prospects for the future. in: Brodie, J. & Lewis, J. (eds). *Unravelling the algae: the past, present, and future of algal systematics*. CRC Press, USA.

Mendoza-González, A. C., Mateo-Cid, L. E., Aguilar-Rosas, R. & Aguilar-Rosas, L. E. (2000). La familia Sphacelariaceae (Sphacelariales, Phaeophyta) en las costas de México. *Polibotánica*, 11, 21-48.

Mendoza-González, A. C., & Mateo-Cid, L. E. (2005). El género *Dictyopteris* J. V. Lamouroux (Dictyotales, Phaeophyceae) en las costas de México. *Hidrobiológica*, 15, 43-63.

Mendoza-González, A. C., Mateo-Cid, L. E. & García-López, D. Y. (2017). Inventory of benthic marine and estuarine algae and Cyanobacteria for Tabasco, México. *Biota Neotropica*, 17, 1-14, e20170379.

Mendoza-González, C., Mateo-Cid, L. E., & Garrido, P. H. L. (2013). Algas marinas bentónicas asociadas a pecios y otras estructuras submareales de Campeche, México. *Acta Botánica Venezuelica*, 36, 119-140.

Neelamathi, E. & Kannan, R. (2016). Molecular phylogeny of *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh. *International advances research Journal in Science, Engineering and Technology*, 3, 7-13.

Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Arai, S., Uchimura, M., Abbott, I. A. & Kawai, H. (2008). Three new records of *Padina* in Japan based in morphological and molecular markers. *Phycological Research*, 56, 288–300.

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. (2011). A taxonomic study of the genus *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) including the descriptions of four new species from Japan, Hawaii, and the Andaman sea. *Journal of Phycology*. 47, 1193 - 1209.

Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Arai, S., Uchimura, M., Prathep, A., Draisma, S. G. A., Soe-Htun & 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., Draisma, S. G. A., Lim, P-E., Phang, S-M. & Kawai, H. (2013a). Taxonomy of the genus *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) based on morphological and molecular evidences, with key to species identification. in: S-M. Phang, & P-E. Lim (eds.), *Taxonomy of southeast asian seaweeds II* (pp. 119). (Monograph Series 15). Kuala Lumpur: University of Malaya Press.

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 region. *Phycologia* 51, 576-585.

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.

Núñez-Reséndiz, M. L., Dreckmann, K. M., Senties, A., Díaz-Larrea, J. & Zuccarello, G. C. (2015). Genetically recognizable but not morphologically: the cryptic nature of *Hydropuntia cornea* and *H. usneoides* (Gracilariales, Rhodophyta) in the Yucatan Peninsula. *Phycologia*, 54, 407-416.

Ortega, M. M., Godínez, J. L. & Garduño, S. G. (2001). *Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del golfo de México y Mar Caribe*. México: Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.

Ouriques, L., & Bouzon, Z. (2000). Stellate chloroplast organization in *Asteronema breviarticulatum* comb. nov. (Ectocarpales, Phaeophyta). *Phycologia*, 39, 7-271.

Pádua, D., Rochaa, E., Gargiuloa, D. & Ramosa, A. A. (2015). Bioactive compounds from brown seaweeds: Phloroglucinol, fucoxanthin and fucoidan as promising therapeutic agents against breast cancer. *Phytochemistry Letters*, 14, 91–98.

Paula, E. J. D., & Castro Nunes, J. M. D. (2001). O gênero *Dictyota* Lamouroux (Dictyotaceae-Phaeophyta) no litoral do Estado de Bahia. *Acta Botanica Malacitana*, 26, 5-18.

Patwardhan, A., Ray, S. & Roy, A. (2014). Molecular markers in phylogenetic studies – A Review. *Journal Phylogenetics and Evolutionary Biology*, 2, 131-140.

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

Pedroche, F. F., Silva, P. C., Aguilar-Rosas, L. E., Dreckmann, K. M. & Aguilar-Rosas, R. (2005). *Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México I. Chlorophycota*. Mexicali, Baja California: Universidad Autónoma de Baja California.

Pedroche, F. F., Silva, P. C., Aguilar-Rosas, L. E., Dreckmann, K. M. & Aguilar-Rosas, R. (2008). *Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México II. Phaeophycota*. México: Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa.

Peters A. F., Couceiro, L., Tsiamis, K., Küpper, F. C. & Valero, M. (2015). Barcoding of cryptic stages of marine brown algae isolated from incubated substratum reveals high diversity in Acinetosporaceae (Ectocarpales, Phaeophyceae). *Cryptogamie, Algologie*, 36, 3-29.

Pons, J., Barraclough, T. G., Gómez-Zurita, J., Cardoso, A., Duran, D. P., Hazell, S. P., Kamoun, S., Sumlin, W. D., & Vogler, A. P. (2006). Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic biology*, 55, 595-609.

Poong, S-W, Lim, Phaik-Eem, Phang, Siew-Moi, Sunarpi, H., West, J. A. & Kawai, H. (2013). A molecular-assisted floristic survey of crustose brown algae

(Phaeophyceae) from Malaysia and Lombok Island, Indonesia based on *rbcl* and partial *cox1* genes. *Journal of Applied Phycology*, 26, 1231–1242.

Posada, D. (2008). jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25, 1253–1256.

R Core Team (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria. <https://www.R-project.org>.

Ratnasingham, S. & Hebert, P. D. N. (2007). BOLD: The Barcode of Life Data System ([www.barcodinglife.org](http://www.barcodinglife.org)). Consultado el 10 enero 2018.

Rodríguez-Martínez, R. E., van Tussenbroek, B., & Jordán-Dahlgren, E. (2016). Afluencia masiva de sargazo pelágico a la costa del Caribe mexicano (2014–2015). *Florecimientos algales nocivos en México*, 352-365.

Santiañez, W. J. E., Macaya, E. C., Lee, K. M., Cho, G. Y., Boo, S. M. & Kogame, K. (2018). Taxonomic reassessment of the Indo-Pacific Scytosiphonaceae (Phaeophyceae): *Hydroclathrus rapanuii* sp. nov. and *Chnoospora minima* from Easter Island, with proposal of *Dactylosiphon* gen. nov. and *Pseudochnoospora* gen. nov. *Botanica Marina*, 61, 47-64.

Saunders, G. W. (2005). Routine DNA barcoding of Canadian Gracilariales (Rhodophyta) reveals the invasive species *Gracilaria vermiculophylla* in British Columbia. *Molecular Ecology Resources*, 9, 140–150.

Schultz, N. E., Lane, C. E., Le Gall, L., Gey, D., Bigney, A. R., De Reviers, B., Rousseau, F. & Schneider, C. W. (2015). A barcode analysis of the genus *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae) in the western Atlantic Ocean with four

novel species and the epitypification of *L. variegata* (J. V. Lamouroux) E.C. Oliveira. *European Journal of Phycology*, 50, 481-500.

Silberfeld, T., Rousseau, F. & De Reviers, B. (2014). An update classification of brown algae (Ochrophyta, Phaeophyceae). *Cryptogamie, Algologie*, 35, 117-156.

Silberfeld, T., Racault, M. F. L.P., Fletcher, R. L., Couloux, A., Rousseau, F. & De Reviers, B. (2011). Systematics and evolutionary history of pyrenoid bearing taxa in brown algae (Phaeophyceae). *European Journal of Phycology*, 46 (4), 362-378.

Silva, P. C., Basson, P. W., & Moe, R. L. (1996). *Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean*. University of California Press.

Solé, M. A. & Foldats, E. (2003). El género *Dictyota* (Phaeophyceae, Dictyotales) en el Caribe Venezolano. *Acta Botánica Venezolánica*, 26, 41-81.

Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30, 1312–1313.

Suárez, A. M., Martínez-Daranas, B. & Alfonso, Y. (2015). *Macroalgas marinas de Cuba*. La Habana, Cuba: Universidad de la Habana.

Sun, Z., Hanyuda, T., Lim, P. E., Tanaka, J., Gurgel C. F. D. & Kawai, H. (2012). Taxonomic revision of the genus *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae) based on morphological evidence and analyses *rbcl* and *cox3* gene sequences. *Phycologia*, 51, 500-512.

Taylor, W. R. (1960). *Marine Algae of the Eastern tropical and subtropical coasts of the Americas*. USA, Michigan: The University of Michigan Press.

Thiers, B. (2017) Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>. Consultado el 21 de septiembre 2018.

Tronholm, A., Afonso-Carrillo, J., Sansón, M., Leliaert, F., Fernández-García, C. & De Clerck, O. (2013). Taxonomy of the *Dictyota ciliolata*–*crenulata* complex (Dictyotales, Phaeophyceae). *Phycologia*, 52, 171-181.

Tronholm, A., Leliaert, F., Sansón, M., Afonso-Carrillo, J., Tyberghein, L., Verbruggen, H. & De Clerck, O. (2012). Contrasting geographical distributions as a result of thermal tolerance and long-distance dispersal in two allegedly widespread tropical brown algae. *PLoS ONE*, 7, e30813.

Tronholm, A., Sansón, M., Alfonso-Carrillo, J., Verbruggen, H. & De Clerck, O. (2010a). Niche partitioning and the coexistence of two cryptic *Dictyota* (Dictyotales, Phaeophyceae) species from the Canary Islands. *Journal of Phycology*, 46, 1075-1087.

Tronholm, A., Steen, F., Tyberghein, L., Leliaert, F., Verbruggen, H., Ribera, S. M. A & De Clerck, O. (2010b). Species delimitation, taxonomy, and biogeography of *Dictyota* in Europe (Dictyotales, Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, 46: 1301-1321.

Vergés, A., Gey, D., Utgé, J., Cruaud, C. & Le Gall, L. (2014). Recognition of a new species of *Kallymenia* (Gigartinales, Rhodophyta) from Croatia (Mediterranean Sea) based on morphology and DNA barcode. *European Journal of Phycology*, 49, 332-344.

- Vieira, C., Camacho, O., Sun, Z., Fredericq, S., Leliaert F., Payri, C. & De Clerck, O. (2017). Historical biogeography of the highly diverse brown seaweed *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 110, 81–92.
- Vieira, C., Camacho, O., Wynne, M. J., Mattio, L., Anderson, R. J., Bolton J. J., Sansón, M., D'hondt, S., Leliaert, F., Fredericq, S. & Payri C. (2016). Shedding new light on old algae: Matching names and sequences in the brown algal genus *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae). *TAXON*, 65, 689-707.
- West, J. A., Zuccarello, G. C., Pedroche, F. F. & De Göer, S. L. (2010). *Rosenvingea orientalis* (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) from Chiapas, Mexico: life history in culture and molecular phylogeny. *Algae*, 25, 187-195.
- Wolf, M. A., Sciuto, K., Andreoli, C., & Moro, I. (2012). *Ulva* (Chlorophyta, Ulvales) biodiversity in the North Adriatic Sea (Mediterranean, Italy): cryptic species and new introductions. *Journal of Phycology*, 48, 1510-1521.
- Womersley. H. B. S. (1987). *The Marine Benthic Flora of Southern Australia 2*. South Australian Government Printing Division. Australia.
- Wynne, M. J. (2017). A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: fourth revision. *Nova Hedwigia Beihefte*, 145, 1-202.
- Ye, H., Wang, K., Zhou, C., Liu, J. & Zeng, X. (2008). Purification, antitumor and antioxidant activities *in vitro* of polysaccharides from the brown seaweed *Sargassum pallidum*. *Food Chemistry*, 111, 428 - 432.



Yip, Z. T., Quek, R. Z., Low, J. K. Y., Wilson, B., Bauman, A. G., Chou, L. M., Todd, P. A. & Huang, D. (2018). Diversity and phylogeny of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) in Singapore. *Phytotaxa*, 369, 200-210.

Yoon, H. S., Lee, J. Y., Boo, S. M. & Bhattacharyab, D. (2001). Phylogeny of Alariaceae, Laminariaceae, and Lessoniaceae (Phaeophyceae) based on plastid-encoded RuBisCo spacer and nuclear-encoded ITS sequence comparisons. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21, 231-243.

Zhang, J., Kapli, P., Pavlidis, P., & Stamatakis, A. (2013). A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics*, 29(22), 2869-2876.

Anexo 1. Especies registradas en el litoral del Atlántico mexicano (Dreckmann, 1998; Ortega et al., 2001).

Espece	Actualización Nomenclatural Algaebase (Guiry & Guiry, 2018)
<b>Familia Dictyotaceae</b>	
<i>Dictyopteris jamaicensis</i> W. R. Taylor	
<i>Dictyopteris justii</i> J. V. Lamouroux	
<i>Dictyopteris plagiogramma</i> (Montagne) Vickers	
<i>Dictyopteris polypodioides</i> (A.P. De Candolle) J. V. Lamouroux	
<i>Dictyota bartayresiana</i>	
<i>Dictyota cervicornis</i> Kützing	<i>Canistrocarpus cervicornis</i>
<i>Dictyota ciliolata</i>	
<i>Dictyota ciliolata</i> var. <i>bermudensis</i> Taylor	<i>Dictyota crenulata</i>
<i>Dictyota crenulata</i>	
<i>Dictyota dichotoma</i>	
<i>Dictyota divaricata</i> J. V. Lamouroux	<i>Dictyota implexa</i> (Desfontaines) J.V.Lamouroux
<i>Dictyota guineensis</i> (Kützing) P. Crouan & H. Crouan	
<i>Dictyota jamaicensis</i>	
<i>Dictyota linearis</i>	<i>Dictyota implexa</i>
<i>Dictyota mertensii</i> (C. Martius) Kützing	
<i>Dictyota pinnatifida</i> Kützing	
<i>Dictyota volubilis</i>	<i>Dictyota dichotoma</i>
<i>Lobophora variegata</i>	
<i>Padina boergesenii</i>	
<i>Padina gymnospora</i>	
<i>Padina haitiensis</i>	
<i>Padina pavonica</i> (Linnaeus) Thivy	
<i>Padina perindusiata</i>	
<i>Padina sanctae-crucis</i>	
<i>Spatoglossum schroederi</i> (C. Agardh) Kützing	
<i>Stypodium zonale</i>	

*Zonaria tournefortii* (J. V. Lamouroux) Montagne

**Familia Ectocarpaceae**

*Acinetospora crinita* (Carmichael) Sauvageau

*Asteronema rhodochortonoides* (Børgesen) D. G. Müller & E. Parodi

*Asterocladon rhodochortonoides* (Børgesen) S. Uwai, C. Nagasato, T. Motomura & K. Kogame

*Kuetzingiella elachistaeformis* (Heydrich) M. Balakrishnan & Kinkar

*Ectocarpus elachistaeformis* Heydrich

*Ectocarpus intermedius* Kützing

*Ectocarpus rallsiae* Vickers

*Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye

*Ectocarpus variabilis* Vickers

*Feldmannia indica* (Sonder) Womersley & A. Bailey

*Feldmannia irregularis*

*Feldmannia padinae* (Buffham) G. Hamel

*Hincksia breviarticulata* (J. Agardh) P. C. Silva

*Hincksia mitchelliae* (Harvey) P. C. Silva

*Hincksia sandriana* (Zanardini) P. C. Silva

*Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff

*Asteronema breviarticulatum*

*Feldmannia mitchelliae*

**Familia Sargassaceae**

*Turbinaria tricostata* E. S. Barton

*Turbinaria turbinata*

*Sargassum acinarium* (Linnaeus) Setchell

*Sargassum cymosum* C. Agardh

*Sargassum filipendula* C. Agardh

*Sargassum filipendula* var. *laxum* J. Agardh

*Sargassum fluitans*

*Sargassum furcatum* Kützing

*Sargassum hystrix* J. Agardh

*Sargassum hystrix* var. *buxifolium* Chauvin

*Sargassum buxifolium*

*Sargassum natans*

*Sargassum platycarpum* Montagne  
*Sargassum polyceratium* Montagne  
*Sargassum polyceratium* var. *ovatum* (Collins) W. R. Taylor  
*Sargassum ramifolium* Kützing  
*Sargassum vulgare* C. Agardh

**Familia Scytosiphonaceae**

*Chnoospora minima*  
*Colpomenia sinuosa*  
*Hydroclathrus clathratus* (C. Agardh) M. Howe  
*Petalonia fascia* (O. F. Müller) Kuntze

*Ralfsia expansa*

*Rosenvingea intricata*

**Familia Sphacelariaceae**

*Sphacelaria fusca* (Hudson) S. F. Gray

*Sphacelaria novae-hollandiae* Sonder

*Sphacelaria rigidula*

*Sphacelaria tribuloides*

**Familia Sporochneaceae**

*Sporochneus pedunculatus* (Hudson) C. Agardh

---

*Neoralfsia expansa* (J. Agardh) P.-E. Lim & H. Kawai ex  
Cormaci & G. Furnari

Anexo 2. Secuencias consultadas de GenBank.

Especie	Sitio de recolecta		No. Acceso GenBank	
	<i>rbcL</i>	COI	COI	Acceso <i>rbcL</i>
<i>Acinetospora filamentosa</i> (Noda) Yaegashi, Uwai & Kogame	Japón: Hiroshima, Innoshima, Yaekojima	Japón: Niigata, Murakami, Iwagasaki	LC060608	LC060493
<i>A. filamentosa</i>	Japón: Hokkaido, Hakodate, Tachimachi Cape	Japón: Niigata, Murakami, Iwagasaki	LC060609	LC060489
<i>A. crinita</i> (Carmichael) Sauvageau	---	Grecia: Nea Peramos, Irakleitsa harbour	LM995425	AF207795
<i>Battersia arctica</i> (Harvey) S.G.A. Draisma, W.F. Prud'homme & H. Kawai	Suecia: Askoe	---	---	AJ287881
<i>B. plumigera</i> (Holmes ex Hauck) S.G.A. Draisma, W.F. Prud'homme & H. Kawai	Japón	---	---	FN667656
<i>B. plumigera</i>	Reino Unido: Escocia, Fife	---	---	AJ287878
<i>B. racemosa</i> (Greville) S.G.A. Draisma, W.F. Prud'homme & H. Kawai	Reino Unido: Escocia, Fife	---	---	AJ287880
<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	Filipinas: SE Isla Panglao	---	---	DQ472047
<i>C. cervicornis</i>	Tanzania: Zanzibar, Ponwe	---	---	AJ287851
<i>C. crispatus</i>	Filipinas: Panglao, Bohol	Filipinas: Dumaguete	GQ425137	GQ425119
<i>Chnoospora minima</i>	Japón: Yonaguni-jima, Okinawa	---	---	DQ239768
<i>C. minima</i>	Japón: Okinawa, Yonaguni	---	---	AB578986

<i>Colpomenia peregrina</i> Sauvageau	Corea del Sur: Gangreung, Anin	Francia: Bretaña, Roscoff, Santec	LM995279	AY398434
<i>C. peregrina</i>	---	---	KF281124	AB022235
<i>C. expansa</i> (D. A. Saunders) Y.-P. Lee	Corea: Mukri Chujado	---	---	JQ918816
<i>C. sinuosa</i>	Japón: Kanagawa, Zushi	Australia: Cozy Corner	KF281127	AY398469
<i>C. sinuosa</i>	Corea del Sur: Hansuri, Jeju	Australia	KF281126	AY398468
<i>C. sinuosa</i>	EUA: Hawaii, O'ahu I.	EUA: Massachusetts, Niles	KF281125	AB578988
<i>Dactylosiphon bullosus</i> (D.A.Saunders) Santiañez, K. M. Lee, S. M. Boo & Kogame	Australia: Arrecife Kainga	Canadá: Columbia Británica	KF281118	GU014704
<i>D. bullosus</i>	---	EUA: California, Santa Cruz	KF281119	---
<i>D. durvillei</i> (Bory de Saint-Vincent) W.J.E. Santiañez, K. M. Lee, S. M. Boo & Kogame	Chile: Los Molles, Coquimbo	---	---	JQ918818
<i>D. durvillei</i>	Nueva Zelanda: Dunedin, Weller's Rock	---	---	AY398466
<i>Dictyopteris hoytii</i> W. R. Taylor	---	México	KF367750	---
<i>D. polypodioides</i> (A. P. De Candolle) J.V. Lamouroux	---	Francia: Provincia Sausset les Pins	EU579866	---
<i>D. undulata</i> E.M. Holmes	---	China	KY047220	---
<i>Dictyota adnata</i> Zanardini	Indonesia: Raja Ampat	Indonesia: Raja Ampat, Gam	GQ425134	GQ425106
<i>D. alternifida</i> J. Agardh	---	Australia	LN871970	---
<i>D. coriacea</i> (Holmes) I.K. Wang, H.S. Kim & W.J. Lee	Japón: Shizuoka, Yumigahama	---	---	AB096889
<i>D. dichotoma</i>	Francia: Point du Nid de Corbet, Audresselle	Francia: Languedoc- Roussillon, Banyuls	GQ425131	DQ472051
<i>D. fasciola</i> (Roth) J. V. Lamouroux	Francia: Ile de Friouel,	---	---	DQ472074

	Marseille			
<i>D. fasciola</i>	Francia: Les Paulilles, Port Vendres	---	---	DQ472078
<i>D. implexa</i>	Japón: Okinawa, Irabu	---	---	AB096884
<i>D. plectens</i> (Allender & Kraft) Kraft	Isla Lord Howe: Playa de Ned	---	---	DQ472052
<i>D. acutiloba</i> J. Agardh	EUA: Hawaii, Ala Moana	---	---	DQ472056
<i>D. bartayresiana</i>	Kenia: Arrecife Kinondo	República Dominicana	GQ425129	GQ425107
<i>D. binghamiae</i> J. Agardh	Mexico: Campamento Kennedy, Baja California	Canadá: Columbia Británica	FJ409139	JQ061120
<i>D. canaliculata</i> O. De Clerck & E. Coppejans	Indonesia: Raja Ampat	---	---	GQ425108
	Filipinas: SE de Isla Cabilao	Filipinas: Siquijor, Dapdap	GQ425132	DQ472062
<i>D. canariensis</i> (Grunow) A. Tronholm	---	EUA: Florida, Lovers Key,	KF322228	---
<i>D. caribaea</i>	---	Jamaica: St. Ann Parish	JQ061097	---
<i>D. ceylanica</i> Kützing	Polinesia Francesa: Faaa, Tahiti	Polinesia Francesa: Tahiti, Faaa	GQ425122	DQ472067
<i>D. chalchicueyecanensis</i> J. Lozano-Orozco & A. Senties	Isla Juan de Nova	---	---	KU353028
<i>D. chalchicueyecanensis</i>	---	México: Playa hermosa, Veracruz	KX819252	---
<i>D. ciliolata</i>	---	México: Villa Rica, Veracruz	KX819254	---
<i>D. ciliolata</i>	Filipinas: Isla Balicasag, Bohol	---	---	DQ472071
<i>D. ciliolata</i>	Filipinas: SE de Isla Olango	Filipinas: Olango Island	GQ425124	DQ472053

<i>D. ciliolata</i>	España: Islas Canarias, Tenerife	---	---	GQ425109
<i>D. crenulata</i>	Mexico: Cabo San Lucas, Baja California Sur	México	LN871961	GU290253
<i>D. crenulata</i>	España: Islas Canarias, Tenerife	República Dominicana: Punta Cana	JQ061099	JQ061121
<i>D. crenulata</i>	España: Islas Canarias, Tenerife	España: Islas Canarias, Tenerife	JQ061100	JQ061122
<i>D. cymatophila</i> A. Tronholm, M. Sanson & J. Afonso-Carrillo	---	España: Tenerife	GQ425128	---
<i>D. divaricata</i>	---	China	KY047225	---
<i>D. hamifera</i> Setchell	Polinesia Francesa	GQ425123	---	---
<i>D. jamaicensis</i>	Jamaica: Drax Hall, Este de la bahía de Ann	---	---	DQ472061
<i>D. mayae</i> J. Lozano-Orozco & A. Senties	México: Quintana Roo	KT445273	---	---
<i>D. menstrualis</i> (Hoyt) R. Schnetter, I. Hörning & Weber-Peukert	Brasil	---	---	KY012328
<i>D. mertensii</i>	República Dominicana	GQ425130	---	---
<i>D. pedrochei</i> J. Lozano-Orozco & A. Senties	México: Quintana Roo	KT445274	---	---
<i>D. pinnatifida</i>	Venezuela: Isla De Margarita	Jamaica: St. Ann Parish	GQ425126	GQ425115
<i>D. pulchella</i> Hörning & R. Schnetter	Bermuda: St. George	Francia: Provincia, Carry-le-Rouet,	GQ425135	DQ472058
<i>D. rigida</i> O. De Clerck & E. Coppejans	---	Kenia: Mombasa, McKenzie Point	GQ425138	---
<i>D. spiralis</i> Montagne	---	Francia: Provincia, Carry-le-Rouet,	GQ425136	---
<i>D. stolonifera</i> E. Y. Dawson	---	Tanzania: Zanzibar, Atolón Mnemba	GQ425139	---



<i>Ectocarpus crouaniorum</i> Thuret	---	Francia: Bretaña, Roscoff, Santec	LM995056	---
<i>E. crouaniorum</i>	---	Francia: Normandía, Cherbourg	LM995014	---
<i>E. fasciculatus</i> Harvey	---	Francia: Bretaña, Roscoff, Santec	LM995022	---
<i>E. fasciculatus</i>	---	Francia: Bretaña, Roscoff, Santec	LM995023	---
<i>E. siliculosus</i>	---	Italia: Napoli, Mergellina	LM995345	---
<i>E. siliculosus</i>	---	EUA: Carolina del Norte, Onslow Bay	KF367762	---
<i>E. siliculosus</i> var. <i>dasycarpus</i> (Kuckuck) T. Gallardo	---	Francia: Bretaña, Terenez	LM995283	---
<i>E. siliculosus</i> var. <i>dasycarpus</i>	---	Reino Unido: Somerset, Pill	LM995015	---
<i>Feldmannia globifera</i> (Kützing) Hamel	---	Francia: Bretaña, Roscoff, Santec	LM995197	---
<i>F. globifera</i>	---	Italia: Napoli, Castel dell'Ovo	LM995330	---
<i>F. irregularis</i>	---	Grecia: Atenas, Kavouri	LM995373	---
<i>F. irregularis</i>	---	España: Islas Canarias	LM994987	---
<i>F. lebelii</i> (P. Crouan & H. Crouan) Hamel	---	Francia: Bretaña, Plougonvelin, Traezh Hir	LM994979	---
<i>F. mitchelliae</i>	---	Francia: Bretaña, Le Caro	LM994975	---
<i>F. mitchelliae</i>	---	Grecia: Peireias, Peiraiki	LM994977	---
<i>F. simplex</i> (P. Crouan & H. Crouan) Hamel	---	Grecia: Anavysos, Sounio	LM995400	---

<i>F. simplex</i>	---	Italia: Napoli, Ischia	LM995285	---
<i>Hincksia granulosa</i> (J.E. Smith) P.C. Silva	---	Francia: Bretaña, Roscoff, Santec	LM995025	---
<i>H. granulosa</i>	---	Francia: Bretaña, Roscoff, Santec	LM995028	---
<i>H. hincksiae</i> (Harvey) P. C. Silva	---	Francia: Bretaña, Roscoff, Santec	LM995024	AF207803
<i>H. hincksiae</i>	---	Francia: Bretaña, Roscoff, Santec	LM995199	---
<i>Hydroclathrus clathratus</i>	---	Australia: Cozy Corner	KF281134	---
<i>Kuckuckia spinosa</i> (Kützing)Kornmann	---	Italia: Napoli, Castel dell'Ovo	LM995332	---
<i>K. spinosa</i>	---	Italia: Napoli, Castel dell'Ovo	LM995333	---
<i>Lobophora ceylanica</i> (Harvey ex E.S. Barton) C.W. Vieira, O. De Clerck & C. Payri	Maldivas: Atolón de Baa	---	---	KM488137
<i>L. ceylanica</i>	Maldivas: Atolón de Baa	---	---	KM488138
<i>L. nigrescens</i> J. Agardh	Australia	---	---	DQ866924
<i>L. obscura</i> (Dickie) C. W. Vieira, O. De Clerck & C. Payri	Nueva Caledonia: Poya, Provincia Norte	---	---	KM488141
<i>L. obscura</i>	Nueva Caledonia: Ricaudy, Noumea	---	---	KM488140
<i>L. abaculosa</i> C.W. Vieira, C. Payri & O. De Clerck	Nueva Caledonia: Beautemps-Beaupre, Ouvea	---	---	KM488177
<i>L. abaculosa</i>	Nueva Caledonia: Mare, Islas de la Lealtad	Bermuda: Hog Breaker	KR260295	KM488176
<i>L. canariensis</i> (Sauvageau) C.W. Vieira, O. De	---	Bermuda	KR260294	---

Clerck & C. Payri				
<i>L. canariensis</i>	---	Antillas: Guadalupe	KR260266	---
<i>L. declerckii</i>	---	Antillas: Guadalupe	KR260265	---
<i>L. declerckii</i>	---	---	---	---
<i>L. dichotoma</i> (R.H. Simons) P.C. Silva	Sudáfrica: Bhanga Nek	---	---	KU353000
	Nueva Caledonia:	---	---	KM488185
<i>L. dimorpha</i> C. W. Vieira, C. Payri & O. De Clerck	Senez, Noumea	---	---	
<i>L. guadeloupensis</i> N.E. Schultz, F. Rousseau & L. Le Gall	---	Antillas: Guadalupe	KR260289	---
<i>L. guadeloupensis</i>	---	Antillas: Guadalupe	KR260288	---
<i>L. littlororum</i> C.W. Schneider, N.E. Schultz & L. Le Gall	---	Antillas: Guadalupe	KR260292	---
<i>L. littlororum</i>	---	Antillas: Guadalupe	KR260293	---
<i>L. variegata</i>	Australia	---	---	EF990239
<i>L. variegata</i>	---	México: Veracruz	HF559116	---
<i>L. variegata</i>	---	México: Veracruz	HF559117	---
<i>Padina sanctae-crucis</i>	Japón: Okinawa, Taketomi	---	---	AB489934
<i>P. sanctae-crucis</i>	EUA: Hawaii, O'ahu I.	---	---	AB489941
<i>P. sanctae-crucis</i>	EUA: Hawaii, O'ahu I.	---	---	AB489942
<i>P. sanctae-crucis</i>	EUA: Hawaii, O'ahu I.	---	---	AB489943
<i>P. antillarum</i>	Kenia: Playa Diani	México: Campeche	HF559119	JQ364044
<i>P. antillarum</i>	Sri Lanka: Thalaraba	México: Campeche	HF559118	JQ364043
<i>P. boergesenii</i>	EUA: Hawaii, Ala Moana	---	---	DQ472037
<i>P. boergesenii</i>	Sri Lanka: Dickwella	---	---	JQ364057
<i>P. boergesenii</i>	Tanzania: Paje, Zanzibar	---	---	JQ364063
<i>P. ditristromatica</i> Ni-Ni-Win & H. Kawai	Italia: Napoli, Ischia	---	---	AB548384

<i>P. ditristromatica</i>	Italia: Napoli, Ischia	---	---	AB548386
<i>P. gymnospora</i>	Nueva Caledonia: Ricaudy, Noumea	México: Quintana Roo	HF559150	EU579933
<i>P. gymnospora</i>	Nueva Caledonia: Rocher à la Voile, Noumea	México: Veracruz	HF559149	JQ364077
<i>P. minor</i> Yamada	Japón: Kagoshima, Koshiki	---	---	AB358921
<i>P. minor</i>	Japón: Okinawa, Iriomote	---	---	AB358922
<i>Pseudochnoospora implexa</i> (J. Agardh) W.J.E.Santiañez, G. Y. Cho & K. Kogame	Nueva Caledonia: Port Boisé	Australia: Nueva Gales del Sur, Isla Lord Howe	KF281116	GQ368316
<i>P. implexa</i>	Japón: Okinawa, Sesoko	---	---	AB022231
<i>Rosenvingeia intricata</i>	Japón: Okinawa, Gushikawa	Australia: Nueva Gales del Sur, Isla Lord Howe	KF281227	AB022232
<i>Rugulopteryx okamurae</i> (E.Y. Dawson) I.K. Hwang, W.J. Lee & H.S. Kim	Japón: Shizuoka, Touji	Francia: Languedoc- Roussillon, Lagune de Thau	GQ425120	AB096887
<i>Sargassum natans</i>	---	---	---	KY206358
<i>S. natans</i>	---	---	---	KY206236
<i>S. aquifolium</i> (Turner) C. Agardh	---	Nueva Caledonia	HQ416030	---
<i>S. aquifolium</i>	---	Nueva Caledonia	HQ416031	---
<i>S. autumnale</i> Yoshida	Corea del Sur: Sodol, Gangreung	---	---	JF931678
<i>S. autumnale</i>	Corea del Sur: Uhyoung, Jeju	---	---	JF931677
<i>S. brandegeei</i> Setchell & N. L. Gardner	---	---	JX560107	---
<i>S. carpophyllum</i> J. Agardh	---	Nueva Caledonia	HQ416035	---

<i>S. carpophyllum</i>	---	Nueva Caledonia	HQ416036	---
<i>S. confusum</i> C. Agardh	Corea del Sur: Eocheongdo, Gunsan	China	KC782874	JF931680
<i>S. confusum</i>	Corea del Sur: Sinyang, Jeju	China	KY047203	JF931681
<i>S. coreanum</i> J. Agardh	Corea del Sur: Hado, Jeju	---	---	JF931685
<i>S. coreanum</i>	Corea del Sur: Sinyang, Jeju	---	---	JF931684
<i>S. fluitans</i>	---	---	---	KY206067
<i>S. hemiphyllum</i> (Turner) C. Agardh	---	China	KC782895	---
<i>S. herporhizum</i> Setchell & N. L. Gardner	---	---	JX560106	---
<i>S. horneri</i> (Turner) C. Agardh	---	China	KC782896	---
<i>S. horneri</i>	---	China	KY047195	---
<i>S. horridum</i> Setchell & N. L. Gardner	---	---	JX560108	---
<i>S. horridum</i>	---	---	JX560109	---
<i>S. howeanum</i>	---	Nueva Caledonia	HQ416037	---
<i>S. howeanum</i>	---	Nueva Caledonia	HQ416038	---
<i>S. ilicifolium</i> (Turner) C. Agardh	---	Nueva Caledonia	HQ416039	---
<i>S. ilicifolium</i>	---	Nueva Caledonia	HQ416040	---
<i>S. johnstonii</i> Setchell & N. L. Gardner	---	---	JX560103	---
<i>S. lapazeanum</i> Setchell & N. L. Gardner	---	---	JX560104	---
<i>S. lapazeanum</i>	---	---	JX560105	---
<i>S. muticum</i> (Yendo) Fensholt	---	Canadá: Columbia Británica	FJ409213	---
<i>S. muticum</i>	---	Canadá: Columbia Británica	FJ409214	---
<i>S. pacificum</i>	---	Nueva Caledonia	HQ416045	---
<i>S. pacificum</i>	---	Nueva Caledonia	HQ416046	---

<i>S. patens</i> C. Agardh	Corea del Sur: Munseom, Seosan	---	---	JF931706
<i>S. polycystum</i> C. Agardh	---	Tailandia: Trat	KX254582	---
	---	EUA: Carolina del Norte, Masonboro Sound	KJ872544	---
<i>S. polycystum</i> C. Agardh	---	Nueva Zelanda	HQ416049	---
<i>S. scabridum</i> J.D. Hooker & Harvey	---	Nueva Zelanda: Isla Kermadec	HQ416047	---
<i>S. scabridum</i>	---	---	JX560112	---
<i>S. sinicola</i> Setchell & N. L. Gardner	---	---	JX560113	---
<i>S. sinicola</i>	---	Nueva Caledonia	HQ416050	---
<i>S. spinuligerum</i>	---	Nueva Caledonia	HQ416051	---
<i>S. spinuligerum</i>	---	China	KC782872	---
<i>S. thunbergii</i> (Mertens ex Roth) Kuntze	---	China	KY047197	---
<i>S. thunbergii</i>	---			
	Corea del Sur: Munseom, Jeju	---	---	JF931719
<i>S. yendoi</i> Okamura & Yamada	Corea del Sur: Sagye, Jeju	---	---	JF931718
<i>S. yendoi</i>	Japón: Shizuoka, Yumigahama	---	---	AB096909
<i>Spatoglossum crassum</i> J. Tanaka	Japón: Isla Amadshi, Oiso	---	---	AJ287893
<i>Sphacelaria californica</i> (Sauvageau) Setchell & N.L. Gardener	Reino Unido: Escocia, Fife	---	---	AJ287865
<i>S. cirrosa</i> (A.W. Roth) C. Agardh	Japón: Kyushu, Tsuyazaki	---	---	AJ287889
<i>S. rigidula</i>	Corea del Sur: Seongsan, Jeju	---	---	AY372985
<i>S. rigidula</i>				

<i>S. rigidula</i>	Cabo Verde	---	---	AJ287885
<i>S. rigidula</i>	Irlanda: Galway	---	---	AJ287883
<i>S. tribuloides</i>	Japón: Okinawa, Sesoko	---	---	AJ287891
<i>S. tribuloides</i>	Antillas Holandesas: Curacao, Jantiels	---	---	AJ287892
<i>S. yamadae</i> Segawa	Japón: Isla Sado, Ogi	---	---	AJ287890
<i>Sphaceloderma caespitulum</i> (Lyngbye) S.G.A. Draisma, W.F. Prud'homme & H. Kawai	Noruega: Espegrend	---	---	AJ287870
<i>S. caespitulum</i>	Reino Unido: Escocia, San Andrés	---	---	AJ287871
<i>Sphacelorbis nanus</i> (Nageli ex Kützing) S.G.A. Draisma, W.F. Prud'homme & H. Kawai	Noruega: Oystese	---	---	AJ287875
<i>Stilophora tenella</i> (Esper) P. C. Silva	---	Francia: Bretaña, Roscoff, Santec	LM994991	---
<i>Styopodium</i> sp.	Antillas: Guadeloupe	---	---	EU579969
<i>Styopodium</i> sp.	Japón: Okinawa, Awase	---	---	AB358936
<i>Styopodium</i> sp.	Palao: Chomedoki	---	---	AB096913
<i>S. australasicum</i> (Zanardini) Allender & Kraft	Nueva Caledonia: Ile des Pins	---	---	EU579966
<i>S. flabelliforme</i> Weber Bosse	EUA: Hawaii, Lanikai, Oahu	---	---	DQ472040
<i>S. flabelliforme</i>	EUA: Hawaii, Lanikai, Oahu	---	---	EU579968
<i>S. flabelliforme</i>	Filipinas: Lado NO de Isla Cabilao	---	---	DQ472039
<i>S. flabelliforme</i>	Pratas: Sur del mar de China	---	---	DQ866927
<i>S. schimperi</i> (Kützing) M. Verlaque & C.F.	Francia: Lebanon	---	---	DQ866926

Boudouresque

<i>S. zonale</i>	Japón: Kagoshima, Okiakime	---	---	AB096912
<i>Turbinaria ornata</i> (Turner) J. Agardh	India: Nalupanai	---	---	JX218044
<i>Zonaria crenata</i> J. Agardh	Australia: Bahía Nora Creina	---	---	DQ866933
<b>“Outgroup” (Grupo externo)</b>	Corea del Sur: Hanrim, Jeju	China: Isla Cheung Chau, Hong Kong	EU579869	AY372974
<i>Ishige okamurae</i>				

---



Anexo 3. Secuencias obtenidas de los especímenes recolectados (- no amplificó).

Especie	Registro		COI	rbcl
	Herbario FEZA	Localidad		
<i>Asteronema breviarticulatum</i>	FEZA4085	México: Balzapote, Veracruz	X	-
<i>A. breviarticulatum</i>	FEZA4086	México: Balzapote, Veracruz	X	-
<i>A. breviarticulatum</i>	FEZA4164	México: Punta Delgada, Veracruz	X	-
<i>A. breviarticulatum</i>	FEZA4165	México: Punta Delgada, Veracruz	X	-
<i>Canistrocarpus cervicornis</i>	FEZA3778	México: Punta El Tordo, Tamaulipas	-	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA3891	México: Punta El Tordo, Tamaulipas	-	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA3758	México: Punta Piedra, Tamaulipas	X	-
<i>C. cervicornis</i>	FEZA3762	México: Punta Piedra, Tamaulipas	X	
<i>C. cervicornis</i>	FEZA3763	México: Punta Piedra, Tamaulipas	X	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA3764	México: Punta Piedra, Tamaulipas	X	-
<i>C. cervicornis</i>	FEZA3765	México: Punta Piedra, Tamaulipas	X	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA3766	México: Punta Piedra, Tamaulipas	X	-
<i>C. cervicornis</i>	FEZA3768	México: Punta Piedra, Tamaulipas	X	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA3779	México: Punta El Tordo, Tamaulipas	-	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA3780	México: Punta El Tordo, Tamaulipas	X	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4099	México: Monte Pío, Veracruz	X	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4103	México: Monte Pío, Veracruz	X	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4104	México: Monte Pío, Veracruz	X	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4105	México: Monte Pío, Veracruz	X	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4106	México: Monte Pío, Veracruz	X	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4107	México: Monte Pío, Veracruz	X	X
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4136	México: Punta Puntilla, Veracruz	X	-
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4137	México: Punta Puntilla, Veracruz	X	-
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4139	México: Punta Puntilla, Veracruz	X	-

<i>C. cervicornis</i>	FEZA4141	México: Punta Puntilla, Veracruz	X	-
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4142	México: Punta Puntilla, Veracruz	X	-
<i>C. cervicornis</i>	FEZA4146	México: Punta Puntilla, Veracruz	X	-
<i>Chnoospora minima</i>	FEZA3782	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	-	X
<i>C. minima</i>	FEZA3783	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	-	X
<i>C. minima</i>	FEZA3784	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	-	X
<i>C. minima</i>	FEZA3785	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	-	X
<i>C. minima</i>	FEZA3786	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	-	X
<i>Colpomenia sinuosa</i>	FEZA3840	México: Lechuguillas, Veracruz	X	-
<i>C. sinuosa</i>	FEZA3858	México: Punta Delgada, Veracruz	X	X
<i>C. sinuosa</i>	FEZA3859	México: Punta Delgada, Veracruz	X	-
<i>C. sinuosa</i>	FEZA3860	México: Punta Delgada, Veracruz	X	X
<i>C. sinuosa</i>	FEZA3958	México: Costa de Oro, Veracruz	X	-
<i>C. sinuosa</i>	FEZA4092	México: Balzapote, Veracruz	X	-
<i>C. sinuosa</i>	FEZA4122	México: Playa Hermosa, Veracruz	X	-
<i>C. sinuosa</i>	FEZA4123	México: Playa Hermosa, Veracruz	X	-
<i>C. sinuosa</i>	FEZA4155	México: Punta Puntillas, Veracruz	X	-
<i>Dictyopteris delicatula</i>	FEZA4159	México: Punta Delgada, Veracruz	X	-
<i>D. delicatula</i>	FEZA4161	México: Punta Delgada, Veracruz	X	-
<i>D. delicatula</i>	FEZA4174	México: Boca Andrea, Veracruz	X	-
<i>D. delicatula</i>	FEZA4191	México: Villa Rica, Veracruz	X	-
<i>Dictyota bartayresiana</i>	FEZA4036	México: Akumal, Quintana Roo	X	X

<i>Dictyota caribaea</i>	FEZA4019	México: Puerto Morelos, Quintana Roo	X	-
<i>Dictyota ciliolata</i>	FEZA3815	México: Penacho del Indio, Veracruz	X	X
<i>D. ciliolata</i>	FEZA3816	México: Penacho del Indio, Veracruz	-	X
<i>D. ciliolata</i>	FEZA3825	México: Penacho del Indio, Veracruz	-	X
<i>D. ciliolata</i>	FEZA3826	México: Penacho del Indio, Veracruz	X	-
<i>D. ciliolata</i>	FEZA3915	México: Villa Rica, Veracruz	X	-
<i>D. ciliolata</i>	FEZA4138	México: Punta Puntillas, Veracruz	X	-
<i>D. ciliolata</i>	FEZA4465	México: Penacho del Indio, Veracruz	X	X
<i>Dictyota crenulata</i>	FEZA4101	México: Monte Pío, Veracruz	-	X
<i>D. crenulata</i>	FEZA4102	México: Monte Pío, Veracruz	-	X
<i>Dictyota jamaicensis</i>	FEZA4035	México: Punta Esmeralda, Quintana Roo	-	X
<i>Dictyota</i> sp.	FEZA4037	México: Akumal, Quintana Roo	-	X
<i>Feldmannia irregularis</i>	FEZA3790	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	X	-
<i>Feldmannia mitchelliae</i>	FEZA3789	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	X	-
<i>F. mitchelliae</i>	FEZA3792	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	X	-
<i>F. mitchelliae</i>	FEZA4091	México: Balzapote, Veracruz	X	X
<i>F. mitchelliae</i>	FEZA3798	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	X	
<i>F. mitchelliae</i>	FEZA3797	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	X	
<i>F. mitchelliae</i>	FEZA3795	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	X	
<i>F. mitchelliae</i>	FEZA3796	México: Escollera Barra de Tamiahua, Veracruz	X	

<i>Feldmannia</i> sp. 1	FEZA4185	México: Escollera Boca Andrea, Veracruz		
<i>Feldmannia</i> sp. 2	FEZA3956	México: Monte Pío, Veracruz	X	-
<i>Feldmannia</i> sp. 2	FEZA3957	México: Monte Pío, Veracruz	X	-
<i>Feldmannia</i> sp. 2	FEZA4115	México: Monte Pío, Veracruz	X	-
<i>Feldmannia</i> sp. 2	FEZA4132	México: Playa Hermosa, Veracruz	X	-
<i>Feldmannia</i> sp. 2	FEZA4133	México: Playa Hermosa, Veracruz	X	-
<i>Feldmannia</i> sp. 2	FEZA4134	México: Playa Hermosa, Veracruz	X	-
<i>Lobophora</i> sp. 1	FEZA4025	México: Puerto Morelos, Quintana Roo	-	X
<i>Lobophora</i> sp. 2	FEZA4177	México: Boca Andrea, Veracruz	X	-
<i>Padina boergesenii</i>	FEZA3849	México: Punta Delgada, Veracruz	-	X
<i>P. boergesenii</i>	FEZA3850	México: Punta Delgada, Veracruz	-	X
<i>P. boergesenii</i>	FEZA3867	México: Boca Andrea, Veracruz	-	X
<i>P. boergesenii</i>	FEZA3871	México: Boca Andrea, Veracruz	-	X
<i>P. boergesenii</i>	FEZA3873	México: Boca Andrea, Veracruz	-	X
<i>P. boergesenii</i>	FEZA3910	México: Villa Rica, Veracruz	-	X
<i>Padina gymnospora</i>	FEZA3812	México: Penacho del Indio, Veracruz	X	-
<i>P. gymnospora</i>	FEZA3829	México: Barra de Cazones, Veracruz	X	X
<i>P. gymnospora</i>	FEZA3830	México: Barra de Cazones, Veracruz	X	-
<i>P. gymnospora</i>	FEZA3836	México: Lechuguillas, Veracruz	X	X
<i>P. gymnospora</i>	FEZA3837	México: Lechuguillas, Veracruz	X	X
<i>P. gymnospora</i>	FEZA3838	México: Lechuguillas, Veracruz	-	X
<i>P. gymnospora</i>	FEZA3855	México: Punta Delgada, Veracruz	X	X
<i>P. gymnospora</i>	FEZA3857	México: Punta Delgada, Veracruz	-	X
<i>P. gymnospora</i>	FEZA3908	México: Villa Rica, Veracruz	X	-
<i>P. gymnospora</i>	FEZA3922	México: Balzapote, Veracruz	X	X
<i>P. gymnospora</i>	FEZA3923	México: Balzapote, Veracruz	X	-
<i>P. gymnospora</i>	FEZA3968	México: Playa hermosa, Veracruz	X	-

<i>P. gymnospora</i>	FEZA4021	México: Puerto Morelos, Quintana Roo	X	X
<i>P. gymnospora</i>	FEZA4022	México: Puerto Morelos, Quintana Roo	X	X
<i>P. gymnospora</i>	FEZA4093	México: Balzapote, Veracruz	X	-
<i>P. gymnospora</i>	FEZA4147	México: Punta Puntillas, Veracruz	X	-
<i>P. gymnospora</i>	FEZA4149	México: Punta Puntillas, Veracruz	X	-
<i>P. gymnospora</i>	FEZA4168	México: Punta Delgada, Veracruz	X	-
<i>Padina sanctae-crucis</i>	FEZA3921	México: Balzapote, Veracruz	-	X
<i>P. sanctae-crucis</i>	FEZA4023	México: Puerto Morelos, Quintana Roo	-	X
<i>P. sanctae-crucis</i>	FEZA4033	México: Punta Esmeralda, Quintana Roo	-	X
<i>P. sanctae-crucis</i>	FEZA4056	México: Mahahual, Quintana Roo	-	X
<i>P. sanctae-crucis</i>	FEZA4057	México: Mahahual, Quintana Roo	-	X
<i>P. sanctae-crucis</i>	FEZA4058	México: Mahahual, Quintana Roo	-	X
<i>Rosenvingea intricata</i>	FEZA3776	México: Punta El Tordo, Tamaulipas	X	X
<i>R. intricata</i>	FEZA3777	México: Punta El Tordo, Tamaulipas	X	-
<i>Sargassum buxifolium</i>	FEZA3865	México: Punta Delgada, Veracruz	X	-
<i>S. buxifolium</i>	FEZA3885	México: Boca Andrea, Veracruz	X	X
<i>S. buxifolium</i>	FEZA3886	México: Boca Andrea, Veracruz	X	-
<i>S. buxifolium</i>	FEZA3899	México: Playa Muñecos, Veracruz	X	-
<i>S. buxifolium</i>	FEZA3900	México: Playa Muñecos, Veracruz	X	-
<i>S. buxifolium</i>	FEZA4040	México: Mahahual, Quintana Roo	X	X
<i>S. buxifolium</i>	FEZA4041	México: Mahahual, Quintana Roo	X	X
<i>Sphacelaria</i> sp.	FEZA4083	México: Balzapote, Veracruz	-	X
<i>Styopodium</i> sp.	FEZA4043	México: Mahahual, Quintana Roo	-	X
<i>Turbinaria turbinata</i> (	FEZA4039	México: Mahahual, Quintana Roo	X	X

Anexo 4. Caracteres morfológicos y anatómicos de *Canistrocarpus cervicornis* revisados en los especímenes recolectados.

	FEZA3758	FEZA3762	FEZA3763	FEZA3764	FEZA3765	FEZA3766
Carácter/ejemplar	Punta Piedra	Punta Piedra	Punta Piedra	Punta Piedra	Punta Piedra	Punta Piedra
Hábito	Erecto	Erecto	Flotante	Erecto	Erecto	Erecto
Ancho de ultimas ramas	0.75 mm	1-2 mm	1 mm	0.75 mm	1.6 mm	0.6 mm
Ancho de bifurcación	2.8 mm	2-3 mm	3-4 mm	0.8 mm	3.2 mm	3.1 mm
Número de células apicales	1	1	1	2	2	1
Tipo de ápice	Redondeado	Agudo	Agudo	Redondeado	Redondeado	Agudo
Proliferaciones	Superficie	Ausentes	Superficie	Superficie	Superficie	Superficie
Largo célula central medular (ápice)	58.8 µm	110.4 µm	120 µm	69.6 µm	72 µm	69.6 µm
Ancho célula central medular (ápice)	57.6 µm	148.8 µm	124.8 µm	105.6 µm	96 µm	79.2 µm
Largo célula central medular (Zmedia)	105.6 µm	-	74.4 µm	124.8 µm	72 µm	96 µm
Ancho célula central medular (Zmedia)	60 µm	-	127.2 µm	105.6 µm	132 µm	72 µm
Largo célula central medular (base)	180 µm	98.4 µm	122.4 µm	117.6 µm	156 µm	204 µm
Ancho célula central medular (base)	81.6 µm	134.4 µm	115.2 µm	91.2 µm	108 µm	144 µm
Tipo de margen	Entero	Entero	Entero	Entero	Entero	Entero
Distribución de esporangio	Veg	Ambas superficies del talo	Ambas superficies del talo	una superficie del talo	Ambas superficies del talo	Ambas superficies del talo
Diámetro de esporangio	Veg	64.8 µm	72 µm	105.6 µm	96 µm	72 µm
Esporangio rodeado por anillo de células	Veg	Si	Si	Si	Si	Si

Anexo 4. Continuación.

	FEZA3768	FEZA3771	FEZA3779	FEZA3780	FEZA3891
Carácter/ejemplar	Punta Piedra	Punta Piedra	El Tordo	El tordo	El Tordo
Hábito	Erecto	Erecto	Erecto	Erecto	Erecto
Ancho de ultimas ramas	1 mm	3 mm	0.8 mm	1 mm	1 mm
Ancho de bifurcación	3 mm	3-5 mm	4.8 mm	2 mm	3-5 mm
Número de células apicales	1	2	2	2	2
Tipo de ápice	Redondeado	Redondeado	Redondeado	Redondeado	Redondeado
Proliferaciones	Superficie	Superficie	-	Superficie	Superficie
Largo célula central medular (ápice)	88.8 µm	91.2 µm	76.8 µm	52.8 µm	62.5 µm
Ancho célula central medular (ápice)	117.6 µm	84 µm	86.4 µm	86.4 µm	64.8 µm
Largo célula central medular (Zmedia)	64.8 µm	134.4 µm	76.8 µm	84 µm	187.2 µm
Ancho célula central medular (Zmedia)	144 µm	129.6 µm	86.4 µm	93.6 µm	129.6 µm
Largo célula central medular (base)	117.6 µm	182.4 µm	254.4 µm	139.2 µm	244.8 µm
Ancho célula central medular (base)	100.8 µm	122.4 µm	168 µm	93.6 µm	139.2 µm
Tipo de margen	Entero	Entero	Entero	Entero	Entero
Distribución de esporangio	Ambos lados del talo	Veg	una superficie del talo	una superficie del talo	una superficie del talo
Diámetro de esporangio	117.6 µm	Veg	86.4 µm	86.4 µm	64.8 µm
Esporangio rodeado por anillo de células	Si	Veg	Si	-	-

Anexo 4. Continuación.

	FEZA4136	FEZA4137	FEZA4139	FEZA4141	FEZA4142	FEZA4146
Carácter/ejemplar	Punta Puntilla	Punta Puntilla	Punta Puntilla	Punta Puntilla	Punta Puntilla	Punta Puntilla
Hábito	Erecto	Erecto	Postrado	Postrado	Erecto	Erecto
Ancho de ultimas ramas	3.1 mm	3.6 mm	0.6 mm	1.1 mm	1.6 mm	0.8 mm
Ancho de bifurcación	12.5 mm	8.75 mm	5 mm	2.1 mm	5.2 mm	3.7 mm
Número de células apicales	2	1	2	2	2	2
Tipo de ápice	Redondeado	Agudo	Redondeado	Redondeado	Redondeado	Redondeado
Proliferaciones	Superficie	Superficie	Superficie	Ausentes	Superficie	Superficie
Largo célula central medular (ápice)	69.6 µm	108 µm	67.2 µm	60 µm	76.8 µm	76.8 µm
Ancho célula central medular (ápice)	100.8 µm	180 µm	96 µm	45.6 µm	86.4 µm	86.4 µm
Largo célula central medular (Zmedia)	52.8 µm	139.2 µm	86.4 µm	31.2 µm	108 µm	86.4 µm
Ancho célula central medular (Zmedia)	134.4 µm	201.6 µm	84 µm	81.6 µm	158.4 µm	132 µm
Largo célula central medular (base)	48 µm	170.4 µm	-	81.6 µm	266.4 µm	96 µm
Ancho célula central medular (base)	156 µm	144 µm	-	115.2 µm	127.2 µm	100.8µm
Tipo de margen	Entero	Entero	Entero	Entero	Entero	Entero
Distribución de esporangio	Ambas superficies del talo	Ambas superficies del talo	Ambas superficies del talo	Veg	Ambas superficies del talo	Ambas superficies del talo
Diámetro de esporangio	91.2 µm	98.4 µm	134.4 µm	Veg	141.6	141.6
Esporangio rodeado por anillo de células	no	no	no	Veg	no	no



Anexo 4. Continuación.

	FEZA4099	FEZA4107	FEZA4103	FEZA4105	FEZA4106
Carácter/ejemplar	Monte Pío	Monte Pío	Monte Pío	Monte Pío	Monte Pío
Hábito	Erecto	Erecto	Postrado	Postrado	Erecto
Ancho de ultimas ramas	1.7 mm	1.5 mm	1.3 mm	1.3 mm	3 mm
Ancho de bifurcación	4 mm	5.2 mm	2.6 mm	1.2 mm	11.2 mm
Número de células apicales	1	2	2	2	1
Tipo de ápice	Agudo	Redondeado	Redondeado	Redondeado	Agudo
Proliferaciones	Superficie	Superficie	Superficie	Ausente	Superficie
Largo célula central medular (ápice)	98.4 µm	84 µm	134.4 µm	72 µm	112.8 µm
Ancho célula central medular (ápice)	96 µm	117.6 µm	76.8 µm	96 µm	108 µm
Largo célula central medular (Zmedia)	81.6 µm	168 µm	168 µm	129.6 µm	86.4 µm
Ancho célula central medular (Zmedia)	151.2 µm	124.8 µm	132 µm	86.4 µm	129.6 µm
Largo célula central medular (base)	182.4 µm	103.2 µm	182.4 µm	45.6 µm	170.4 µm
Ancho célula central medular (base)	177.6 µm	72 µm	139.2 µm	50.4 µm	100.8 µm
Tipo de margen	Entero	Entero	Entero	Entero	Entero
Distribución de esporangio	Ambas superficies del talo	Ambas superficies del talo	Ambas superficies del talo	Veg	Ambas superficies del talo
Diámetro de esporangio	117 µm	115.2 µm	146.4 µm	Veg	105.6 µm
Esporangio rodeado por anillo de células	Si	no	Si	Veg	no