



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**VALIDACIÓN TAXONÓMICA Y VARIACIÓN GENÉTICA POBLACIONAL DE TRES  
ESPECIES DE *GELIDIUM* J.V. LAMOUREUX (GELIDIALES, RHODOPHYTA) PRESENTES  
EN LAS COSTAS DEL PACÍFICO TROPICAL MEXICANO**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
DOCTOR(A) EN CIENCIAS**

**PRESENTA:**

**M. EN C. NATALY QUIROZ GONZÁLEZ**

**TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:**

**DRA. DENÍ CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAS  
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)**

**COMITÉ TUTOR:**

**DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)**

**DR. ELIAS PIEDRA IBARRA  
(FES IZTACALA, UNAM)**

**DRA. HILDA PATRICIA LEÓN TEJERA  
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)**

**DRA. CINDY FERNÁNDEZ GARCÍA  
(CIMAR, UNIVERSIDAD DE COSTA RICA)**

**CD. MX., FEBRERO, 2022**



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.



**VALIDACIÓN TAXONÓMICA Y VARIACIÓN GENÉTICA POBLACIONAL DE TRES  
ESPECIES DE *GELIDIUM* J.V. LAMOUREUX (GELIDIALES, RHODOPHYTA) PRESENTES  
EN LAS COSTAS DEL PACÍFICO TROPICAL MEXICANO**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**DOCTOR(A) EN CIENCIAS**

PRESENTA:  
**M. EN C. NATALY QUIROZ GONZÁLEZ**

**TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:**  
DRA. DENÍ CLAUDIA RODRIGUEZ VARGAS  
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

**COMITÉ TUTOR:**  
DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)  
DR. ELIAS PIEDRA IBARRA  
(FES IZTACA, UNAM)  
DRA. HILDA PATRICIA LEÓN TEJERA  
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)  
DRA. CINDY FERNÁNDEZ GARCÍA  
(CIMAR, UNIVERSIDAD DE COSTA RICA)

**MÉXICO, CD. MX., FEBRERO, 2022**

## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Agradezco al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme cursar mis estudios de Doctorado dentro de su programa. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca de manutención otorgada, número de CVU 634535.

A mi tutora la Dra. Dení Rodríguez gracias por darme la oportunidad de conocer a las Gelidiales, gracias por todo el conocimiento transmitido y el apoyo.

A los Doctores Juan J. Morrone y Elias Piedra por acompañarme estos cuatro años, por su apoyo y consejos que contribuyeron al desarrollo de este estudio. A las Doctoras Hilda León y Cindy Fernández por ser parte de mi jurado y por el apoyo que he recibido de cada una.

A Diana Juárez, Guadalupe Godoy, Gabriel Duvas y Yazmín Valenzuela por su apoyo durante este proceso, por las facilidades otorgadas en cada trámite, por resolver mis dudas y por toda su paciencia, muchas gracias a todas.

A la M. en C. Ivette Ruiz Boijseauneau gracias por su apoyo para desarrollar el trabajo de campo y los análisis morfológicos.

A la Dra. Ma. Edith Ponce Márquez gracias infinitas por todo su apoyo en el montaje de las técnicas de extracción de ADN y PCR, gracias por toda su confianza.

A la Dra. Cindy Fernández García, por recibirme por dos meses para llevar a cabo mi estancia de Investigación en el CIMAR-UCR, Costa Rica, gracias totales por su apoyo.

A la Maestra Laura Brenés Guillen por su apoyo en la extracción de ADN y en las pruebas de PCR durante mi estancia en el CIMAR-UCR Costa Rica.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

Gracias a los dos grandes amores de mi vida, mis personas favoritas en todo el universo Luis Gabriel y Juan Pablo, gracias por darle un giro de 360° a mi existencia, por ser mi motor y mi mayor apoyo, ¡los amo chicos!.

A mis padres, a mí tía favorita y a mis dos hermanos por ser parte esencial de mi vida, los amo con todo el corazón.

A Dení Rodríguez, Ivette Ruiz y Edith Ponce por ser infinitamente buenas y maravillosas conmigo, les agradezco el cariño y todo el apoyo que me han brindado. Gracias por convertirse en mi familia, ¡¡¡las quiero mucho!!!.

A todos los compañeros del laboratorio de Ficología (Biodiversidad Marina) por hacer mi estancia más amena y feliz. Gracias especialmente a Nicole y Fernando, por todos los gratos momentos compartidos.

A todos aquellos que están o que ya se fueron pero que de alguna manera cerca o lejos han compartido parte de este proceso.

A la memoria de  
Zoílita, te voy a amar siempre y a extrañar  
cada día del resto de mi vida

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b>	1
<b>ABSTRACT</b>	3
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	5
<b>2. ANTECEDENTES</b>	9
2.1 Historia taxonómica de <i>Gelidium</i>	10
2.2 Herramientas moleculares útiles para la sistemática y la taxonomía de especies de <i>Gelidium</i> en el mundo y en el Pacífico mexicano	15
2.2.1 Estudios de inferencia filogenética	16
2.2.2 Resolución de problemáticas taxonómicas	17
2.2.3 Estudios de variación genética poblacional	20
2.3 Estudios moleculares con especies distribuidas en el Pacífico tropical mexicano	21
2.4 Estudios taxonómicos de <i>Gelidium</i> en México	22
2.5 Organismos marinos en estudios biogeográficos	23
<b>3. JUSTIFICACIÓN</b>	25
<b>4. HIPÓTESIS</b>	29
<b>5. OBJETIVOS</b>	30
<b>6. ÁREA DE ESTUDIO</b>	31
<b>CAPÍTULO I. Inferencia Filogenética</b>	34
<i>Gelidium gonzalezii</i> sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from the Mexican tropical Pacific based on molecular and morphological evidence.	
Morphological and molecular characterization of two species of <i>Gelidium</i> (Gelidiales, Rhodophyta) from Mexico: <i>G. nayaritense</i> sp. nov. and the first record <i>G. sanyaense</i>	
<b>CAPÍTULO II. Análisis poblacional</b>	66
Variación genética poblacional de dos especies de <i>Gelidium</i> J.V. Lamouroux (Gelidiales, Rhodophyta) del Pacífico tropical mexicano	
<b>CAPÍTULO III. Sistemática, taxonomía y biogeografía</b>	84
The genus <i>Gelidium</i> (Gelidiales, Rhodophyta) in Mexico: systematic, taxonomy and biogeography	
<b>7. DISCUSIÓN</b>	154
<b>8. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS</b>	159
<b>9. REFERENCIAS</b>	162
<b>10. ANEXOS</b>	
Anexo 1. Caracteres vegetativos de los morfos de <i>Gelidium pusillum</i> distribuidos en el Pacífico	174

tropical mexicano (López-Gómez, 2001)

Anexo 2. Características vegetativas y reproductivas del talo de <i>Gelidium pusillum</i>	175
Anexo 3. Código para la elaboración de trazos individuales en R	176
Anexo 4. Sitios segregantes entre los haplotipos de <i>Gelidium gonzalezii</i>	177
Anexo 5. Sitios segregantes entre los haplotipos de <i>Gelidium microdentatum</i>	



## **LISTA DE CUADROS**

<b>INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES</b>	32
Cuadro 1. Características de las localidades de muestreo.	
<b>CAPÍTULO I. Inferencia Filogenética</b>	37
<i>Gelidium gonzalezii</i> sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from the Mexican tropical Pacific based on molecular and morphological evidence.	
Table 1. Species, collection sites, GenBank accession numbers and references with which the present work was carried out.	
Table 2. Morphological comparison between <i>Gelidium gonzalezii</i> sp. nov. with closely related species, and those of similar morphology along the Mexican tropical Pacific coast.	41
Morphological and molecular characterization of two species of <i>Gelidium</i> (Gelidiales, Rhodophyta) from Mexico: <i>G. nayaritense</i> sp. nov. and the first record <i>G. sanyaense</i>	51
Table 1. Species, collection sites, GenBank accession numbers and references with which the present work was carried out.	
Table 2. Morphological comparison between <i>Gelidium nayaritense</i> sp. nov. with closely related species, and those of similar morphology along the Mexican tropical Pacific coast	60
<b>CAPÍTULO II. Análisis poblacional</b>	
Cuadro 1. Haplotipos encontrados en la región espaciadora RuBisCo para las poblaciones de <i>Gelidium gonzalezii</i> estudiadas.	73
Cuadro 2. Medidas de diversidad genética para poblaciones de <i>Gelidium gonzalezii</i> basadas en secuencias de la región espaciadora de la RuBisCo.	74
Cuadro 3. Haplotipos encontrados en la región espaciadora RuBisCo para las poblaciones de <i>Gelidium microdentatum</i> estudiadas.	75
Cuadro 4. Medidas de diversidad genética para poblaciones de <i>Gelidium microdentatum</i> basadas en secuencias de la región espaciadora de la RuBisCo.	75
<b>CAPÍTULO III</b>	
Table 1. National and foreign collections (USA) consulted in the present study.	133
Table 2. Names of <i>Gelidium</i> species and varieties registered in the Mexican Pacific and Atlantic, nomenclatural and taxonomic situation.	134
Table 3. Species, collection sites, GenBank accession numbers and references with which the present work was carried out.	141

## **LISTA DE FIGURAS**

<b>INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES</b>	34
Figura 1. Ubicación del área de estudio	
<b>CAPÍTULO I. Análisis filogenético</b>	40
<i>Gelidium gonzalezii</i> sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from the Mexican tropical Pacific based on molecular and morphological evidence.	
Figure 1. Maximum-likelihood tree inferred from <i>rbcL</i> sequences of <i>Gelidium</i> .	
Figure 2. Maximum-likelihood tree inferred from <i>COI-5P</i> sequences of <i>Gelidium</i> .	43
Figure 3. Vegetative features of <i>Gelidium gonzalezii</i> sp.nov.	44
Figure 4. Reproductive features of <i>Gelidium gonzalezii</i> sp. nov.	45
Morphological and molecular characterization of two species of <i>Gelidium</i> (Gelidiales, Rhodophyta) from Mexico: <i>G. nayaritense</i> sp. nov. and the first record <i>G. sanyaense</i>	54
Figure 1. Maximum-likelihood tree inferred from <i>rbcL</i> sequences of <i>Gelidium</i>	
Figure 2. Maximum-likelihood tree inferred from <i>COI-5P</i> sequences of <i>Gelidium</i> .	55
Figure 3. Vegetative features of <i>Gelidium nayaritense</i> sp.nov.	56
Figure 4. Reproductive features of <i>Gelidium nayaritense</i> sp. nov.	57
Figure 5. Vegetative features of <i>Gelidium sanyaense</i> from Mexico.	58
<b>CAPÍTULO II. Análisis poblacional</b>	
Figura 1. Red haplotípica de parsimonia estadística.	72
Figura 2. Red haplotípica de parsimonia estadística.	74
<b>CAPÍTULO III</b>	
Figure 1. Vegetative and reproductive features of <i>Gelidium microdentatum</i> from Mexico.	145
Figure 2. Maximum-likelihood tree inferred from <i>rbcL</i> sequences of <i>Gelidium</i> .	146
Figure 3. Maximum-likelihood tree inferred from <i>COI-5P</i> sequences of <i>Gelidium</i> .	147
Figure 4. Individual tracks of <i>Gelidium</i> species in Mexico. <i>G. americanum</i> – <i>G.decompositum</i> .	148
Figure 5. Individual tracks of <i>Gelidium</i> species in Mexico. <i>G. galapagense</i> – <i>G.microphysa</i>	149
Figure 6. Individual tracks of <i>Gelidium</i> species in Mexico. <i>G. nayaritense</i> – <i>G. refugiense</i>	150
Figure 7. Individual tracks of <i>Gelidium</i> species in Mexico. <i>G. robustum</i> – <i>G. spinosum</i>	151
Figure 8. Atlantic generalized track to <i>Gelidium</i>	152
Figure 9. Transpacific generalized track to <i>Gelidium</i>	152
Figure 10. Amphipacific generalized track to <i>Gelidium</i>	153

## RESUMEN

Las algas del género *Gelidium* son un grupo importante debido su alta representatividad en los litorales del mundo y por poseer cerca de 50 especies con valor económico. En el Pacífico Mexicano se tienen registrados 23 nombres de especies, algunos de los cuales con importantes problemas taxonómicos y nomenclaturales o distribuciones restringidas o muy amplias que las vuelven sujetos de estudio. En el presente trabajo se pretende trabajar con tres especies de *Gelidium*, distribuidas en el Pacífico tropical Mexicano (PTM), *G. microdentatum*, *G. sclerophyllum* y *G. pusillum*. La problemática morfológica presentada por cada una de las especies hace indispensable el uso de información molecular que ha demostrado ser fundamental para la resolución de diversas problemáticas lo que permitirá certificar su identidad taxonómica y establecer la magnitud de la variación genética poblacional, adicionalmente se analizarán los patrones de distribución de las especies válidas de *Gelidium* para México. Se recolectaron muestras de estas especies de *Gelidium* en 22 localidades del Pacífico tropical Mexicano, la mitad de los talos se colocaron en silica gel y el resto se colocó en formaldehído al 4%, las muestras se revisaron morfológicamente, mediante observaciones en microscopio estereoscópico y óptico, para el análisis molecular, se extrajo ADN empleando el método CTAB; se amplificaron los marcadores *rbcL*, *COI-5P* y el interespaciador de la RuBisCo, las secuencias fueron editadas en Bioedit y alineadas en Clustal W, se realizó un análisis de Máxima Verosimilitud en RAXML, de Inferencia Bayesiana en Mr. Bayes y se calcularon las distancias genéticas en MEGA, para el análisis poblacional se calcularon los valores de divergencia haplotídica y nucleotídica en DNASp y se construyeron redes de parsimonia estadística en PopArt. Adicionalmente se llevó a cabo la actualización nomenclatural y taxonómica de todas las especies de *Gelidium* registradas en México haciendo búsquedas en bases de datos y literatura, se construyó una matriz en Excel con los datos de distribución de todas las especies registradas, se construyeron archivos .csv que se corrieron en Rstudio para generar los trazos uindividuales de cada especie, los archivos shape se revisaron en QGIS para la elaboración de trazos generalizados. Los análisis morfológicos indican que los caracteres donde existe mayor variación entre las especies son el tamaño, el patrón de ramificación, la forma de los soros tetrasporangiales y el tamaño de las tetrasporas. Se obtuvieron 24 secuencias para el marcador *rbcL*, 26 para *COI-5P*, 36 del interespaciador de la RuBisCo, de un total de 10 localidades, del resto no fue posible obtener

secuencias moleculares. Los análisis filogenéticos de este estudio resolvieron que los especímenes identificados originalmente como *G. sclerophyllum* se agruparon en un clado distinto al que incluye el holotipo de esta especie y otros especímenes centroamericanos, mientras que las muestras identificadas como *G. pusillum* formaron dos clados distantes al holotipo, las muestras de *G. microdentatum* formaron un clado independiente al del resto de las especies incluidas en la filogenia. Las distancias genéticas a nivel intraespecífico e interespecífico fueron consistentes para determinar junto con la morfología y la filogenia que los especímenes descritos antes como *G. sclerophyllum* son una entidad taxonómica distinta a la que se denominó *G. gonzalezii* sp. nov., mientras que los especímenes determinados como *G. pusillum* representaron dos entidades taxonómicas, la especie nueva *G. nayaritense* sp. nov. y el primer registro para México y para el Pacífico tropical Oriental de *G. sanyaense*, una especie previamente descrita en China, los especímenes de *G. microdentatum* aún requieren ser corroborados con el holotipo. Se encontró una importante relación filogenética entre las especies mexicanas y especies asiáticas como *G. hongaiwanense*, *G. indonesianum*, *G. yangmeikengense* y *G. sentosaense*, información que se corroboró con el análisis de trazos, el cual mostró la formación de tres trazos generalizados, denominados “Trazo Generalizado del Atlántico”, “Trazo Generalizado Anfipacífico” y Trazo Generalizado Transpacífico”, estos dos últimos, muestran un patrón que relaciona a los organismos del Pacífico Mexicano y a localidades de Asia como China, Corea, Japón, Taiwan y Singapur. El presente estudio además actualizó nomenclaturalmente y taxonómicamente a todas las especies mexicanas de *Gelidium*, se encontró un registro de 34 nombres de especies de los cuales 24 son válidos en la actualidad. El análisis poblacional de *G. gonzalezii* y *G. microdentatum*, reveló la presencia de haplotipos y de divergencia nucleotídica entre las poblaciones, no es posible sustentar procesos de estructuración con estos datos ya que se requiere corroboración con otro marcador y más poblaciones. Las especies mexicanas de *Gelidium* requieren de verificación taxonómica principalmente las del Pacífico tropical Mexicano, donde además es necesario explicar los mecanismos que han llevado a la relación entre especies mexicanas y asiáticas, donde una posible explicación podría radicar en la dispersión por rafting e incluso la actividad humana.

**Palabras clave:** algas, biogeografía, divergencia nucleotídica, haplotipos, marcadores moleculares, taxonomía, sistemática, nuevas especies, Pacífico tropical.

## **ABSTRACT**

The algae of the genus *Gelidium* are an important group due to their high representation in the coastlines of the world and because they have about 50 species with economic value. In the Mexican Pacific there are 23 names of species registered, some of which have important taxonomic and nomenclatural problems or restricted or very wide distributions that make them subjects of study. The present study intends to work with three species of *Gelidium*, distributed in the Mexican tropical Pacific (PTM), *G. microdentatum*, *G. sclerophyllum* and *G. pusillum*. The morphological problem presented by each of the species makes it essential to use molecular information that has proven to be fundamental for the resolution of various problems, which will allow to certify their taxonomic identity and establish the magnitude of the population genetic variation, additionally the patterns will be analyzed of distribution of valid *Gelidium* species for all of Mexico. Samples of these *Gelidium* species were collected in 22 locations in the Mexican tropical Pacific, half of the thallus were placed in silica gel and the rest were placed in 4% formaldehyde, the samples were morphologically reviewed, by stereomicroscopic observations and optically microscope, for molecular analysis, DNA was extracted using the CTAB method; the markers *rbcL*, *COI-5P* and the RuBisCo interspace were amplified, the sequences were edited in Bioedit and aligned in Clustal W, a Maximum Likelihood analysis was performed in RAXML, Bayesian Inference analysis in Mr. Bayes and the genetic distances were calculated in MEGA, for the population analysis, the haplotidic and nucleotide divergence values were calculated in DNASp and statistical parsimony networks were constructed in PopArt. Additionally, the nomenclatural and taxonomic update of all the *Gelidium* species was carried out by searching databases and literature, an Excel matrix was constructed with the distribution data of all Mexican species, CVS files were constructed that were run in Rstudio, the shape files were reviewed in QGIS for the elaboration of the generalized tracks. Morphological analyzes indicate that the characters with the greatest variation between species are size, branching pattern, shape of tetrasporangial sori, and size of tetraspores. Twenty-four sequences were obtained for the *rbcL* marker, 26 for *COI-5P*, 36 from the RuBisCo interspace, from a total of 10 localities, from the rest it was not possible to obtain molecular sequences. The phylogenetic analyzes of this study resolved that the specimens originally identified as *G. sclerophyllum* were grouped in a different clade from the one that includes the holotype of this species and other Central American specimens, while the samples identified as *G. pusillum* formed two clades

distant from the holotype of *G. pusillum*, the *G. microdentatum* samples formed an independent clade from the rest of the species included in the phylogeny. Genetic distances at the intraspecific and interspecific levels were consistent to determine along with morphology and phylogeny that the specimens described as *G. sclerophyllum* are a different taxonomic entity from the one named *G. gonzalezii sp. nov.*, while the specimens determined as *G. pusillum* represented two taxonomic entities, the new species *G. nayaritense sp. nov.* and the first record for Mexico and for the eastern tropical Pacific of *G. sanyaense*, a species previously described in China, specimens of *G. microdentatum* still need to be corroborated with the holotype. An important phylogenetic relationship was found between Mexican species and Asian species such as *G. hongaiwanense*, *G. indonesianum*, *G. yangmeikengense* and *G. sentosaense*, information that was corroborated with the analysis of lines, which showed the formation of three generalized lines, called "Generalized Track of the Atlantic", "Generalized Amphipacific Track" and Generalized Trans-Pacific Track ", these last two show a pattern that relates to the Mexican Pacific organisms and to Asian localities such as China, Korea, Japan, Taiwan and Singapore. The present study also updated nomenclaturally and taxonomically all the Mexican species of *Gelidium*, a record of 34 species names was found, of which 24 are currently valid. The population analysis of *G. gonzalezii* and *G. microdentatum* revealed the presence of haplotypes and nucleotide divergence between the populations, it is not possible to support structuring processes with these data since corroboration with another marker and more populations is required. The Mexican species of *Gelidium* require taxonomic verification, mainly those of the Mexican tropical Pacific, where it is also necessary to explain the mechanisms that have led to the relationship between Mexican and Asian species, a possible explanation for this could lie in the dispersal by rafting and even the human activity.

**Keywords:** algae, biogeography, haplotypes, molecular markers, new species, nucleotide divergence, systematics, taxonomy, tropical Pacific.

# VALIDACIÓN TAXONÓMICA Y VARIACIÓN GENÉTICA POBLACIONAL DE TRES ESPECIES DE *Gelidium* J. V. Lamouroux (GELIDIALES, RHODOPHYTA) PRESENTES EN LAS COSTAS DEL PACÍFICO TROPICAL MEXICANO

## 1. INTRODUCCIÓN

El orden Gelidiales (Rhodophyta) contiene 235 especies distribuidas mundialmente, adscritas a 17 géneros de cuatro familias, Gelidiaceae (ocho géneros), Gelidiellaceae (cinco géneros) Ortogoniacodiaceae (dos géneros) y Pterocodiaceae (dos géneros), las cuales representan un recurso económico de importancia a nivel mundial por producir agar-agar de alto valor comercial (Santelices, 1974, 1976, 1977, 1983; Montalva y Santelices, 1981; Oligier y Santelices, 1981; Santelices y Abbott, 1985; Rodríguez *et al.*, 2008; Guiry y Guiry, 2022).

El género *Gelidium* es el más representativo del orden, posee 308 nombres registrados de los cuales 144 se consideran especies válidas, y 50 especies poseen valor comercial (Santelices, 1990; Guiry y Guiry, 2021). Para México se han reconocido 34 nombres de especies para el género (Quiroz-González *et al.*, 2021), seis de los cuales se han registrado para las costas del Pacífico tropical Mexicano, *Gelidium crinale* (Hare ex Turner) Gaillon, *G. galapagense* W.R. Taylor, *G. microdentatum* E.Y. Dawson, *G. mcNabbianum* (E.Y. Dawson) B. Santelices, *G. pusillum* (Stackhouse) Le Jolis y *G. sclerophyllum* W.R. Taylor (Rodríguez *et al.*, 2008; Guiry y Guiry, 2022).

Todas estas especies son perennes, presentan ciclos de vida isomórficos, con talos que no exceden los 2-4 cm, forman pequeños tapetes algales sobre rocas o conchas en la zona intermareal, poseen una coloración similar, una alta variabilidad en su morfología y un significativo grado de similitud entre diferentes especies en algunas etapas de su desarrollo

(Rodríguez, 1989; Rodríguez *et al.*, 1993; Ponce-Márquez, 2010). Esto se debe muy probablemente a las condiciones ambientales a las que están sometidas, como oleaje, mareas y desecación.

En las especies de *Gelidium*, su identificación ha sido notoriamente difícil debido a la similitud morfológica entre especies en etapas juveniles, a la variabilidad al interior de éstas y a la ausencia de los caracteres diagnósticos más importantes que se relacionan con la fase carposporofítica. Particularmente en los casos de *Gelidium microdentatum*, *G. pusillum* y *G. sclerophyllum*, hay antecedentes que permiten definir una problemática taxonómica y sistemática diferente para cada especie relacionada con la amplitud de su distribución geográfica, con la solidez de la definición morfológica de la especie (Rodríguez *et al.*, 2008).

*Gelidium microdentatum* es considerada una especie endémica, que sólo se ha registrado en la Riviera norte de Bahía de Banderas hasta Sayulita en Nayarit; aunque con variabilidad morfológica, cuenta con caracteres diagnósticos prácticamente inconfundibles.

*Gelidium sclerophyllum* posee una distribución relativamente amplia en el Pacífico americano (desde las Esmeraldas, Ecuador hasta Puerto Peñasco en Sonora en el norte del Golfo de California en México) posee caracteres morfológicos diagnósticos relativamente claros, aunque también presenta variabilidad morfológica.

*Gelidium pusillum* es considerada una especie cosmopolita porque el nombre ha sido registrado prácticamente en todas las costas del mundo, tiene una pobre delimitación en sus caracteres ya que presenta una amplísima variación morfológica. Estudios moleculares (Freshwater y Rueness, 1994) indican que el verdadero *G. pusillum* sólo se encuentra en las costas europeas de donde proviene la descripción original; en las costas mexicanas ha sido



registrado en todo el Pacífico, no obstante lo más probable es que ninguno de esos registros corresponda realmente a *G. pusillum*, además en el Pacífico tropical Mexicano se han recuperado hasta cinco morfotipos claramente diferenciados por varios de sus caracteres, registrados para lo que se ha definido como *G. pusillum* en este litoral (López, 2001; Ponce-Márquez, 2010). Aunado a lo anterior, en por lo menos tres de los cinco morfotipos mencionados no se han encontrado estructuras cistocárpicas a pesar de que el esfuerzo de muestreo data de por lo menos 15 años en el Pacífico tropical, razón por la cual se ha sugerido (com. pers. Rodríguez *et al.*, 1999) que estos especímenes puedan pertenecer al género *Capreolia*, descrito por Guiry y Womersley (1993). Dicho género se diferenció de *Gelidium* y *Pterocladia* por la ausencia de la fase carposporofítica; esta reducción en el ciclo de vida es la principal característica que define al género, ya que morfológicamente es prácticamente indistinguible de *Gelidium*. Para especímenes del Pacífico tropical Mexicano no se han desarrollado estudios moleculares y los estudios que se han llevado a cabo con especies de estos dos géneros (Boo *et al.*, 2014) no han incluido ejemplares de esta región.

La taxonomía asistida molecularmente (Cianciola *et al.*, 2010) ha ayudado a clarificar el conocimiento sistemático, ya que permite una mejor comprensión de las relaciones entre grupos cuyos individuos son muy difíciles de identificar debido a la convergencia evolutiva y/o a la influencia del ambiente sobre la expresión fenotípica (Núñez-Reséndiz *et al.*, 2015). Muchos problemas entre las especies del género *Gelidium* se han resuelto recientemente con el apoyo de técnicas moleculares, como la identificación de especies (Boo *et al.*, 2016 a, b, c), la inferencia filogenética (Sohrabipoor, 2013) y el conocimiento de su variación genética (Kim *et al.*, 2012). Particularmente, los estudios de diversidad genética constituyen un componente fundamental de la biodiversidad que cuantifica la magnitud de la variabilidad

genética al interior de las poblaciones de una especie, y que, a través de las medidas de diversidad genética, han contribuido a la comprensión de la naturaleza de las fuerzas evolutivas que actúan sobre los patrones de variación genética y la historia evolutiva de las especies (Yow *et al.*, 2011).

En México, no se han llevado a cabo estudios que evalúen la diversidad genética de algas Gelidiales, ni que desarrollen inferencias filogenéticas con excepción del estudio de Ponce-Márquez (2010), esto a pesar del impacto que estos estudios han tenido para la sistemática y taxonomía de estas algas y que han demostrado su eficiencia en la resolución de problemáticas taxonómicas.

Aunado a esto se desconocen totalmente los patrones de distribución geográfica de *Gelidium* en México, únicamente en el trabajo de Boo *et al.* (2013) se indican algunos patrones y explicaciones para la distribución especies de *Gelidium* de otras regiones del mundo.

Este estudio busca conocer el estatus taxonómico de las poblaciones de *G. microdentatum*, *G. pusillum* y *G. sclerophyllum* del Pacífico tropical Mexicano, además de describir la variación genética intraespecífica empleando la información brindada por las secuencias de ADN y su correlación con la morfología, así como los patrones de distribución geográfica de las especies mexicanas mediante un análisis de trazos, dando de esta manera un nuevo enfoque al conocimiento de este grupo de macroalgas.

## **2. ANTECEDENTES**

Desde el establecimiento del orden Gelidiales por Kylin en 1923 hasta la fecha, su taxonomía ha sido cuestionada y ha sufrido diversas modificaciones en todas sus categorías taxonómicas. Inclusive el orden fue criticado (Ponce-Márquez, 2010) pero actualmente está aceptado gracias a las contribuciones de diversos autores (Rodríguez, 1989; Santelices, 1990; Freshwater, 1993; Rodríguez *et al.*, 2008). A nivel de géneros la problemática taxonómica también ha persistido por la ausencia de criterios claros de delimitación entre estos (Norris, 1992).

Uno de los géneros más representativos dentro del orden Gelidiales es *Gelidium* cuya distinción del género *Pterocladia* derivó en una intensa búsqueda de caracteres principalmente vegetativos para la segregación de estos géneros, que abarcó las últimas décadas del siglo XX (Rodríguez y Santelices, 1987, 1988; Rodríguez, 1989; Rodríguez y Santelices, 1996; Santelices, 1991a, b). Esto debido a que los límites intergenéricos se habían basado tradicionalmente en la estructura cistocárpica, misma que es poco frecuente y en muchos casos desconocida, aunado a su semejanza morfológica externa (Ponce-Márquez, 2010).

Además, al interior de *Gelidium* se presentan problemas de delimitación específica debido a la gran similitud morfológica de los talos y a la importante variación morfológica entre distintas poblaciones, mismos que han sido señalados por diversos autores (López, 2001; Rodríguez *et al.*, 2008; Ponce-Márquez, 2010, entre otros).

## 2.1 Historia taxonómica de *Gelidium*

Desde su descripción original, *Gelidium* fue caracterizado por su color rojo o rojo guinda, aunque la coloración puede variar dependiendo de los regímenes de luz. Algunas especies forman talos con frondas erectas y ejes postrados con ramificación variable, con una fase tetrasporofítica, una fase gametofítica y una fase carposporofítica contenida en cistocarpos biloculares. Para 1851, Agardh detectó en algunas especies del género ausencia de dos cámaras cistocárpicas, erigiendo bajo este criterio a *Pterocladia*, que cobró validez taxonómica posteriormente (Gardner, 1927; Okamura, 1934; Feldmann y Hamel 1936; Taylor, 1938; Dawson, 1953; Dixon, 1958). Fan (1961) hizo la revisión del orden Gelidiales, usando la morfología vegetativa y reproductiva y las características de la estructura y el desarrollo del cistocarpo de los diferentes géneros incluidos en la época en Gelidiaceae (*Acanthopeltis*, *Beckerella*, *Gelidium*, *Pterocladia*, *Suhria* y *Yatabella*), se distinguieron claramente los dos tipos de desarrollo cistocárpico por el número de sus cámaras, la ausencia o presencia de agregación carposporangial y la posición y número de ostíolos sobre la superficie cistocárpica, el tipo *Pterocladia* y el tipo *Gelidium* definido con dos lóculos originales y un ostiolo por lóculo. Sin embargo, a pesar del valor taxonómico del cistocarpo, la escasez de estos talos en las poblaciones limitó el uso del carácter para distinguir a ambos géneros, retomándose una búsqueda de caracteres vegetativos para la distinción de éstos (Rodríguez *et al.*, 2008).

Varios fueron los caracteres vegetativos considerados para la diferenciación de los dos géneros: la abundancia y distribución de los filamentos rizoidales, las diferencias en forma y disposición de las células medulares (Okamura, 1934), la forma de la base de las ramas laterales (Stewart, 1968) así como los pelos unicelulares de la superficie del talo de algunas especies, producidos por las células corticales superficiales (Akatsuka, 1978).

Okamura (1934) observó diferencias en la distribución de los filamentos rizoidales, encontró que en *Pterocladia* podían ser densos o escasos con distribución únicamente en la zona central de la médula, mientras que en *Gelidium* eran abundantes y se encontraban en la zona cortical y medular. Posteriormente, Dixon (1958) observó que la estructura interna de *Gelidium* cambia durante su ciclo de vida y Stewart (1968) encontró variaciones importantes entre especies de *Pterocladia* de California; tiempo después Felicini y Perrone (1986) utilizando luz polarizada (Nomarski) encontraron que la distribución y abundancia de los filamentos rizoidales variaba ampliamente a lo largo del talo, rechazando el carácter como criterio de segregación, como había sido propuesto por Santelices (1976, 1977).

Okamura (1934) afirmó también, que existían diferencias entre las células medulares de ambos géneros, para *Gelidium* éstas fueron descritas en sección transversal, como redondeadas o elípticas con algunos espacios intercelulares y rizoides, mientras que en *Pterocladia* eran angulares y con paredes más delgadas y sin espacios intercelulares; pero sólo Loomis (1949) validó la propuesta. Rodríguez y Santelices (1996) analizaron la estructura medular en 21 especies de *Gelidium* y *Pterocladia*, revelando la existencia de seis patrones de esta estructura, caracterizados por la organización del tejido medular y los cambios en las dimensiones celulares hasta 500  $\mu\text{m}$  abajo del ápice, producto del crecimiento normal de las frondas. Aunque estos caracteres agrupan especies con una clara tendencia hacia la diferenciación entre las especies de *Gelidium* y de *Pterocladia* como se había propuesto anteriormente (Rodríguez y Santelices, 1988), no se consideró un carácter de segregación intergenérica suficientemente robusto.

Por otro lado, Stewart (1976) sugirió la separación de los géneros usando la forma de la base de las ramas laterales, pues en *Gelidium* se presenta una curvatura y en *Pterocladia* no se observa. Rodríguez y Santelices (1987) evaluaron este carácter en cinco especies de

*Pterocladia* y 19 especies de *Gelidium*, encontraron que aunque la mayoría de las especies de *Gelidium* incluidas tenían ramas basalmente curvadas, algunas poblaciones, por ejemplo, de *G. pusillum* o *G. japonicum* (Harvey) Okamura, carecían de este carácter, mientras que en *Pteroclatiella capillacea* (S.G.Gmelin) Santelices & Hommersand (antes *Pterocladia capillacea*) no se encontraban ramas curvadas basalmente, pero en *P. bulbosa* (N.H.Loomis) Santelices (antes *Pterocladia bulbosa*) y *P. caerulescens* (Kützing) Santelices & Hommersand (antes *Pterocladia caerulescens*) sí, concluyendo que este carácter no era confiable para la segregación taxonómica.

Entre 1970 y 1980 Akatsuka sugirió que la forma, tamaño y disposición superficial de las células corticales permitían la separación de los géneros *Gelidium* y *Pterocladia* en especies japonesas; en 1981 encontró que las células corticales en *Gelidium* eran ovoides, elípticas y poligonales con bordes redondeados y dispuestas irregularmente, en tanto que en *Pterocladia* las células eran ovoides, piriformes o elípticas con bordes alargados y muy cercanos, Rodríguez y Santelices (1988), mostraron que se distribuyen en líneas paralelas al eje de la fronda y que el carácter tiene mayor constancia en las porciones basales del talo, validando parcialmente la propuesta.

La morfología del ápice de frondas y ramas fue analizada por Rodríguez y Santelices (1987) ellos emplearon 19 especies de *Gelidium* y cinco especies de *Pterocladia*; se reconocieron 10 tipos de ápices diferentes, ocho para las especies de *Gelidium* y dos para *Pterocladia*, pero con dos especies de *Pterocladia* con ápices tipo *Gelidium*. Posteriormente, intentando entender el origen de la morfología apical, se analizó el comportamiento del ápice a lo largo del desarrollo ontogenético en dos especies (Rodríguez y Santelices ,1995). Se demostró que posterior a la germinación ambas especies presentan una morfología apical idéntica que se va diferenciado durante el crecimiento está hasta alcanzar la forma típica de

la especie, sin embargo, esta forma también se ve afectada en el tiempo por los cambios estacionales y la presión de herbivoría, produciendo que la célula apical y las iniciales laterales estén en actividad constante pero diferenciada, manteniendo a la morfología apical en permanente cambio y oscilando entre varios de los tipos descritos, sugiriendo diferentes patrones de crecimiento. Esos patrones fueron reconstruidos a partir de la secuencia ontogenética de las etapas morfológicas y la regeneración del ápice con un enfoque arquitectónico (Rodríguez y Collado-Vides, 1996), se construyeron modelos basados en el patrón de crecimiento, especialización de laterales, simetría, dominancia apical y ritmo de crecimiento apical y lateral. Esos modelos permiten una evaluación formal de las diferencias apicales entre especies, sin embargo, llevaron a concluir que la morfología apical es un carácter muy dinámico difícil de aplicar de forma rígida en la segregación de los géneros.

Ante los resultados no totalmente conclusivos sobre caracteres vegetativos útiles en la segregación y a partir de hallazgos hechos por Fan (1961) pero no estimados en toda su amplitud sobre la ontogenia cistocárpica en *Pterocladia lindaueri* (ahora *Pterocradiella capillaceae*), donde el desarrollo comienza con dos cámaras y posteriormente una de ellas colapsa, Santelices (1991 a) realiza estudios en especies de ambos géneros y reconoce tres tipos de cistocarpos: dos cámaras, una cámara y dos cámaras iniciales y una final, la tercera opción condujo a definir el género *Pterocradiella* (Santelices y Hommersand, 1997) para especies hasta entonces adscritas a *Pterocladia*.

El desarrollo ontogenético también ha ofrecido otros caracteres útiles para la taxonomía de las especies de Gelidiales. Tal es el caso de la readscripción de especímenes considerados como *Gelidium pusillum* a un nuevo género, *Capreolia* Guiry & Womersley, caracterizado por la ausencia de la fase cistocárpica, reduciendo el ciclo de vida, solo con *Capreolia implexa* Guiry & Womersley, para la región de Australasia y posteriormente para

Chile (Boo *et al.*, 2013), separándolo de *Gelidium* a pesar de sus grandes similitudes en la morfología vegetativa, demostrándose la relevancia de las estructuras reproductivas en la taxonomía del grupo.

Actualmente, se reconocen como *Gelidium* a aquellos especímenes con talos estoloníferos o con discos de fijación, de ejes cilíndricos y ejes erectos de cilíndricos a aplanados con ramificación variada y generalmente dística, en corte transversal con corteza y médula de varias capas de células, las corticales pequeñas y redondeadas y las medulares grandes y globosas; entremezclados con éstas hay filamentos rizoidales que varían en abundancia y distribución. Las estructuras reproductivas tetrasporangiales se encuentran en ramas especializadas o en los ápices, mientras que las estructuras cistocárpicas se encuentran en los extremos distales de las ramas, los cistocarpos son biloculares con uno o varios ostiolos por superficie (Rodríguez *et al.*, 2008).

Las especies dentro del género se reconocen por múltiples caracteres: tipo de ejes, altura de las frondas, patrón de ramificación, abundancia de las ramas, forma de las ramas tetraspóricas y cistocárpicas, agregación de tetrasporangios, entre otros (Rodríguez, 1989; Ponce-Márquez, 2010). También se presentan problemas de delimitación entre especies por la similitud morfológica entre los talos, en algún momento de su desarrollo ontogenético. Ante la confiabilidad parcial de los caracteres morfológicos (vegetativos y reproductivos) para segregar a *Gelidium*, *Pterocladia* y *Pterocladiella*, así como la variabilidad de los caracteres para la delimitación de las especies, el uso de otras herramientas que complementen y/o aclaren los diferentes conflictos ha sido una solución.



## **2.2 Herramientas moleculares útiles para la sistemática y la taxonomía de especies de *Gelidium* en el mundo y en el Pacífico Mexicano**

En Gelidiales, así como en otros taxones las características morfológicas se tornan en ocasiones ambiguas, se vuelven insuficientes para delimitar adecuadamente los géneros o las categorías infragenéricas, ocasionando constantes dudas e inconsistencias taxonómicas y nomenclaturales (Santelices, 1990; Millar y Freshwater, 2005; Tronchin y Freshwater, 2007). Así, la biología molecular se ha convertido progresivamente en un instrumento útil en la ficología, para la delimitación de especies, la inferencia filogenética y más recientemente el conocimiento de procesos evolutivos al interior de las poblaciones empleando la genética poblacional (Leliart *et al.*, 2014) pero el empleo combinado de métodos morfológicos junto con técnicas moleculares ha demostrado ser la mejor solución, para la identificación de especies, la correcta asignación de nombres o taxones ambiguos, mostrando mayor claridad en los límites entre las especies, principalmente en aquellas que son crípticas o pseudocrípticas, ha permitido el desarrollo de inferencias filogenéticas e incluso se ha podido conocer la variación genética entre poblaciones geográficamente distantes (Tronchin *et al.*, 2002; Kim *et al.*, 2011; Kim *et al.*, 2012; Boo *et al.*, 2013; Sohrabipoor 2013; Boo *et al.*, 2016a).

Desde la década de los 1990 se han llevado a cabo varios estudios en especies de *Gelidium* empleando distintos marcadores moleculares (*rbcL*, *psaA*, *psbA*, 5.8S rRNA, 18S rRNA, 28S rRNA, LSU, RAPDS, isoenzimas, región espaciadora de la RuBisCo, gen mitocondrial *Cox1*, *CesA*) y más recientemente comparando el genoma mitocondrial, para resolver problemas a niveles inter e intraespecíficos en estudios con distintos enfoques (Freshwater y Rueness, 1994; Bouza *et al.*, 2006; Freshwater *et al.*, 2010; Boo *et al.*, 2012; Boo *et al.*, 2016 a, b, c).

### 2.2.1 Estudios de inferencia filogenética

La finalidad de los análisis filogenéticos es estimar una relación que muestre la historia evolutiva del grupo taxonómico de estudio. Es decir, el objetivo final es un árbol filogenético que sea reflejo del proceso de evolución donde las entidades biológicas son el resultado de descendencia con modificación entre especies ancestrales y descendientes (Peña, 2011).

Freshwater y Rueness (1994) determinaron la relación filogenética entre especies de *Gelidium* basándose en las secuencias del marcador cloroplastídico *rbcL*, concluyeron que sólo los especímenes europeos debían considerarse como *G. pusillum* sugiriendo que los especímenes asignados a esta especie en el resto del mundo, principalmente en zonas tropicales, requerían una revisión taxonómica exhaustiva. Freshwater *et al.*, (1995), desarrollaron un análisis de parsimonia de secuencias de *rbcL*, a partir del cual propusieron una hipótesis filogenética con *Gelidium* y varios otros taxones de Gelidiales, encontrando que en el género hay varios complejos de especies y que no es un clado monofilético.

Bailey y Freshwater (1997), en un estudio sistemático molecular del orden Gelidiales (16 especies), con los genes *rbcL* y SSU, nuevamente constataron que *Gelidium* no es monofilético, concluyeron, además que *rbcL* presenta mayor tasa de cambio que SSU. Al conjuntar la evidencia molecular y morfológica sugirieron que el origen y quizás, la diversificación de los linajes principales de las especies de Gelidiales, se correlacionan con distintas características, independientemente del desarrollo carposporofítico.

Kim y Boo (2012) emplearon el marcador *rbcL* y el marcador mitocondrial *Cox 1*, analizaron las relaciones filogenéticas de dos especies consideradas cosmopolitas, *Gelidium pusillum* y *G. crinale* usando especímenes del Este de Asia, Australia, Europa y Norteamérica. Detectaron 19 haplotipos para *G. crinale* con amplia distribución geográfica,

identificaron que esta especie es grupo hermano de *G. coulteri* Harvey y *G. capense* (S.G. Gmelin) P.C. Silva. Para *G. pusillum* reconocieron una distribución restringida a Europa y a la zona atlántica de América del Norte, y sugirieron que la identificación de esta especie debía ser revalorada.

Para redefinir las similitudes morfológicas entre *Gelidium allanii* V.J. Chapman y *G. koshikianum* S. Shimada, H. Horiguchi & M. Masuda de Corea, junto con *G. johnstonii* Setchell & N.L. Gardner de México, Boo *et al.*, (2014b) realizaron análisis filogenético con *Cox 1* y *rbcL* y encontraron mínima variación genética entre las tres especies, reconocieron una sola especie válida que fue *G. johnstonii* con distribución en el Pacífico, sugirieron que su dispersión a tan grandes distancias es resultado de agentes antropogénicos.

Por otra parte, fue comprobada la monofilia de las tres familias (Gelidiaceae, Gelidiellaceae, y Pterocladaceae (Gelidiales), analizando cinco genes (*CesA*, *p psA*, *psbA*, *rbcL* y *cox1*), además, con un cuarto clado propusieron una familia y un género nuevos (Ortogonocladaceae, *Ortogonocladia* sp.) donde se incluyeron a *Aphanta* y especies previamente descritas como *Gelidium* y *Pterocladia* (*G. madagascariense* Andriamampandry y *P. rectangularis* (A.H.S. Lucas) Womersley & Guiry) (Boo *et al.*, 2016b).

### **2.2.2 Resolución de problemáticas taxonómicas**

Thomas y Freshwater (1999), analizaron especies de Gelidiales del Caribe y de Costa Rica, usando *rbcL* y SSU combinados con atributos morfológicos. A partir de colecciones biológicas revisaron y certificaron la identidad taxonómica de dos especies dudosas debido a similitudes morfológicas con otras especies, *Gelidium microdonticum* W.R. Taylor y *G. floridanum* W.R. Taylor, para la primera corroboraron que los especímenes pertenecían a *G. microdonticum* y no a *G. microdentatum* (una especie exclusiva del Pacífico Mexicano) con

la que se presenta amplia similitud morfológica, registraron por primera vez a *G. floridanum* para Costa Rica y establecieron una discontinuidad genética entre estos especímenes con los del Caribe y el Atlántico Occidental.

Tronchin *et al.* (2002) con un análisis de caracteres morfológicos y de secuencias del marcador *rbcL* evaluaron a *Onikusa* y *Suhria* vs. *Gelidium* (Gelidiales), a pesar de que se resolvieron clados separados de los tres géneros, las diferencias no alcanzaron para mantenerlos como géneros diferentes y por el momento *Gelidium* resultó ser parafilético, con la reversión de *S. vittata* (Linnaeus) Endlicher, *O. pristoides* (Turner) Akatsuka y *O. japonica* (Harvey) Akatsuka al género *Gelidium*, con las nuevas combinaciones, *Gelidium vittatum* (Linnaeus) Kützing forma *laceratum* (Grunow) D.W. Freshwater y *Gelidium foliaceum* (Okamura) E.M. Tronchin.

Freshwater *et al.* (2010) evaluaron la utilidad del gen *cox1* para la delimitación de especies de Gelidiales y lo compararon con *rbcL*, encontrando solución entre especies muy cercanas y el reconocimiento de una especie críptica en *Pterocliadiella caerulea* describiéndola como *Pterocliadiella australafricanensis* E.M. Tronchin & D.W. Freshwater, finalmente destacan la importancia del código de barras y de la inclusión de *Gelidium* en el mismo.

Derivado de la resolución de problemas taxonómicas, en muchas ocasiones se proponen especies nuevas sustentadas en la información proporcionada por el ADN y por los caracteres morfológicos, en el caso de *Gelidium* esto ha derivado en una serie de especies nuevas a partir del uso de herramientas moleculares.

Lin *et al.*, (2018) empleando marcadores cloroplastídicos y mitocondriales hicieron una evaluación de material recolectado e identificado en distintos muestreos como *Gelidium divaricatum* G. Martens para las costas de Hong Kong, localidad tipo de la especie de acuerdo

con Martens (1866), con la intención de resolver la ausencia de material tipo (solo hay una ilustración) y certificar la identidad taxonómica de la especie. Se reconocieron tres linajes distintos contenidos en la especie, uno de ellos coincidiendo con la ilustración de Martens (1866) validando así la existencia de *G. divaricatum*, otro unido a *G. millarianum* G.H. Boo, Hughey, K.A. Miller & S.M. Boo, especie registrada previamente solo para Australia, representando un nuevo registro para Hong Kong y Taiwán. El tercer clado se unió a *Gelidiophycus* género descrito por Boo *et al.* (2013), lo que derivó en la propuesta de una especie nueva, *Gelidiophycus honkongensis* S.M. Lin y L.C. Liu.

Empleando información molecular (*rbcL*, *cox1*, SSU, ITS) e integrando ésta con la morfológica, Shimada *et al.*, (2000) describieron dos nuevas especies para Japón usando especímenes recolectados y de cultivo, *Gelidium tenuifolium* Shimada, Horiguchi et Masuda y *G. koshikianum* Shimada, Horiguchi et Masuda. Tronchin y Freshwater (2007) propusieron a *Gelidium profundum* Tronchin & Freshwater para las costas africanas. Kim *et al.*, (2011) en Corea describieron a *G. eucorneum* K.M. Kim, I.K. Hwang, J.K. Park & S.M. Boo. Boo *et al.* (2016a) describieron a *G. sentosaense* G.H. Boo, Y. Cai y S.M. Boo, para Singapur. En este mismo año, utilizando mitogenomas Boo *et al.*, (2016b) dieron a conocer a *G. millarianum*, basados en material previamente identificado como *G. isabelae* W.R. Taylor (Millar y Freshwater, 2014), especie de la cual se segregó molecularmente.

Recientemente, nuevas especies se han propuesto usando también *rbcL* y *Cox1*, *Gelidium calidum* Jamas, Iha & Fuji para las costas de Brasil (Jamas *et al.*, 2017), *G. tsengii* K.-C.Fan y *G. honghaiwanense* G.C.Wang & X.L.Wang para las costas de China (Wang *et al.*, 2017), *G. yangmeikengense* G.C.Wang & X.L.Wang para las costas de China también (Wang *et al.*, 2018), *G. guimaraesiae* Brunelli, Milstein, Boo & M.T.Fujii y *G. brasiliense* Brunelli, Boo & M.T.Fujii (Brunelli *et al.* 2019a, 2019b) descritas para Brasil, así como *G.*

*kathyanniae* G.H.Boo & Hughey y *G. gabrielsonii* Hughey & G.H.Boo que fueron propuestas para las costas de California por Boo y Hughey (2019), *G. carolinianum* C.Perrone, D.W.Freshwater, A.Bottalico, G.H.Boo & S.M.Boo para Estados Unidos y *G. adriaticum* C.Perrone, A.Bottalico, G.H.Boo & S.M.Boo G.H.Boo & K.M.Kim para el Mar Mediterráneo (Perrone *et al.*, 2019) y finalmente *G. palmatum* una nueva especie descrita para Corea (Boo y Kim, 2020).

### **2.2.3 Estudios de variación genética poblacional**

La genética de poblaciones estudia la cantidad y naturaleza de la variación genética en y entre las poblaciones que conforman a una especie, los procesos por los cuales se originan y los factores que alteran los patrones de esta variación (Caujapé-Castells, 2006). Bouza *et al.* (2006) utilizando RAPD's analizaron la estructura genética de las poblaciones naturales de *Gelidium canariense* (Grunow) Seoane-Camba ex Haroun, Gil-Rodríguez, Díaz de Castro & Prud'homme en las Islas Canarias, detectaron alto nivel de polimorfismo y un alto nivel de diferenciación genética entre sus poblaciones debido al aislamiento de las islas por distancia. En Corea, Kim *et al.*, (2012) basados en *Cox1*, detectaron la estructura genética al interior de las poblaciones y la distribución haplotípica de *G. elegans* Kützing, registraron 34 haplotipos, revelaron una separación profunda entre las poblaciones del Pacífico de Japón y el resto de las poblaciones.

Brunelli (2017) desarrolló un estudio filogeográfico con poblaciones de *Gelidium floridanum* W.R. Taylor y *G. lineare* Iha & Freshwater, empleó cinco marcadores moleculares *rbcL-3P*, *rbcL*, *COI-5P*, *cox1* y *cox2-3*, en especímenes de Brasil, Cuba, Italia, Portugal y Venezuela, sumando 295 muestras. Concluyó que *G. lineare* tuvo la mayor variación genética para todos los marcadores manejados, mientras que en las otras especies esta variación no fue tan notoria o estuvo ausente entre las poblaciones brasileñas. Al

comparar las secuencias de las poblaciones brasileñas con los especímenes disponibles de otras localidades, la diversidad intraespecífica fue mayor, sugiriendo la existencia de barreras biogeográficas entre estas poblaciones.

La gran mayoría de los trabajos que usan herramientas moleculares y morfológicas se refieren a especies europeas, asiáticas y americanas de la región atlántica principalmente, y es escaso el material proveniente del Pacífico y casi nulo de las costas de México, por lo que es un campo abierto y muy necesario para resolver la situación de las especies mexicanas.

### **2.3 Estudios moleculares con especies distribuidas en el Pacífico tropical Mexicano**

Boo *et al.*, (2016b) obtuvieron el mitogenoma de especies de *Gelidium*, además de la inferencia filogenética con los marcadores *rbcL* y *cox1*, logrando certificar taxonómicamente distintas especies incluyendo algunas registradas también en el Pacífico Mexicano (*G. crinale* f. *luxurians* Collins, *G. galapagense*, *G. sclerophyllum*, *G. sinicola* N.L. Gardner), aunque dicho estudio no empleó material mexicano como tal. Se hicieron reasignaciones y cambios nomenclaturales basados en las comparaciones de las secuencias de *rbcL* y *cox 1* obtenidas de los holotipos y de otros especímenes analizados, como resultado *G. crinale* f. *luxurians* registrada en el Pacífico Mexicano norte fue reasignada como *Pterocliadiella luxurians* (Collins) Boo & Miller, *G. musciforme* (W.R.Taylor) Santelices fue reasignada al género *Pterocliadiella* y *G. sinicola* se considera actualmente un sinónimo de *G. coulterii*. Wang *et al.* (2017), con material asiático de *Gelidium johnstonii* y de *G. tsengii*, especies relacionadas morfológicamente, encontraron identidad molecular entre ambas especies y propusieron a *G. tsengii* como sinónimo de *G. johnstonii* de acuerdo con el principio de prioridad de publicación.

Ponce-Márquez evaluó la diversidad genética de *Gelidium galapagense*, *G. microdentatum*, *G. pusillum* y *G. sclerophyllum* empleando RAPD's y el interespaciador de la RuBisCo, señaló que se trata de entidades taxonómicas distintas.

#### **2.4 Estudios taxonómicos de *Gelidium* en México**

En México, los estudios respecto a las especies *Gelidium*, se han remitido principalmente al uso de la morfología, Rodríguez (1989) llevó a cabo un estudio florístico de las Gelidiales del Pacífico, desarrolló un análisis morfológico exhaustivo con las especies reportadas de los géneros *Pterocladia*, *Pterocradiella* y *Gelidium*. En ejemplares de *G. sclerophyllum* del Pacífico tropical Mexicano, Rodríguez y Rivas (1997) llevaron a cabo la evaluación de caracteres para la segregación intergenérica. En 2001, López desarrolló un estudio sobre la variabilidad fenotípica y las implicaciones taxonómicas en *G. pusillum* de una localidad del estado de Guerrero. Destacó la formación de seis grupos morfológicos, demostrando la alta variabilidad morfológica de esta especie. Mientras que Rodríguez *et al.* (2008) elaboraron una descripción detallada de las especies de todos los géneros de Gelidiales presentes en el Pacífico Mexicano, reubicándolas dentro de las propuestas más actualizadas hasta su fecha. Un año más tarde, Ponce-Márquez *et al.* (2009) desarrollaron un estudio citogenético en las poblaciones mexicanas de *G. sclerophyllum*. Posteriormente, Ponce-Márquez (2010) llevó a cabo un estudio sobre la variación genética inter e intra específica en las especies del género *Gelidium* (*G. crinale*, *G. galapagense*, *G. microdentatum*, *G. musciforme*, *G. pusillum* y *G. sclerophyllum*) distribuidas en el Pacífico tropical Mexicano, desarrolló un estudio citogenético, así como un análisis molecular empleando RAPD's y la región interespaciadora de la RuBisCo.



Hasta el momento no se han desarrollado en México estudios de especies de *Gelidium* usando genes como *rbcL* y *cox1*, tal como se han empleado en otros trabajos recientes (Freshwater *et al.*, 2010; Kim *et al.*, 2012; Sohrabipoor, 2013; Boo *et al.*, 2016 a, b, c). Además en México, no existen estudios de la variación genética en poblaciones de Gelidiales, únicamente se han desarrollado algunos trabajos respecto a la diversidad genética de poblaciones algales de otros órdenes con material mexicano, *Colpomenia claytoniae* S.M.Boo, K.M.Lee, G.Y.Cho & W.Nelson (Boo *et al.*, 2011) con material procedente de Baja California, en *Gracilaria parvispora* I.A.Abbot (García-Rodríguez *et al.*, 2013) para el Pacífico Norte y más recientemente con *Hydropuntia cornea* (J.Agardh) M.J.Wynne e *Husneoides* (C.Agardh) Gurgel & Fredericq (Núñez-Reséndiz *et al.*, 2015) para el Golfo de México y Caribe Mexicano.

## **2.5 Organismos marinos en estudios biogeográficos**

Los estudios para conocer los patrones de distribución geográfica de organismos marinos son mucho menores en comparación con los estudios realizados con organismos terrestres. Este tipo de trabajos se han realizado en diferentes grupos como corales, crustáceos, equinodermos, esponjas, mamíferos, peces, poliquetos y tiburones (Barnwell y Truman, 1984; Reyes-Bonilla y Cruz-Piñón, 2000; Aguilar-Aguilar y Contreras-Medina, 2001; Cavallcanti y Gallo, 2008; Celis-Villalba, 2009; Espinosa *et al.*, 2009; Vega *et al.*, 2012; Martínez-Melo *et al.*, 2014; Reuscher y Shirley, 2014). Para las macroalgas se han llevado algunos estudios recientemente en México (Vilchis *et al.*, 2018; Hernández *et al.*, 2022).

La Panbiogeografía se utiliza para proponer hipótesis de homología mediante la superposición de trazos individuales que generan trazos generalizados y la identificación de nodos a partir de una historia biogeográfica común (Morrone, 2004). Este enfoque enfatiza la dimensión espacial o geográfica de la biodiversidad, con lo que es posible comprender los patrones y procesos evolutivos (Craw *et al.*, 1999). El análisis de trazos se basa principalmente en la vicarianza como un proceso que forma los patrones de distribución geográfica de la biota (Escalante *et al.*, 2018). Este análisis se constituye de tres partes esenciales: a) los trazos individuales, b) los trazos generalizados y c) los nodos panbiogeográficos (Morrone *et al.*, 2010). Hasta el momento este enfoque no se ha aplicado con especies de algas marinas del género *Gelidium*.

### **3. JUSTIFICACIÓN**

Las algas Gelidiales, particularmente el género *Gelidium* representan un componente importante de los litorales mexicanos, sus especies se registran de manera habitual en los inventarios florísticos. A lo largo de la historia de la ficología mexicana, se han reconocido distintas especies en las costas del Pacífico tropical Mexicano (Dawson, 1953; Dawson, 1960; Rodríguez, 1989; González-González *et al.*, 1996). El conocimiento que se tiene en el país se ha enfocado a su morfología, a establecer el grado de la variación de esta y los límites en la distribución de las especies. Sin embargo, a pesar del incesante trabajo llevado a cabo por varios autores (Rodríguez, 1989; Rodríguez y Rivas, 1996; López, 2001; Rodríguez *et al.*, 2008; Ponce-Márquez *et al.*, 2009; Ponce-Márquez, 2010), existen preguntas sin resolver respecto a algunas especies, tal es el caso de *G. microdentatum*, *G. pusillum* y *G. sclerophyllum*, mismas que se distribuyen en la costa del Pacífico tropical Mexicano.

*Gelidium microdentatum* fue descrita por Dawson (1960) para la costa de Nayarit cuya distribución se extiende al estado de Jalisco, posee como característica morfológica distintiva la presencia de dientes en los márgenes del talo, sin embargo, se han registrado importantes variaciones en los patrones de ramificación y el tamaño de los talos de distintas poblaciones (Rodríguez, 1989; Rodríguez *et al.*, 2008). Además, durante mucho tiempo se pensó que la especie únicamente se restringía a las costas de Nayarit y Jalisco considerándose endémica para esta zona, sin embargo, un único registro en Oaxaca (Mateo-Cid y Mendoza-González, 1997) ha generado dudas respecto a su distribución real ya que nunca se le ha registrado en los estados que conectan a estas dos zonas del Pacífico tropical Mexicano (Colima, Michoacán y Guerrero). Se abren una serie de cuestionamientos respecto a las poblaciones de *G. microdentatum*, no se sabe si la variación morfológica observada corresponde a

plasticidad fenotípica o sí también existen cambios a nivel genético, mientras que por otro lado existen importantes dudas respecto a lo que ocurre con las poblaciones de Nayarit y Jalisco en términos de la variación genética entre estas poblaciones tan cercanas, se desconoce si son iguales o distintas en términos genéticos.

Por su parte, *Gelidium sclerophyllum* fue descrita por Taylor para las Esmeraldas en Ecuador su distribución se ha registrado hasta Puerto Peñasco en Sonora (Rodríguez *et al.*, 2008), presenta caracteres morfológicos diagnósticos distintivos pero con variabilidad morfológica registrada entre ejemplares, esto de acuerdo con Rodríguez (1989), Rodríguez *et al.*, (2008), Ponce-Márquez (2010), así, al igual que con *G. microdentatum*, se desconoce si esta variación en la morfología responde a las distintas condiciones ambientales donde se desarrollan las poblaciones de *G. sclerophyllum* o si en realidad se trata de variaciones a nivel genético que pudieran dar cuenta incluso de especies nuevas. Es importante definir esto y si existe, el grado de la variación a nivel genético.

Durante mucho tiempo todos aquellos especímenes que no concordaban con las características de otras especies descritas, cuyos talos fueran de talla pequeña se situaron como *Gelidium pusillum*, sin embargo, desde 1994 gracias al estudio de Freshwater y Rueness se tiene claro que el auténtico *G. pusillum* sólo se encuentra en las costas europeas de donde proviene la descripción original, cuyos talos son notablemente mayores en talla a los registrados en sitios tropicales. Esto representa un importante reto por resolver, debido a que los especímenes que se han ubicado bajo esta entidad taxonómica en sitios tropicales requieren de una revisión exhaustiva. Aunado a esto, en el Pacífico tropical Mexicano se han recuperado cinco morfotipos (Rodríguez, 1989; López, 2001; Rodríguez *et al.*, 2008; Ponce-Márquez, 2010). En por lo menos tres de los cinco morfotipos mencionados no se han

encontrado estructuras cistocárpicas a pesar de que el esfuerzo de muestreo data de por lo menos 15 años en el Pacífico tropical, razón por la cual se ha sugerido (com. pers. Rodríguez *et al.* 1999) que estos especímenes puedan pertenecer al género *Capreolia*, descrito por Guiry y Womersley (1993), cuya característica principal para distinguirlo de *Gelidium* es la ausencia del cistocarpo. Por lo tanto, es necesario establecer si estos morfotipos corresponden efectivamente a distintas entidades taxonómicas y además compararlas entre poblaciones, así como corroborar o no la presencia del género *Capreolia*.

Tradicionalmente el conocimiento sobre la biodiversidad se ha basado en caracteres morfológicos, sin embargo, para el caso de las macroalgas marinas su plasticidad morfológica y las convergencias evolutivas, pueden dificultar la identificación a distintos niveles, incluido el de especie (Saunders, 2005; McDevit y Saunders, 2009). En el caso particular de las especies de *Gelidium*, su identificación ha sido notoriamente difícil debido a la similitud morfológica entre especies en etapas juveniles y a la variabilidad al interior de estas. Así, la particular problemática morfológica presentada por cada una de las especies de este trabajo hace indispensable el uso de información molecular.

Bajo este enfoque hace poco más de una década, Ponce-Márquez (2010) llevó a cabo la primera aproximación al conocimiento molecular de algunas especies de *Gelidium* en el Pacífico tropical Mexicano donde estableció la variación entre estas especies, con un sólo marcador que es el interespaciador de la RuBisCo. Sin embargo en el mundo, desde la década de 1990, se ha trabajado intensamente con otros marcadores moleculares como *rbcL* y *Cox 1*, gracias a los cuales se han llevado a cabo filogenias, se han establecido nuevos límites entre las especies y por supuesto esto ha derivado en un nuevo entendimiento del género *Gelidium*, las dificultades que la morfología no ha podido sortear se han podido resolver

mediante el uso de esta herramienta, que hasta el momento sostiene su eficacia (Freshwater y Rueness, 1994; Bailey y Freshwater, 1997; Shimada *et al.*, 2000; Bouza *et al.*, 2006; Freshwater *et al.*, 2010; Kim *et al.*, 2012; Sohrabipoor, 2013; Boo *et al.*, 2016; Boo y Kim, 2020), sin embargo en México no se han empleado estos marcadores para las algas Gelidiales. Adicionalmente a los estudios de inferencia filogenética, la realización de estudios de genética poblacional representan una alternativa ideal ya que permiten resolver problemáticas con distintos enfoques como la diversidad genética, estructura genética, validación taxonómica de especies, procesos de especiación, eventos de radiación de especies, estudios de filogeografía, estudios de patrones biogeográficos, propuestas de nuevas especies y rutas de dispersión de especies (Waltier *et al.*, 1997; Provan *et al.*, 2005; Zuccarello *et al.*, 2005; Kim *et al.*, 2008; Boo *et al.*, 2011; Varela-Álvarez *et al.*, 2011; Zuccarello *et al.*, 2011; Silberfeld *et al.*, 2013; Oppliger *et al.*, 2014 y Núñez-Reséndiz *et al.*, 2015). Mediante la genética de poblaciones es posible documentar la distribución de la variación genética dentro y entre las poblaciones de las especies (Palma-Ortiz, 2017), dando la oportunidad de resolver los problemas planteados para las especies mexicanas de *Gelidium*.

La problemática puntual de cada una de las especies estudiadas aquí (*Gelidium microdentatum*, *G. pusillum* y *G. sclerophyllum*) podrá ser resuelta haciendo uso de la inferencia filogenética y de la genética de poblaciones que como se ha mencionado previamente han resuelto y siguen resolviendo importantes problemáticas taxonómicas al interior del género *Gelidium*. El presente estudio permitirá validar taxonómicamente a estas especies de *Gelidium* y abrirá la puerta a nuevo campo del conocimiento en estas algas como es la genética de poblaciones que se sumará a los pocos estudios que se han realizado en

México bajo esta temática (García-Rodríguez *et al.*, 2013; Núñez-Reséndiz *et al.*, 2015; Núñez-Reséndiz, 2015), contribuyendo al estudio de la biodiversidad de las Gelidiales en México y por primera vez haciendo uso de los marcadores *rbcL* y *Cox 1* para su estudio. Adicionalmente se llevará a cabo un análisis de trazos para reconocer los patrones biogeográficos de las especies de *Gelidium* en México.

#### **4. HIPÓTESIS**

- Si la variabilidad morfológica descrita para *Gelidium microdentatum* es producto de plasticidad fenotípica entonces se tratará de una sola especie al interior de las poblaciones del Pacífico tropical Mexicano.
- Si las poblaciones de *Gelidium sclerophyllum* tienen estructura genética y ausencia de flujo genético será posible reconocer nuevas especies.
- Se espera que existan diferencias genéticas en *Gelidium pusillum* y que estas se relacionen con los morfotipos encontrados en el Pacífico tropical Mexicano y a su vez se trate de nuevas especies.
- Sí *Gelidium pusillum* está relacionado con la presencia de nuevas especies, posiblemente algunos morfotipos se relacionen con el género *Capreolia*.

## **5. OBJETIVOS**

### **OBJETIVO GENERAL**

Determinar el estatus taxonómico de las poblaciones de tres especies de *Gelidium* (*G. microdentatum*, *G. pusillum* y *G. sclerophyllum*) presentes en las costas del Pacífico tropical Mexicano mediante herramientas moleculares y morfológicas.

### **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Determinar el estatus taxonómico de las poblaciones de *Gelidium microdentatum*, *G. pusillum* y *G. sclerophyllum* en el Pacífico tropical Mexicano mediante la inferencia filogenética.
- Buscar evidencia morfológica y molecular que relacione a los morfotipos de *Gelidium pusillum* con *Capreolia*.
- Describir las relaciones y distribución de los haplotipos al interior de las poblaciones de *Gelidium microdentatum* y *G. sclerophyllum* así como las medidas de diversidad genética haplotípicas y nucleotídicas para conocer la variación genética de las poblaciones de estas especies.
- Analizar los patrones de distribución geográfica de las especies de *Gelidium* en las costas mexicanas, empleando el análisis de trazos.

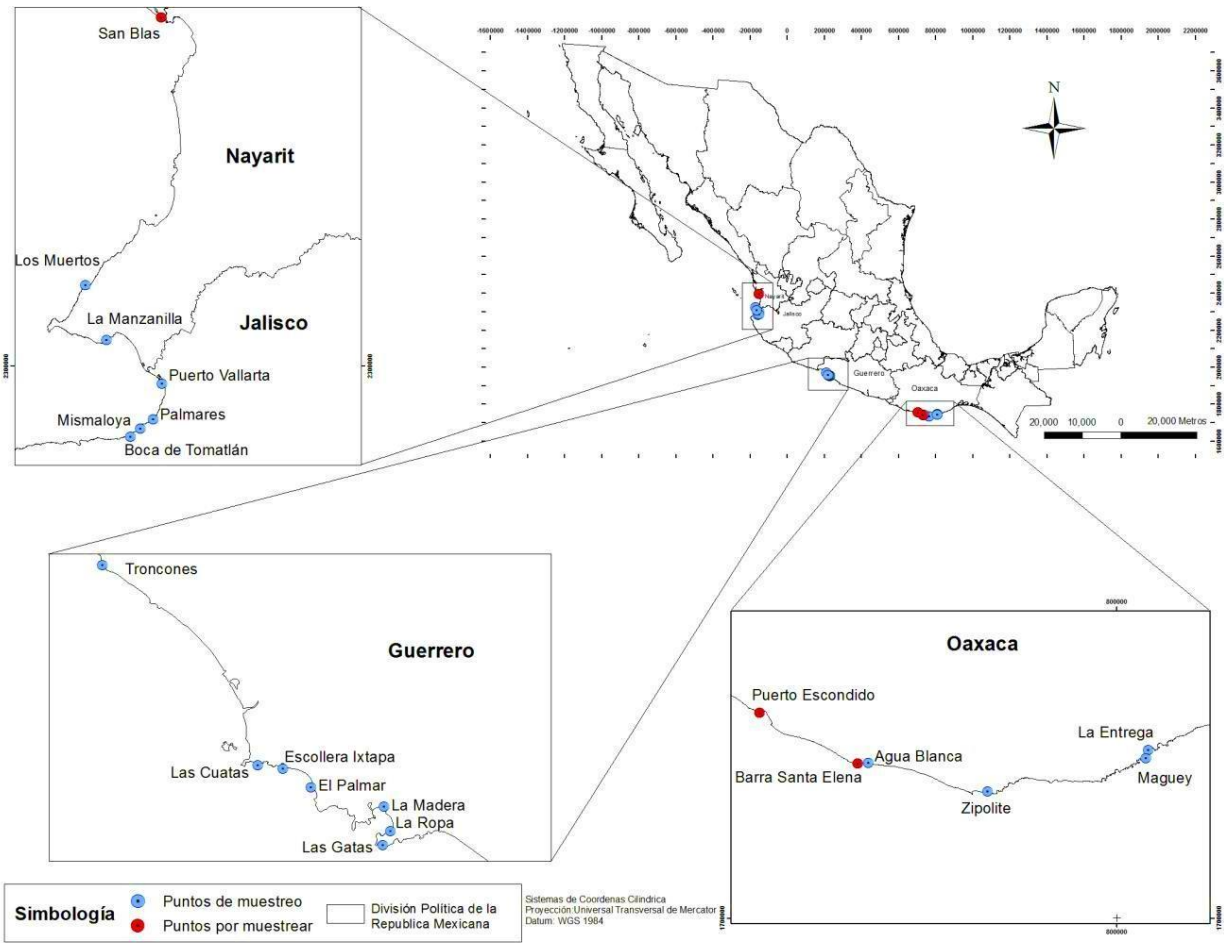


## **6. ÁREA DE ESTUDIO**

El litoral del Pacífico tropical Mexicano (PTM) se encuentra ubicado entre los 20°46' N y - 105°33' O y los 14°32' N y los 92°30' O, comprende los estados de Nayarit hasta el sur de Chiapas. La costa Pacífica esta bordeada por varios sistemas montañosos, paralelos al litoral, dando lugar a una planicie costera relativamente angosta, con un declive pronunciado y un relieve de alto a medio. La morfotectónica del PTM, es del tipo denominado costas de colisión, la litología está constituida principalmente por rocas metamórficas del Paleozoico (pizarras, gneis, esquistos) y en menor grado por rocas volcánicas del Cenozoico (basaltos) y rocas intrusivas del Mesozoico (granito) (García y Falcón, 1979). El tipo de sustrato es muy variable, desde roca sólida en los acantilados y puntas rocosas, grava y cantos rodados, hasta arena de grano medio y fino que se encuentran presentes en las playas, bahías y caletas. El relieve es alto e intermedio, en donde se intercalan costas de acantilados, puntas rocosas y cantos rodados con costas de depositación como playas, estuarios y lagunas costeras (Tamayo, 1980). El clima en el litoral del Pacífico es predominantemente cálido subhúmedo (Aw) con la temporada de precipitaciones en verano. Esta zona está influenciada principalmente por dos corrientes, uno de carácter temporal, la corriente de California y el otro permanente, la corriente costanera de Costa Rica. La primera fluye hacia el sureste de diciembre a abril, transportando aguas caracterizadas por sus bajas temperaturas, baja salinidad y alto contenido en oxígeno. La segunda fluye hacia el noroeste y está formada por agua de origen tropical, caracterizada por elevadas temperaturas superficiales, alta salinidad y escasa concentración de oxígeno (León- Álvarez *et al.*, 2007). El trabajo de campo se llevó a cabo en los estados de Nayarit, Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca, mismos que corresponden a las secciones norte, central y sur del PTM (Cuadro 1 y Figura 1).

**Cuadro 1.** Características de las localidades de estudio.

<b>Estado</b>	<b>Localidad</b>	<b>Siglas</b>	<b>Geoposición</b>	<b>Características generales</b>
Oaxaca	Puerto Escondido	PE	15°51'00'' N -97°03'00'' O	Afloramientos rocosos expuestos e irregulares
	Barra de Santa Elena	BSE	15°43' 58.8'' N -96°50' 09.2''O	Es una playa abierta donde los afloramientos rocosos coexisten con una serie de plataformas con diferentes grados de erosión. Presenta en general un oleaje en forma de barrido hacia la línea de costa
	Zipolite	ZIP	15°39'44''N -96°51'25''O	Afloramientos rocosos expuestos e irregulares, y formación de bahías.
Guerrero	Agua Blanca	AB	15°43'58.08'' N -96° 48'48.26''W	Afloramientos rocosos expuestos e irregulares, y formación de bahías.
	Playa El Maguey	MAG	15°45'11.91'' N -96°48'48.26''O	Afloramientos rocosos expuestos e irregulares, y formación de bahías.
	Bahía La Entrega	BLE	15°45'11.91'' N 96°48'48.26''O	Afloramientos rocosos expuestos e Irregulares y formación de bahías
	Escollera Ixtapa	ESC	17° 39'46.65''N -101°37'11.90''O	Construcción artificial con relieves rocosos en ambas caras, la influencia del oleaje varía entre ambas caras.
	Playa Las Cuatas	CUA	17° 40'01''N -101°37'52''O	Puntas rocosas expuestas.
	Playa Las Gatas	GAT	17°37'22.07''N -101°33'04.85''O	Extensión aproximada de 1.5 km de longitud, compuesta por rocas, arena y trozos de corales.
	Playa El Palmar	PAL	17° 39' 09.107''N 101°36'0.083''O	Punta rocosa expuesta a manera de risco con varios bloques de roca sueltos, incidencia directa del oleaje
	Playa La Madera	MAD	17°38'20.98''N 101°33'9.91''O	Playa arenosa con algunos afloramientos rocosos.
	Playa La Ropa	RO	17°37'21''N -101°32'50''O	Playa arenosa con una longitud máxima de 1.5 km, con una zona rocosa-arenosa.
	Playa Troncones	TRO	17°46'48''N -101°43'31''O	Rocas expuestas directamente a la luz solar y al oleaje, siempre sumergidos o salpicadas por las olas.
Jalisco	Puerto Vallarta	VALL	20°39'09'' N -105°14'30''O	Costa constituida por formaciones rocosas y acantilados.
	Playa Mismaloya	MIS	20°31'56.91''N -105°17'30.67''O	Rocas expuestas directamente a la luz solar y al oleaje, siempre sumergidos o salpicadas por las olas.
	Playa Palmares	PPA	20°33'30.73'' N -105°15'26.61''O	Playa de cantos rodados de aproximadamente de 2 km de longitud.
	Boca Tomatlán	BOC	20° 30'43.99'' N -105°18'53.81''O	Punta rocosa expuesta, junto a un estero.
	Playa Las Islitas	ISL	21°20'15.10''N -105°10' 14.05'' O	Punta rocosa expuesta, rocas afiladas y de gran tamaño.
Nayarit	Playa La Mazanilla	MAN	-105°17'27.40''N -105°23'52''O	En los extremos de este lugar hay formaciones rocosas y acantilados, con plataformas rocosas y pozas de marea.
	Playa Los Muertos (Sayulita)	SAY	20°52'29''N -105°26'72 O	Afloramientos rocosos expuestos e irregulares. Tiene ricos, morros, pozas de marea y canales de corriente. Oleaje moderado con flujo y reflujo de agua
	San Blás	SBL	21°31'36.79''N -105°17'27.40''O	Playas arenosas y punta rocosas expuestas.
Sonora	Puerto Peñasco	SON	31°19'30'' N -113°36'24'' O	Pozas de marea y puntas rocas expuestas y protegidas.



**Figura 1.** Ubicación del área de estudio.

# CAPÍTULO I

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

---

Quiroz-González, N., Ponce-Márquez, M.E., Fernández-García, C. & Rodríguez, D. (2020) *Gelidium gonzalezii* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from the Mexican tropical Pacific based on molecular and morphological evidence. *Phytotaxa* 459(2):124-138.

DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.459.2.4>

Quiroz-González, N., Ponce-Márquez, M.E., López-Gómez, N. y Rodríguez, D. 2021. Morphological and molecular characterization of two species of *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) from Mexico: *G. nayaritense* sp. nov. and the new record of *G. sanyaense*. *Phytotaxa* 527(3): 161-176.

DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.527.3.1>



## *Gelidium gonzalezii* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from the Mexican tropical Pacific based on molecular and morphological evidence

NATALY QUIROZ-GONZÁLEZ<sup>1,4</sup>, MA. EDITH PONCE-MÁRQUEZ<sup>2,5</sup>, CINDY FERNÁNDEZ-GARCÍA<sup>3,6</sup> & DENÍ RODRÍGUEZ<sup>2,7\*</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México; Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacan, Ciudad de México, México.

<sup>2</sup>Facultad de Ciencias, UNAM Av. Universidad 3000, Circuito Exterior S/N Delegación Coyoacan, C.P. 04510 Ciudad Universitaria, D.F. México.

<sup>3</sup>Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, 11501-2060 San José, Costa Rica.

<sup>4</sup> [natalyquirozgonzalez@gmail.com](mailto:natalyquirozgonzalez@gmail.com); <http://orcid.org/0000-0001-5582-980X>

<sup>5</sup> [maedithpm@gmail.com](mailto:maedithpm@gmail.com); <http://orcid.org/0000-0003-3172-0927>

<sup>6</sup> [CINDY.FERNADEZGARCIA@ucr.ac.cr](mailto:CINDY.FERNADEZGARCIA@ucr.ac.cr); <http://orcid.org/0000-0003-2808-4093>

<sup>7</sup> [denicrv@gmail.com](mailto:denicrv@gmail.com); <http://orcid.org/0000-0001-5001-1216>

\*Corresponding autor: Dení Rodríguez, [denirodriguez@ciencias.unam.mx](mailto:denirodriguez@ciencias.unam.mx)

### Abstract

There are currently 23 reported species of *Gelidium* in Mexican Pacific coastal waters. Many of these species require taxonomic verification. *Gelidium sclerophyllum* is a species reported from the northern Gulf of California to the tropical region of the Mexican Pacific, but there is large morphological variation among populations. The objective of this research was to evaluate this species using a morphological and molecular approach, with COI-5P and *rbcL* molecular markers. A total of 13 samples were collected from five sites in the Mexican Tropical Pacific. Phylogenetic analyses resolved these specimens within a separate clade from that which includes the type of *G. sclerophyllum* and other Central American specimens. Differences with other species are subtle and based mainly on size, branching pattern, shape of tetrasporangia sori and size of tetraspores. The sequence divergences and the subtle morphological differences between these two clades support their recognition as two distinct species, and *Gelidium gonzalezii* sp. nov. is proposed for specimens from the Mexican Tropical Pacific.

**Key words:** Gelidiales, México, molecular markers, phylogeny, taxonomy

### Introduction

The genus *Gelidium* was proposed by Lamouroux in 1813 and is the most diverse taxon within the order Gelidiales (Rhodophyta). There are 145 currently accepted species (Guiry & Guiry 2020) with more than 50 having commercial value for the agar agar content in their cell walls (Santelices 1990). Morphology may be insufficient at identifying species, as wide phenotypic plasticity is common (Brunelli *et al.* 2019b). In the early 1990s, molecular tools used by other disciplines were adopted and used in phycological studies. These analyses, in conjunction with morphological studies, increased the ability to delimit *Gelidium* species and resulted in the description of new taxa (Freshwater & Rueness 1994, Freshwater *et al.* 1995, Bailey & Freshwater 1997, Thomas & Freshwater 1999, Shimada *et al.* 2000, Tronchin *et al.* 2002, Tronchin & Freshwater 2007, Freshwater *et al.* 2010, Kim *et al.* 2012a, b, Boo *et al.* 2014, Boo *et al.* 2016a, b, Jamas *et al.* 2017, Wang *et al.* 2018, Boo & Hughey 2019, Brunelli *et al.* 2019a, b, Perrone *et al.* 2019).

Twenty-three species and 6 varieties assigned to *Gelidium* have been recorded along the Pacific coast of México, from Baja California to Chiapas (González-González *et al.* 1996, Rodríguez *et al.* 2008, Guiry & Guiry 2020). Many of these names have had nomenclatural changes and have taxonomic problems. Some of these species are: *Gelidium coronadense* Dawson (1953:67), *G. coulteri* Harvey (1853:117), *G. crinale* (Hare ex Turner) Gaillon (1828:362), *G. galapagense* Taylor (1945:155), *G. macnabbianum* (Dawson) Santelices (1998:245), *G. microdentatum* Dawson (1960:36), *G. pusillum* (Stackhouse) Le Jolis (1863: 139), *G. purpurascens* Gardner (1927:275), *G. robustum* (Gardner) Hollenberg & Abbott (1965:1179), and *G. sclerophyllum* Taylor (1945:156).

*Gelidium sclerophyllum*, a species first described by Taylor (1945) based on specimens from Las Esmeraldas, Ecuador, is widely distributed along the coasts of the American Pacific. The first Mexican record of this species came from Dawson (1966), who reported it from Puerto Peñasco in the northern Gulf of California. *Gelidium sclerophyllum* has diagnostic morphological characters that make it easy to distinguish from other species in the region; however, there is also a significant degree of morphological variability among specimens from different populations (Rodríguez 1989, Rodríguez *et al.* 2008).

Taxonomic studies based on morphological examination of tropical Mexican Pacific Gelidiales have distinguished specimens assigned to *G. sclerophyllum* from other *Gelidium* species (Rodríguez 1989, Rodríguez & Santelices 1987, 1988, 1996, Rodríguez & Collado-Vides 1996, Rodríguez & Rivas 1997). Further cytogenetic and DNA-based studies also differentiated *G. sclerophyllum* from other species in the region (Ponce-Márquez *et al.* 2009, Ponce-Márquez 2010). The holotype specimen of *G. sclerophyllum* has been completely analyzed (Boo *et al.* 2016 b), therefore it is possible to compare other populations and forms of this species with the type collection to confirm their identities. The present work evaluates the current morphological characters and performs molecular analyses on specimens of “*G. sclerophyllum*” from the Mexican tropical Pacific. We conclude that these specimens are a different from *G. sclerophyllum*, although phylogenetically closely related to this species, and a new species is proposed and described herein.

## Materials & Methods

A total of 13 specimens identified as *Gelidium sclerophyllum* were sampled from five locations in the tropical Mexican Pacific between 2007–2018 (Table 1). Specimens were collected in the rocky intertidal region and fixed with 4% formaldehyde solution in seawater for morphological study, and a part of each thallus was also placed in silica gel for molecular analysis. Images of their general morphological features were obtained with a CANON EOS REBEL T3 camera (Canon Inc., Tokyo, Japan).

Transverse and longitudinal thallus sections were cut manually using a razor blade under a Nikon C-LEDS stereomicroscope (Nikon, Inc., Konan, Minato-ku, Tokyo, Japan). Anatomical observations were made with an Olympus CX23 optical microscope (Olympus America Inc., Center Valley, Pennsylvania, USA).

Total DNA was extracted using the CTAB protocol (Doyle & Doyle 1990). PCR reactions were set up with the Thermo Scientific Phire Plant Direct Kit using the following reagent volumes: 10 µl of 2X buffer, 1.0 µl of each forward and reverse primer at 10 pmol, 0.4 µl of Taq Polymerase, 1.0 µl of DNA and 11.6 µl of injectable water, for a final volume of 25µl. The primers used for amplifying and sequencing the *rbcL* gene were F-*rbcL* start with R-753 (Freshwater & Rueness 1994) and F-57 with R-1381 (Freshwater & Rueness 1994). COI-5P was amplified using the GHaIF with GazR primers (Saunders 2005). The reactions were run in a Techne Flexi-gene thermal cycler (Bibby scientific, Maryland, USA), following the cycling protocol described by Freshwater & Rueness (1994). The PCR products were sequenced by Macrogen Inc. (South Korea), edited with the Bioedit (Hall 1999) or Sequencher (Gene Codes Corporation, Ann Harbour, MI, USA) programs, and aligned with Clustal W (Thompson *et al.* 1994).

The *rbcL* and COI-5P alignments consisted of eight new and 37 GenBank, and 12 new and 41 GenBank sequences respectively (Table 1). *Ptilophora scalaramosa* (Kraft) Norris (1987:258), *Gelidiophycus freshwateri* Boo, Park & Boo (2013:1111) and *Capreolia implexa* Guiry & Womersley (1993:267) were designated as the outgroups. MEGA 7.0 (Kumar *et al.* 2016) was used to calculate genetic distances. The best evolutionary model for phylogenetic analyses selected with the JModelTest 2.1.10 program (Dariba *et al.* 2012) was GTR + G + I for both data sets. Phylogenies of COI-5P and *rbcL* datasets were inferred using maximum likelihood (ML) and Bayesian inference (BI). The ML analyses were reconstructed using RAxML v8.0.X (Stamatakis 2014) set as follows: a rapid bootstrap analysis and search for the best scoring ML tree in one single program run with 1,000 bootstrap replicates under the GTR + G + I substitution model. BI was performed for individual datasets with MrBayes v3.2.1 (Ronquist *et al.* 2012) using the Metropolis coupled Markov chain Monte Carlo under the GTR + G + I model. For each matrix, two million generations of two independent runs were performed with four chains and sampling trees every 100 generations. The burn-in period was identified graphically by tracking the likelihoods at each generation to determine whether they reached a plateau. Twenty-five percent of the saved trees were removed, and the remaining trees were used to calculate Bayesian posterior probabilities (BPPs).

**TABLE 1.** Species, collection sites, GenBank accession numbers and references with which the present work was carried out. (–): sequence not found; bold letters: sequence from this study.

Species	Collection locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
<i>Gelidium abbottiorum</i> R.E. Norris	South Africa, KwaZulu-Natal, Shelly Beach		EF190254/KT920390	Tronchin & Freshwater, 2007
<i>Gelidium capense</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva	South Africa, Cape Peninsula, False Bay/South Africa, Clovelly, False Bay		L22461/HM629858	Freshwater & Rueness, 1994/Kim <i>et al.</i> 2011a, b
<i>Gelidium caulacanthum</i> J. Agardh	New Zealand, Porirua Harbor, N. Island/New Zealand		U00103/HM629860	Freshwater & Rueness, 1994/ Kim <i>et al.</i> 2011a, b
<i>Gelidium carolinianum</i> C.Perrone, D.W.Freshwater, A.Bottalico, G.H.Boo & S.M.Boo	USA, North Carolina, Topsail Sound, Pender Co.		MG272418/MG800613	Perrone <i>et al.</i> 2019
<i>Gelidium coulteri</i> Harvey	USA, California, Yaquina Bay, Oregon/USA, Agate Beach		HQ412495/HM629862	Freshwater <i>et al.</i> 2010/ Kim <i>et al.</i> 2011a, b
	USA, California, Point Cavallo, Marin County		KX423479/NC031840	Boo & Hughey 2019/Boo <i>et al.</i> 2016b
<i>Gelidium corneum</i> (Hudson) J.V. Lamoroux	Morocco		HM629821/HM629861	Kim <i>et al.</i> 2011a, b
<i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon	Australia, Rottneest Island, Green Island/ United Kingdom, Sidmouth		HQ412493/JX096542	Freshwater <i>et al.</i> 2010/ Kim & Boo, 2012
<i>Gelidium elegans</i> Kützing	South Korea Seogechoado, Jindo		HM629829/HM629869	Kim <i>et al.</i> 2011 a, b
<i>Gelidium floridanum</i> Taylor	Venezuela, Isla Margarita, Pt. Viejo		U00106/ -	Freshwater & Rueness 1994
	USA, Florida, Indian River Co., Sebastian Inlet		U00107/ -	Freshwater <i>et al.</i> 1995
	Brazil, Sao Paulo, Itanhaem, Cibratel		- /KT208101	Iha <i>et al.</i> 2015
	Brazil, Espirito Santo, Serra, Manguinhos		- /KT208000	Iha <i>et al.</i> 2015
Species	Collection locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
<i>Gelidium galapagense</i> W. R. Taylor	Ecuador, Banks Bay, Isla Isabela, Galapagos		KX423476/KX423473	Boo <i>et al.</i> 2016b
<i>Gelidium gabrielsonii</i> Hughey & G.H. Boo	USA, California Asilomar, Monterey County/ USA, Hopkins Marine Station, Pacific Grove		MH780748/MG922859	Boo & Hughey, 2019
<i>Gelidium guimaraesiae</i> Brunelli, Milstein, S.M. Boo & M.T. Fujii	Brazil, Santa Catarina, Florianópolis, Joaquina		MF565763/MF577008	Brunelli <i>et al.</i> 2019b
	Brazil, Espirito Santo, Serra, Capuba Beach,		MF565764/MF577009	Brunelli <i>et al.</i> 2019b
<b><i>Gelidium gonzalezii</i> sp. nov</b>	México	17°46'4"N; 101°43'31" W	<b>MN336345/MN336344</b>	This study
	Troncones, Guerrero	17°46'4"N; 101°43'31" W	- / <b>MN346970</b>	This study
	Troncones, Guerrero	17°40'01"N; 101°37'52" W	- / <b>MN346971</b>	This study
	Troncones, Guerrero	17°46'4"N; 101°43'31" W	<b>MN346963/MN346972</b>	This study
	Escollera, Ixtapa, Guerrero	17°46'4"N; 101°43'31" W	<b>MN346964/MN346973</b>	This study
	Escollera, Ixtapa, Guerrero	17°40'01"N; 101°37'52" W	<b>MN346965/MN346974</b>	This study

...continued on the next page

**TABLE 1. (Continued)**

Species	Collection locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
	Escollera, Ixtapa, Guerrero	17°40'01''N; 101°37'52''W	<b>MN346966</b> / -	This study
	Mismaloya, Jalisco	20°31'51.73''N; 105°17'22.3W	- / <b>MN346975</b>	This study
	Mismaloya, Jalisco	20°31'51.73''N; 105°17'22.3W	/ <b>MN346976</b>	This study
	Cuatas, Guerrero	17°39'0.4''N; 101°36'2.79''W	<b>MN346967</b> / -	This study
	Cuatas Guerrero	17°39'0.4''N; 101°36'2.79''W	<b>MN346968</b> / <b>MN346977</b>	This study/holotype
	Cuatas, Guerrero	17°39'0.4''N; 101°36'2.79''W	<b>MN346969</b> / <b>MN346978</b>	This study
	Puerto Peñasco, Sonora	31°18'23'' N; 113°32'54'' W	- / <b>MN346979</b>	This study
<i>Gelidium honghaiwanense</i> G.C. Wang & X.L. Wang	China, Honghaiwan, Shanwei		KY437739/KY437754 - /KY437755	Wang <i>et al.</i> 2017
<i>Gelidium indonesianum</i> K.M. Kim, G.S. Gerung & S.M. Boo	Indonesia, Pameungpeuk beach, Java		JF330216/JF330215	Kim <i>et al.</i> 2011b
<i>Gelidium isabelae</i> W.R. Taylor	Ecuador, Pt. Albemarle, Isla Isabela, Galapagos		KX423477/KX427231	Boo <i>et al.</i> 2016b
<i>Gelidium japonicum</i> (Harvey) Okamura	Japan, Choshi, Chiba		HM629830/HM629870	Kim <i>et al.</i> 2011a, b
Species	Collection/locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
<i>Gelidium jejuense</i> K.M. Kim, I.K. Hwang, H.S. Yoon & S.M. Boo	Korea, Jongdal, Jeju,		JQ340407/JQ340445	Kim <i>et al.</i> 2012a
<i>Gelidium johnstonii</i> Setchell & N.L Gardner	South Korea, Jeju, Munseom		KF381386/KF384128	Boo <i>et al.</i> 2014
<i>Gelidium kathyanniae</i> G.H. Boo & Hughey	USA, California, Point Pinos, Pacific Grove, Monterey,		MH780752/MH780746	Boo & Hughey, 2019
<i>Gelidium minimum</i> K.M. Kim, I.K. Hwang, H. S. Yoon & S. M. Boo	Korea		JQ340414/JQ340454	Kim <i>et al.</i> 2012b
<i>Gelidium pacificum</i> Okamura	Japan, Marine Station, Chiba		HM629831/HM629871	Kim <i>et al.</i> 2011a, b
<i>Gelidium pulchellum</i> (Turner) J.V. Lamouroux	Northern Ireland/ United Kingdom, Ilfracombe Harbour		U01970/JX891570	Freshwater & Rueness 1994/ Boo <i>et al.</i> 2012b
<i>Gelidium purpurascens</i> N.L. Gardner	USA, California San Juan Island, Washington/, California, Agate Beach		U00979/HM629873	Freshwater & Rueness 1994/ Kim <i>et al.</i> 2011 a, b
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	United Kingdom, Sidmouth		U00999/JX096551	Freshwater & Rueness 1994 /Kim & Boo 2012
<i>Gelidium robustum</i> (N.L. Gardner) Hollenberg & I.A. Abbott	USA, California, Orange County, Dana Point/México, B.C.S Natividad island		U01041/HM629876	Freshwater & Rueness 1994/ Kim <i>et al.</i> 2011a, b.
<i>Gelidium sclerophyllum</i> W.R. Taylor	Costa Rica, Guanacaste, Montezuma		KC192651/KC288159	Grusz & Freshwater, 2014
	Ecuador, las Esmeraldas bay Type locality		KX423478/NC031839	Boo <i>et al.</i> 2016b
	Panamá, Chiriqui, Punta Burica		- /KY656556	Freshwater <i>et al.</i> 2017
	Panamá, Chiriqui, Punta Burica		- /KY656557	Freshwater <i>et al.</i> 2017
	El Salvador, La Vega,		- / <b>MN336343</b>	This study
<i>Gelidium spinosum</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva	Spain, Muros, A. Coruna		HM629837/HM629877	Kim <i>et al.</i> 2011 b

...continued on the next page



**TABLE 1. (Continued)**

Species	Collection locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
Species	Collection locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
<i>Gelidium yangmeikengense</i> G.C.Wang & X.L.Wang	China, Yangmeikeng, Shenzhen		KY494680/KY494665	Wang <i>et al.</i> 2018
	China, Yangmeikeng, Shenzhen		KY494681/KY494663	
<i>Gelidium sp.</i>	Panamá, Punta Burica		- /KY656524	Freshwater <i>et al.</i> 2017
	Panamá, Punta Burica		- /KY656529	
	Panamá, Punta Burica		- /KY656541	
<i>Capreolia implexa</i> Guiry & Womersley	New Zealand, Ringaringa Beach, Stewart Island		KM204080/KM204044	Boo <i>et al.</i> 2014
<i>Gelidiophycus freshwateri</i> G.H. Boo, J.K. Park & S.M. Boo	Korea, Daecheon, Boryeong,		JX891603/JX891571	Boo <i>et al.</i> 2013
<i>Ptilophora scalaramosa</i> (Kraft) R.E. Norris	Philippines, Sorsogon Province, Bulusan		KT920275/KT920401	Boo <i>et al.</i> 2016

## Results

**Molecular phylogeny:** The *rbcL* alignment consisted of 45 sequences (eight obtained in the present work) with 1,200 bp, of which 410 bp were variable. The COI-5P alignment had 53 sequences (twelve generated in this study) with 576 bp, of which 222 bp were variable.

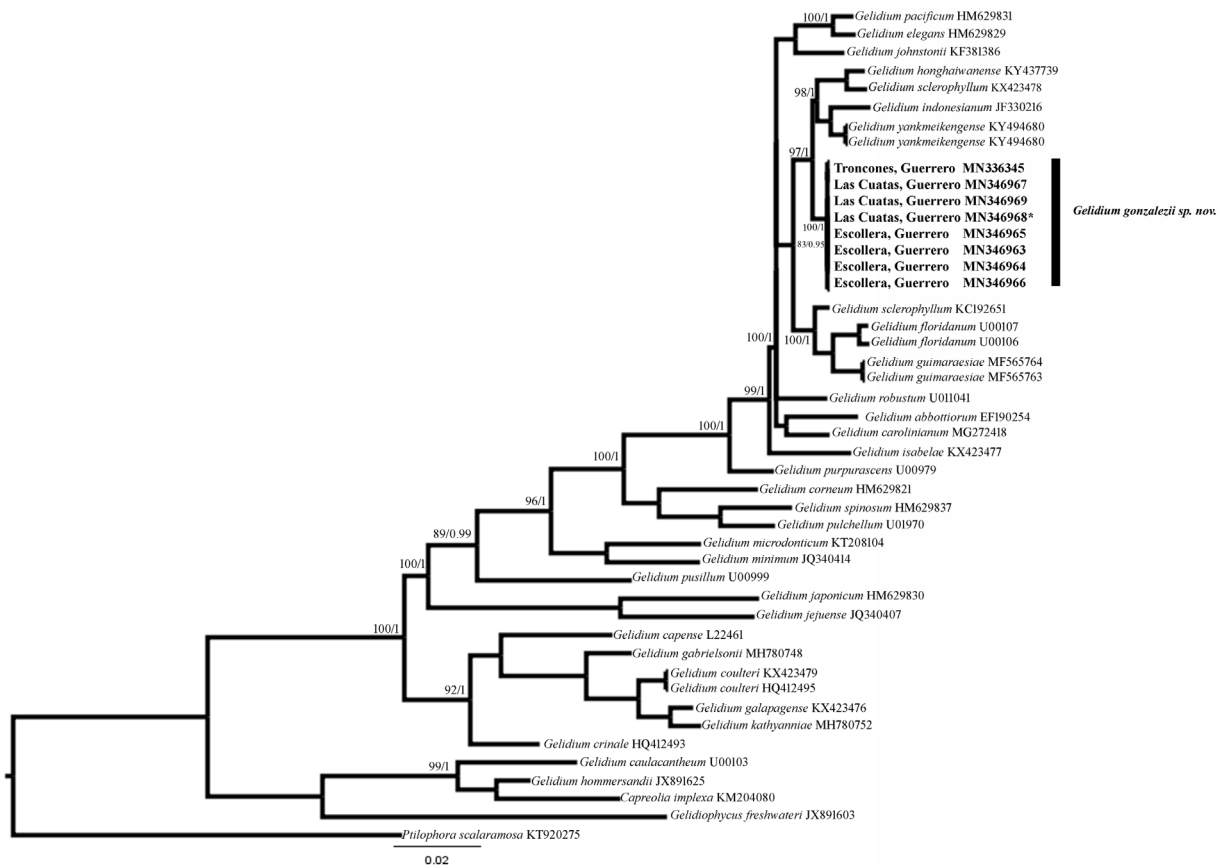
Maximum Likelihood and Bayesian Inference analyses produced trees with similar topologies for both markers (Fig. 1 and Fig. 2). The 11 COI-5P sequences of specimens initially identified as *G. sclerophyllum* from Las Cuatas, Escollera Ixtapa, Troncones (Guerrero), Mismaloya (Jalisco) and Puerto Peñasco (Sonora) formed a clade fully supported by high posterior probability and bootstrap values (1 and 100, respectively). The eight *rbcL* sequences obtained from the “*G. sclerophyllum*” specimens collected at Las Cuatas, Escollera Ixtapa and Troncones, also formed a clade with high support (1 and 100, respectively). The clade formed by these Mexican specimens for both markers was separate from the *G. sclerophyllum* clade containing the holotype sequence from Ecuador and specimens from other Central American countries, such as El Salvador, Costa Rica and Panama. The Mexican specimens of “*G. sclerophyllum*” were instead most closely related to three Asian species, *Gelidium honghaiwanense* G.C.Wang & X.L.Wang (2017:1448), *G. indonesianum* Kim, Gerung & Boo (2011:209) and *G. yangmeikengense* Wang & Wang (2018:44). The intraspecific genetic distances among the “*G. sclerophyllum*” specimens for the COI-5P marker were 0.0–0.2%, while the interspecific distances between them *G. honghaiwanense*, *G. yangmeikengense* and *G. indonesianum* were 6.4–8.1%. For *rbcL*, genetic distances among the Mexican specimens were 0.0–0.1% at the intraspecific level, and 3.2–3.8% for *G. honghaiwanense*, *G. yangmeikengense* and *G. indonesianum*.

**Morphology:** Examination of the specimens of “*G. sclerophyllum*” from Las Cuatas, Escollera Ixtapa, Troncones (Guerrero), Mismaloya (Jalisco) and Puerto Peñasco (Sonora) show that they differ from true *G. sclerophyllum* from Ecuador in branching (simple to multiple irregular in “*G. sclerophyllum*” vs. subopposite to alternate in *G. sclerophyllum*) and the number and shape of the cortical cells per row (2–4, elliptical to rounded in “*G. sclerophyllum*” vs. 4–5, globose to cubic in *G. sclerophyllum*) (Table 2). This cryptic Mexican species of *Gelidium* is distinguished from the other currently recognized species from the Mexican tropical Pacific by its larger size, obtuse to bilobed apex shape, and in some cases by the size of the tetraspores (Table 2). “*Gelidium sclerophyllum*” also differs from the three Asian species *G. indonesianum*, *G. honghaiwanense*, and *G. yangmeikengense* in part by its size, branching, apex shape, cortical cell shape, and the size of the tetrasporangia (Table 2).

Molecular and morphological evidence supports the recognition of the following new species:

***Gelidium gonzalezii*** Rodríguez, Quiroz-González & Ponce-Márquez *sp. nov.* (Figs. 3, 4)

**Type:**—MÉXICO. Guerrero: Zihuatanejo de Azueta, Playa las Cuatas, elev. 10 m, 17°39'0.4"N; 101°36'2.79"W, June 22, 2007, M.E. Ponce-Márquez & D. Rodríguez, holotype FCME 10850 (Fig. 3a) in FCME (Faculty of Science, México); isotype UC2085027; paratypes FCME 10840, 10841 (Figs. 3b, 3c).



**FIGURE 1.** Maximum-likelihood tree inferred from *rbcL* sequences of *Gelidium*. ML bootstrap and Bayesian posterior probabilities values are shown at branches. Bold letters indicate newly generated sequences in this study. \* indicates the holotype.

**Habit:**—Plants growing in turf, cherry red or dark green in the basal parts and violet to light green in the erect parts.

**Vegetative structures:**—Thallus cherry red to violet, with cylindrical prostrate axes attached to substratum with brush-like haptera and erect axes linear to clavate, with irregular to smooth margins, cylindrical at the base and flattened above, irregularly branched, 0.7–2.5 cm high, 0.5–1.5 mm wide, 0.10–0.30 mm thick (Figures 3a–c, g). Axes ovoid, elliptical, elliptical acute or elliptic in half moon in transverse section, decreasing in diameter towards the apex. Shape of the vegetative apices type F or G (obtuse or bilobed) (Figures 3d–f). Cortex of 2–4 layers of cells (Figures 3h–i), outer cortical cells irregularly arranged in surface view. Medulla of 5–8 rows of cells; medullary cells circular or subcircular in transverse section, 8–27 µm in diameter, cell walls thin or medium thick with large or very large intercellular spaces. Internal rhizoidal filaments numerous to scarce in the subcortical portion and abundant to numerous in the inner medulla (Figures 3h–i).

**Reproductive structures:**—The tetrasporangial branches in proximal parts of ordinary branches, sometimes branched and widened in the form of a palette, with unmodified or heart-shaped and broadened apices (Figures 4a–b). Tetrasporangial sori ovoid to irregular, 130–340 µm wide and 285–1975 µm long with narrow to medium width sterile margins, sometimes perforated when tetraspores released. Tetrasporangia irregularly arranged in the sori (Figure 4b), spherical to ovoid, 30–35 µm long, and 22–38 µm in diameter, formed by cruciate divisions (Figure 4c). Cystocarps bilocular, one or more subterminal to terminal on ordinary branches 400–500 µm diameter (Figures 4d–e), with one or more ostioles on each side, pericarp of 5–7 cell rows (Figure 4f). Carpospores 12.5–22.5 µm diameter and 37.5–50 µm long.

**Distribution and Habitat:**—Currently known from Puerto Peñasco, Sonora to the Escollera Ixtapa in Zihuatanejo, Guerrero, México. Intertidal rocks, with low incidence of light and high wave exposure.

**Etymology:**—Dedicated to Dr. Jorge González-González a Mexican phycologist, for his invaluable contribution to México's phycological knowledge.

**Barcode sequences of holotype specimen:**—*rbcL* GenBank accession number MN366968 and COI-5P GenBank accession number MN346977.

**TABLE 2.** Morphological comparison between *Gelidium gonzalezii* sp. nov. with closely related species, and those of similar morphology along the Mexican tropical Pacific coast. (-) absent information.

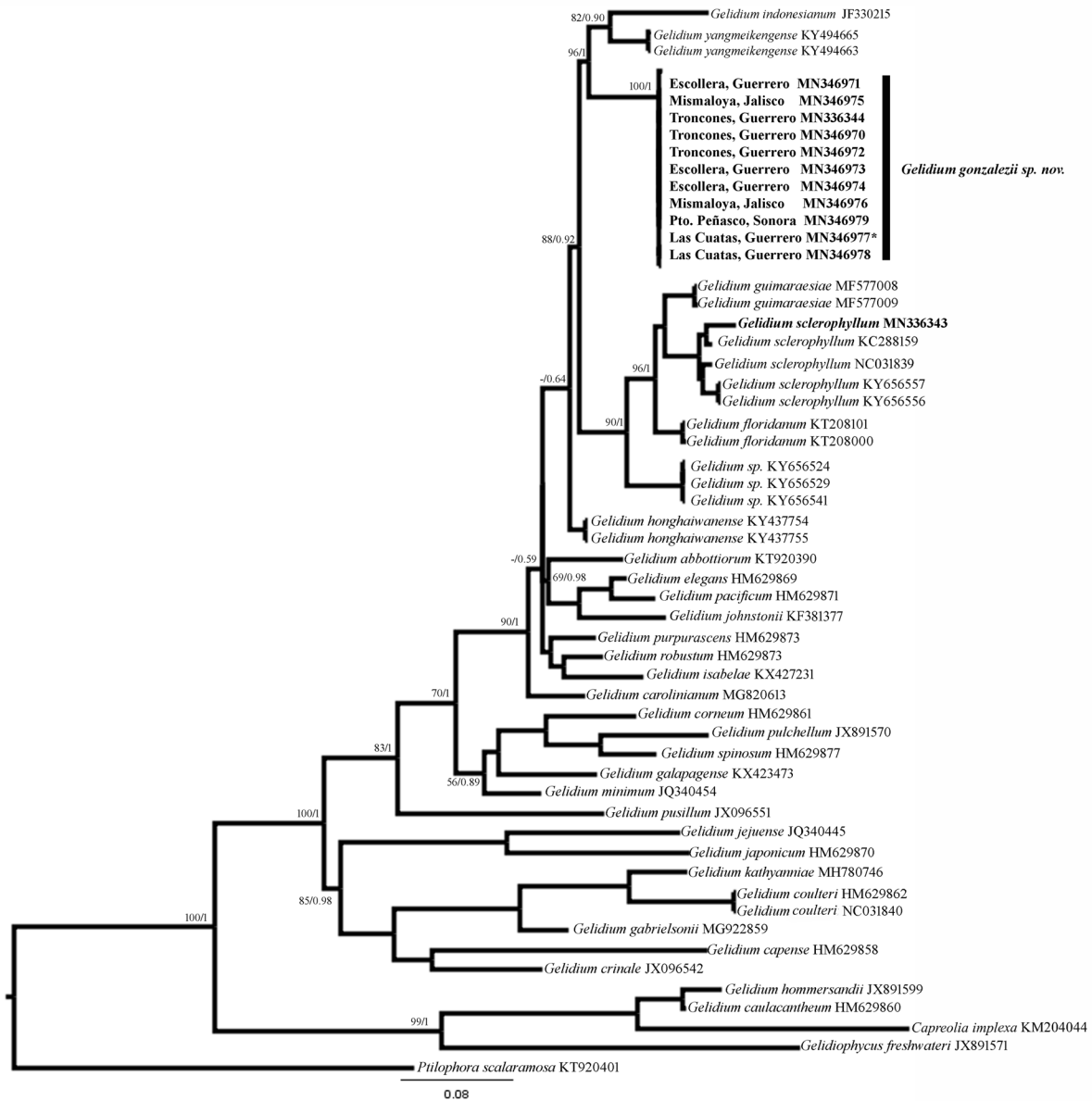
Characters	<i>G. crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. galapagense</i> W.R. Taylor (Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 1993, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. gonzalezii</i> sp. nov. Rodríguez, Quiroz-González & Ponce-Márquez (Dawson, 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>Gelidium honghaiwanense</i> G.C.Wang & X.L.Wang (Wang <i>et al.</i> 2017)	<i>Gelidium indonesianum</i> K.M.Kim, G.S.Gerung & S.M.Boo (Kim <i>et al.</i> 2011)	<i>G. macnabbianum</i> (E.Y.Dawson) B.Santelices (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. microdentatum</i> E.Y.Dawson (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. sclerophyllum</i> W.R. Taylor (Taylor 1945, Grusz & Freshwater 2014, this study)	<i>G. yangmeikengense</i> G.C.Wang & X.L.Wang (Wang <i>et al.</i> 2018)
Thallus size	0.4-1.20	up to 1.0	0.7- 2.5 cm	1.5-4 cm	up to 15 cm	0.75-2	0.6-1.7	0.1-1.70	1-3 cm	1-2 cm
Branching pattern	simple to multiple irregular	irregularly palmate or digitate	simple to multiple irregular	regularly pinnate or alternate	simple	irregular in the base and opposite in the apex	simple to multiple irregular, abundant	irregular	Subopposite to alternate	simple or pinnate
Branching order	1-3	1-2	1-3	2-3	-	-	2-3 orders	1-3	2-3	1-2
Apex	acute	-	obtuse/bilobed	obtuse	lanceolate, blunt, or truncate apices	acute/attenuate	flattened	acute/obtuse	acute/obtuse	-
Stolon	cylindrical	terete	cylindrical	cylindrical	cylindrical	cylindrical	cylindrical	cylindrical	cylindrical	cylindrical
Internal rhizoidal filaments and outlying medulla	abundant in the subcortex and outlying medulla	few in external medulla	abundant to scarce in the subcortex, abundant in the inner medulla	abundant in the inner cortex and sparse in the medulla	abundant around the medulla	frequent in subcortex and abundant in the medulla	frequent to scarce in the subcortex and medulla	abundant in the medulla, scars to abundant in the subcortex	abundant in the medulla, sometimes in cortex	abundant in the medulla
Medullary cells	4-8 rows circular or subcircular 10-20 µm diameter	-	3-8 rows, 8-27 µm diameter	-	-	4-5 rows	5-10 rows, 16-20 µm diameter	3-8 rows, 6-21 µm diameter	3-4 rows, 8.5-25 µm diameter	-

...continued on the next page

**TABLE 2. (Continued)**

Characters	<i>G. crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. galapagense</i> W.R. Taylor (Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. gonzalezii</i> <i>sp. nov.</i> Rodríguez, Quiroz-González & Ponce-Márquez (Dawson, 1960, Rodríguez 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008, this study)	<i>Gelidium honghaiwanense</i> G.C. Wang & X.L. Wang (Wang <i>et al.</i> 2017)	<i>Gelidium indonesianum</i> K.M. Kim, G.S. Gerung & S.M. Boo (Kim <i>et al.</i> 2011)	<i>G. macnabbianum</i> (E.Y. Dawson) B. Santelices (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. microdentatum</i> E.Y. Dawson (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. sclerophyllum</i> W.R. Taylor (Taylor 1945, Grusz & Freshwater 2014, this study)	<i>G. yangmeikengense</i> G.C. Wang & X.L. Wang (Wang <i>et al.</i> 2018)
Cortical cells	2-3 rows	-	2-4 rows, elliptical to rounded	3-4 rows	rounded to ovate, 4-7 µm diameter	1-3 rows	2-3 rows,	1-3 rows	4-5 rows; globose to cubic 3-6.5 µm diameter	3 rows; rounded, 2.8-4.6 µm diameter
Tetrasporangial sori	ovoid to irregular, terminal with or without sterile margins	with sterile margins	ovoid to irregular, terminal with wide to medium sterile margins	terminal with steril margins	terminal	elliptic, terminal with medium sterile margins	ovoid to irregular, terminal without sterile margins	ovoid to elongate, terminal with wide sterile margins	cordate or elliptical, terminal in branchlets	
Tetrasporangia	22-27 µm width x 30-40 µm long;	-	20-30 µm width x 30-35 µm long	21-39 µm width x 15-26 µm long	18-22 µm	18-22 µm width x 20-23 µm long	15-35 µm width x 16-45 µm long	11-47 µm width x 20-40 µm long	-	8-14.7 µm in width x 14.7-21.3 µm long
Cystocarp	-	-	subterminal, terminal, bilocular	terminal, single	-	-	-	single, terminal, bilocular	subterminal bilocular	single or two in branchlets

**Material examined:**—MEXICO. Guerrero: playa Troncones, elev. 3 m, 17°46'4''N; 101°43'31'' W, 15 January 2017, D. Rodríguez *et al.* 10840, 10841, 10843(FCME). Guerrero: Escollera Ixtapa, elev. 10 m, 17°40'01''N; 101°37'52''W, 10 January 2017, D. Rodríguez *et al.* 10842, 10844, 10845, 10846 (FCME). Guerrero: playa las Cuatas, elev. 10 m, 17°39'0.4''N; 101°36'2.79''W, 22 June 2007, D. Rodríguez *et al.* 10849, 10850, 10951 (FCME). Jalisco: playa Mismaloya, elev. 21 m., 20°31'51.73''N; 105°17'22.3W, 16 July 2017, D. Rodriguez *et al.* 10847, 10848 (FCME). Sonora: Puerto Peñasco, elev.10 m, 31°18'23'' N; 113°32'54'' W, 10 December 2014, G. Rivas-Lechuga 10852(FCME).



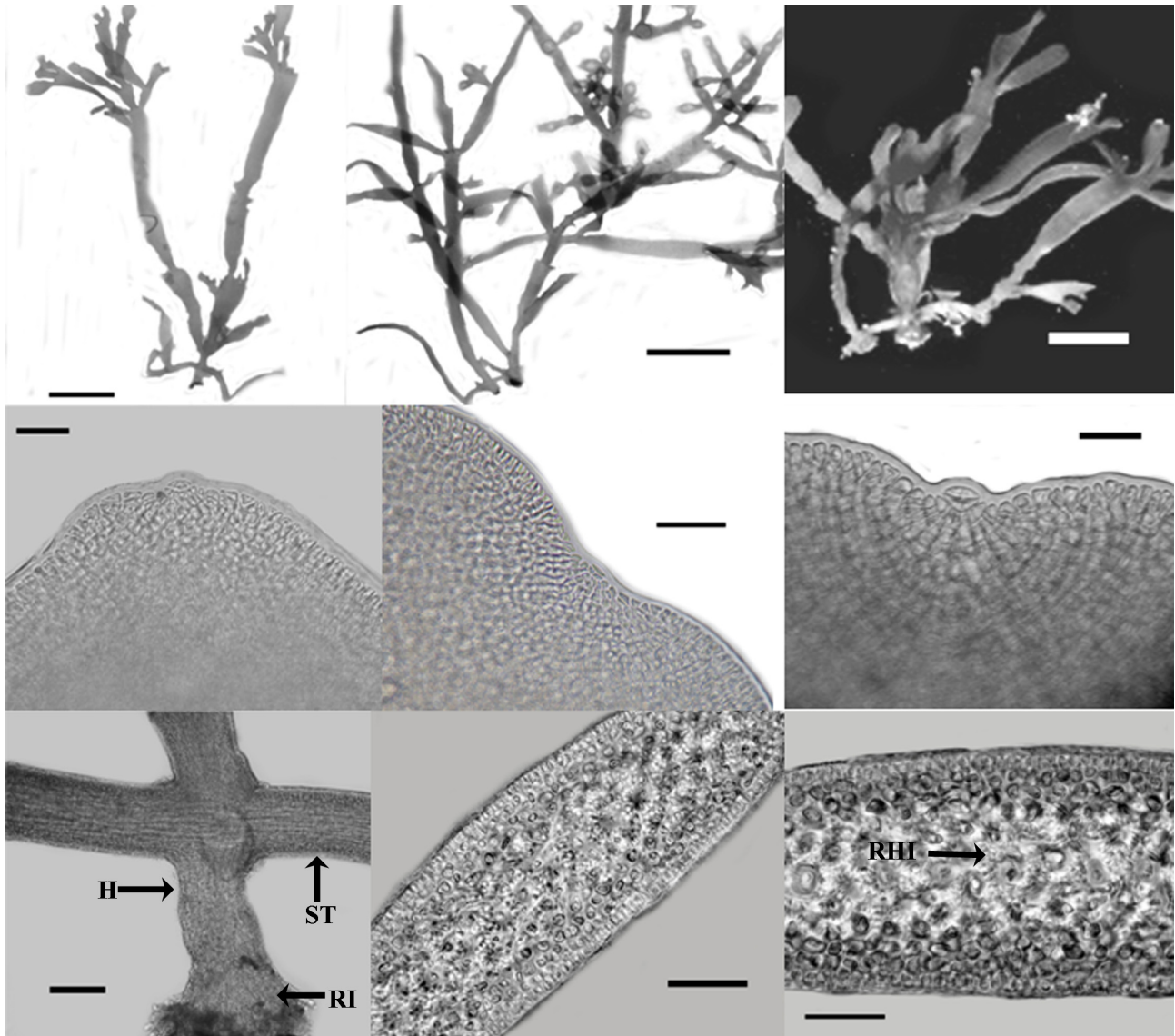
**FIGURE 2.** Maximum-likelihood tree inferred from COI-5P sequences of *Gelidium*. ML bootstrap and Bayesian posterior probabilities values are shown at branches. Bold letters indicate newly generated sequences in this study. \* indicates the holotype.

## Discussion

The specimens analyzed here were collected at several Mexican tropical Pacific locations and initially identified as *Gelidium sclerophyllum*. Intraspecific sequence divergence among specimens of the newly proposed species, *G. gonzalezii*, ranged from 0.0–0.2% for the COI-5P marker. These values are typical for variation reported within species (Freshwater *et al.* 2010; Jamas, 2015; Boo *et al.* 2016a, b; Boo & Hughey 2019; Brunelli *et al.* 2019a, b; Perrone *et al.* 2019). Divergence for the *rbcL* gene among the specimens of *G. gonzalezii* ranged from 0.0–0.1%, less than some intraspecific divergences found in other studies (Freshwater *et al.* 2010, Boo *et al.* 2016a, b, Boo & Hughey

2019, Brunelli *et al.* 2019 a, b, Perrone *et al.* 2019). For example, Boo *et al.* (2016b) presented values of 0.9% for specimens of *G. sclerophyllum* and Perrone *et al.* (2019) published values of 0.6% for *G. carolinianum* C.Perrone, D.W.Freshwater, A.Bottalico, G.H.Boo & S.M.Boo (2019:362).

The specimens of *G. gonzalezii* analyzed in this study were resolved in a fully supported clade from samples of *G. sclerophyllum* from Central America, including the holotype of the species. The two molecular analyses support the recognition of the Mexican specimens as a different species. In addition, *G. gonzalezii* was shown to be most closely related to the three Asian species, *G. yangmeikengense*, *G. honghaiwanense*, and *G. indonesianum* on the basis of the *rbcL* analyses, while the COI-5P positioned *G. gonzalezii* as sister to a clade containing only the two species *G. yangmeikengense* and *G. indonesianum*.

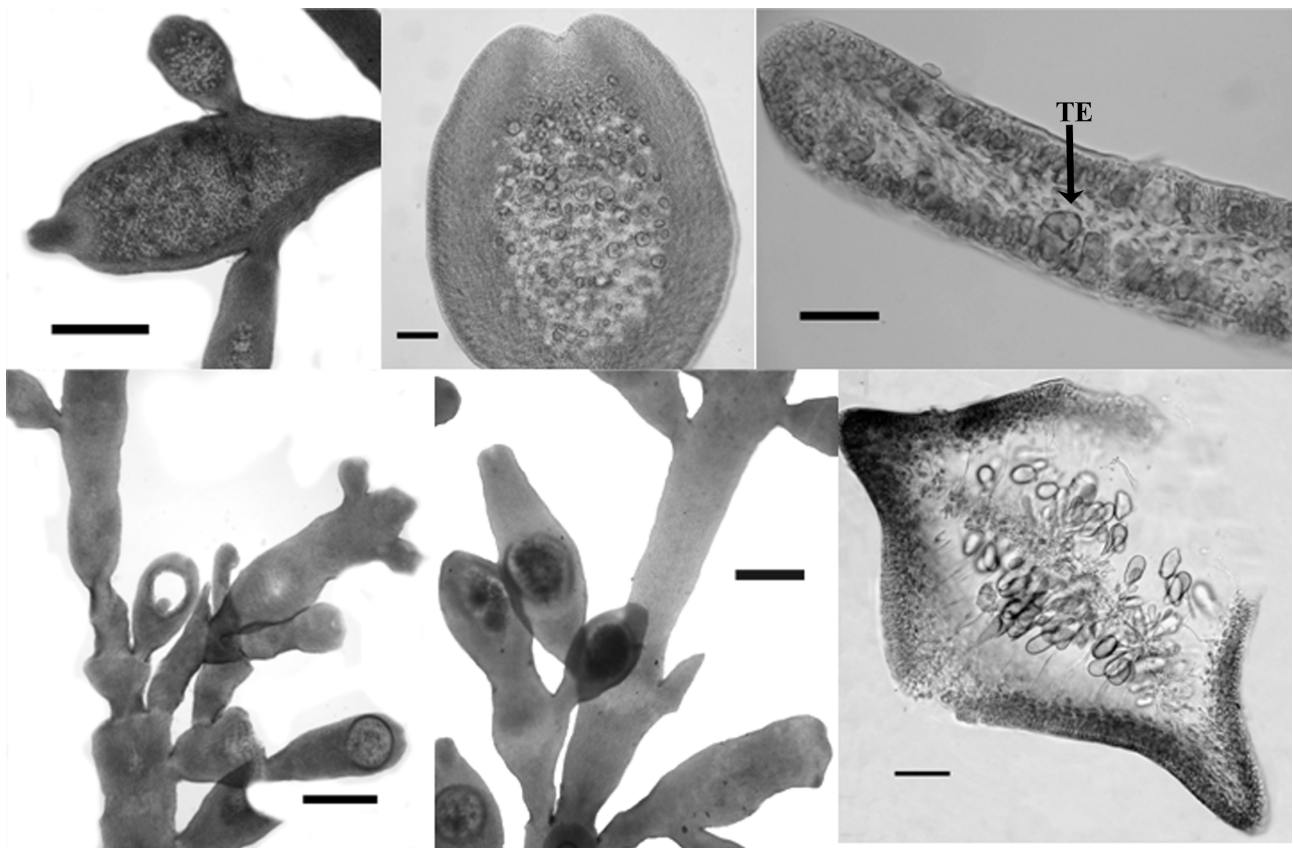


**FIGURE 3.** Vegetative features of *Gelidium gonzalezii* sp.nov. **A.** Holotype (FCME 10850). Scale = 4 mm. **B.** Paratype (FCME10840). Scale = 5 mm. **C.** Paratype (FCME 10841). Scale = 5 mm. **D.** Apical cell. Scale = 800 µm. **E.** Apical cell. Scale= 600 µm. **F.** Apical cell. Scale= 700 µm. **G.** Stolon(ST), haptera (H) and rhizoids. Scale= 500 µm. **H.** Cross section. Scale= 50 µm. **I.** Transversal section, with rhizines(RHI). Scale = 30 µm.

The *G. gonzalezii*, *G. honghaiwanense*, *G. indonesianum* and *G. yangmeikengense* clade is sister to what other authors recognize as a species complex reported from Central America, the Caribbean, and Brazil (Grusz & Freshwater 2014, Iha *et al.* 2015, Freshwater *et al.* 2017, Brunelli *et al.* 2019 a, b). The species in this complex are often confused by their morphology and require molecular tools to distinguish them. These species include *G. floridanum* Taylor (1943:153), *G. sclerophyllum*, *G. guimaraesiae* Brunelli, Milstein, Boo & M.T.Fujii (2019:279) as well as an unnamed species from Pacific Panama reported by Freshwater *et al.* (2017). Sequence divergences among these species and *G. gonzalezii* were 8.2–10.6% for COI-5P and 3.2–3.3% for *rbcL*, which are indicative of their representing different

species in both the Gelidiales and other red algae (e.g. Geraldino *et al.* 2006, Freshwater *et al.* 2010, Kim *et al.* 2011a, Kim & Boo 2012, Sohrabipour 2013, Boo *et al.* 2016a, b, Wang *et al.* 2018, Boo & Hughey 2019, Brunelli *et al.* 2019a, b, Perrone *et al.* 2019). These molecular results support the proposal of *G. gonzalezii* for specimens of *Gelidium* from the Mexican tropical Pacific region and previously identified as *G. sclerophyllum* as a distinct entity.

*Gelidium gonzalezii* was compared morphologically with *G. sclerophyllum*, with the three Asian species with which it is most closely related, and with the species reported on the coasts of the Mexican tropical Pacific (Table 2). It has many morphological distinctions from *G. indonesianum*, most notably size, the type of branching, the shape of the apex, the shape of the cortical cells and the size of the tetrasporangia. *Gelidium indonesianum* reaches 15 cm high (versus 0.7–2.5 cm in *G. gonzalezii*), while their type of branching in *G. indonesianum* is simple compared to a single to multiple irregular branching exhibited in *G. gonzalezii*. The two species are also differentiated by the shape of the apex, being elliptical to rounded in the latter and lanceolate, blunt or truncated in *G. indonesianum*. *Gelidium honghaiwanense* also differs somewhat in size (1.5–4 cm), but also displays a different branching pattern (regularly pinnate or alternate), and number of internal rhizoidal filaments in the medulla (abundant in the inner cortex and sparse in the medulla versus irregular in *G. gonzalezii*). Within this group of closely related species *G. yangmeikengense* is the most difficult to distinguish morphologically from *G. gonzalezii*. This is especially true when only vegetative characters are present. *Gelidium gonzalezii* differs from *G. yangmeikengense* by possessing fewer branching orders and irregular branching, but not pinnate as in *G. yangmeikengense*. When reproductive these two species can be distinguished by the shape for their tetrasporangial sori and size of their tetraspores. *Gelidium gonzalezii* has ovoid to irregular tetrasporangial sori and tetraspores with 20–30 µm width x 30–35 µm long, while *G. yangmeikengense* has elliptical to cordate sori, with tetraspores of 8–14.7 µm in width x 14.7–21.3 µm long. In addition, one or two cystocarps can develop in fertile branchlets in *G. yangmeikengense*, while in *G. gonzalezii* only a single cystocarp develops in each branchlet.



**FIGURE 4.** Reproductive features of *Gelidium gonzalezii* sp. nov. **A.** Tetrasporangial sorus. Scale = 300 µm. **B.** Tetrasporangial sorus. Scale=50 µm. **C.** Transversal section of tetrasporangial branch with some tetraspores (TE). Scale=50 µm. **D.** Female gametophyte with several cystocarpic branches. Scale=200 µm. **E.** Cystocarps. Scale=150 µm. **F.** Transversal section of bilocular cystocarp. Scale =50 µm.

*Gelidium gonzalezii* was also compared with all *Gelidium* species reported on the coasts of the Mexican tropical Pacific with which it could be confused (Dawson 1960, Rodríguez 1989, Rodríguez *et al.* 2008). Among these species, *G. gonzalezii* reaches the largest size (up to 2.5 cm) and has obtuse to bilobed apices. It is distinguished from *G. macnabbianum* which has whip-like projections, and *G. microdentatum* from its toothed margins.

The speciation processes related to *G. gonzalezii*, *G. yangmeikengense*, *G. indonesianum* and *G. honghaiwanense* should be further explored in future studies. Close relationships between gelidioid species of the American and Asian continents have been recorded by other authors. For example, Wang *et al.* (2017) discovered that the American species *G. johnstonii* and the Asian species, *G. tsengii* were conspecific, indicating a wide distribution between continents for a single species. Similarly, *Capreolia implexa*, originally described from Australasia has recently been recorded in Chile (Boo *et al.* 2014). Investigations of benthic marine algae distributed over transoceanic regions can offer insights into ecological and evolutionary processes (Boo *et al.* 2014).

At the present the southern distribution limit of *G. gonzalezii* is Escollera Ixtapa in Zihuatanejo, Guerrero. However, since *G. sclerophyllum* is also reported from the state of Oaxaca (Mendoza-González & Mateo-Cid 1998, Ponce-Márquez 2010), it is possible that specimens from Oaxaca are representative of *G. gonzalezii*. Previous voucher specimens from this region were not available for this study.

Recent molecular studies have contributed to a better defining of species limits in the genus *Gelidium*. *Gelidium sclerophyllum*, a species with a widely reported distribution from Puerto Peñasco in Sonora, México to Las Esmeraldas, Ecuador, has been shown in this study to include at least one cryptic species. *Gelidium gonzalezii* was not previously recognized on the basis of morphology because of the high levels of variation and phenotypic plasticity found in this species. Further collection and study of *Gelidium* species using both morphology and molecular studies is important for validating their taxonomic identity.

## Acknowledgments

The authors thank the postgraduate program of Marine Sciences and Limnology, UNAM. The CONACYT awarded a scholarship for Doctorate studies, CVU 634535. Ivette Ruiz Boijseauneau supported the sampling, collection of specimens and editorial help, and Laura Brénes Guillen for support in sample extraction and amplification of molecular markers.

## References

- Bailey, C. & Freshwater, D.W. (1997) Molecular systematics of the Gelidiales: inferences from separate and combined analyses of plastid *rbcL* and nuclear SSU gene sequences. *European Journal of Phycology* 32: 343–352.  
<https://doi.org/10.1080/09670269710001737279>
- Boo, G.H., Park, J.K. & Boo, S.M. (2013) *Gelidiophycus* (Rhodophyta: Gelidiales): a new genus of marine algae from East Asia. *Taxon* 62: 1105–1116.  
<https://doi.org/10.12705/626.7>
- Boo, G.H., Kim, K.M., Nelson, W.A., Riosmena-Rodríguez, R., Yoon, K.J. & Boo, S.M. (2014) Taxonomy and distribution of selected species of the agarophyte genus *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology* 26: 1243–1251.  
<http://doi.org/10.1007/s10811-013-0111-7>
- Boo, G.H., Le Gall, L., Miller, K.A., Freshwater, D.W., Wernberg, T., Terada, R., Yoon, K.J. & Boo, S.M. (2016a) A novel phylogeny of the Gelidiales (Rhodophyta) based on five genes including the nuclear *CesA*, with descriptions of *Orthogonacladia* gen. nov. and Orthogonacladiaceae fam. nov. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 101: 359–372.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.05.018>
- Boo, G.H., Hughey, J., Miller, K.A. & Boo, S.M. (2016b) Mitogenomes from type specimens, a genotyping tool for morphologically simple species: ten genomes of agar-producing red algae. *Scientific Reports* 6: 35337.  
<https://doi.org/10.1038/srep35337>
- Boo, G.H. & Hughey, J.R. (2019) Phylogenomics and multigene phylogenies decipher two new cryptic marine algae from California, *Gelidium gabrielsonii* and *Gelidium kathyanniae* (Gelidiales, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 55: 160–172.  
<https://doi.org/10.1111/jpy.12802>
- Brunelli, B., Jamas, M., Milstein, D., Boo, S.M. & Fujii, M.T. (2019a) *Gelidium brasiliense* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta): a diminutive agarophyte from Brazil. *Journal of Applied Phycology* 31: 951–958.  
<https://doi.org/10.1007/s10811-018-1678-9>
- Brunelli, B., Milstein, D., Boo, S.M. & Fujii, M.T. (2019b) *Gelidium guimaraesiae* sp. nov. (Gelidiaceae, Rhodophyta) from the Western Atlantic segregated from *G. floridanum* by morphological and molecular evidence. *Phytotaxa* 388: 275–286.



<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.388.4.3>

- Dariba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. & Posada, D. (2012) jModel Test 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- Dawson, E.Y. (1953) Marine red algae of Pacific Mexico. Part 1. Bangiales to Corallinaceae subf. Corallinoidea. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 17: 1–239.
- Dawson, E.Y. (1960) Marine red algae of Pacific Mexico. Part 3. Cryptonemiales, Corallinaceae subf. Melobesioidea. *Pacific Naturalist* 2: 3–125.
- Dawson, E.Y. (1966) New records of marine algae from the Gulf of California. *Journal of the Arizona Academy of Science* 4: 55–66.
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. (1990) Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12: 13–15.
- Freshwater, D.W. & Rueness, J. (1994) Phylogenetic relationships of some European *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) species, based on *rbcL* nucleotide sequence analysis. *Phycologia* 33: 187–194.  
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-33-3-187.1>
- Freshwater, D.W., Fredericq, S. & Hommersand, M. (1995) A molecular phylogeny of the Gelidiales (Rhodophyta) based on analysis of plastid *rbcL* nucleotide sequences. *Journal of Phycology* 31: 616–632.  
<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1995.tb02558.x>
- Freshwater, D.W., Tudor, K., O’shaughnessy, K. & Wylor, B. (2010) DNA barcoding in the red algal order Gelidiales: comparison of COI with *rbcL* and verification of the “barcoding gap”. *Cryptogamie, Algologie* 31: 435–449.
- Freshwater, D.W., Idol, J.N., Parham, S.L., Fernández-García, C., León, N., Gabrielson, P.W. & Wylor, B. (2017) Molecular assisted identification reveals hidden red algae diversity from the Burica Peninsula, Pacific Panama. *Diversity* 19: 1–38.  
<https://doi.org/10.3390/d9020019>
- Gaillon, B. (1828) Résumé méthodique des classifications des Thalassiphytes. *Dictionnaire des Sciences Naturelles [Levrault]* 53: 350–406.
- Gardner, N.L. (1927) New species of *Gelidium* on the Pacific coast of North America. *University of California Publications in Botany* 13: 273–318.
- Geraldino, P.J.L., Yang, E.C. & Boo, S.M. (2006) Morphology and Molecular Phylogeny of *Hypnea flexicaulis* (Gigartinales, Rhodophyta) from Korea. *Algae* 21: 417–423.
- González-González, J., Gold-Morgan, M., León-Tejeda, H., Candelaria, C., León-Álvarez, D., Zaragoza, E.S. & Fragoso, D. (1996) *Catálogo onomástico (nomenclator) y bibliografía indexada de las algas bentónicas marinas de México*. Cuadernos No. 34. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 492 pp.
- Grusz, A.L. & Freshwater, D.W. (2014) Studies of Costa Rican Gelidiales (Florideophyceae). II. Two Pacific Taxa Including *Gelidium microglossum*, n. sp. *Pacific Science* 68: 97–110.  
<http://dx.doi.org/10.2984/68.1>
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. (2020) *Algae Base*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available from: <http://www.algaebase.org>. (accessed 5 May 2020)
- Guiry, M.D. & Womersley, H.B.S. (1993) *Capreolia implexa* gen. et sp. nov. in Australia and New Zealand (Gelidiales, Rhodophyta); an intertidal red alga with an unusual life history. *Phycologia* 32: 266–277.
- Hall, T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium, Series* 41: 95–98.
- Harvey, W.H. (1853) *Nereis boreali-americana*; or, contributions towards a history of the marine algae of the atlantic and pacific coasts of North America. Part II. Rhodospermeae. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 5: 1–258.
- Hollenberg, G.J. & Abbott, I.A. (1965) New species and new combinations of marine algae from the region of Monterey, California. *Canadian Journal of Botany* 43: 1177–1188.
- Iha, C., Milstein, D., Guimarães, S.M.P.B., Freshwater, D.W. & Oliveira, M.C. (2015) DNA barcoding reveals high diversity in the Gelidiales of the Brazilian southeast coast. *Botanica Marina* 58: 295–305.  
<https://doi.org/10.1515/bot-2014-0069>
- Jamas, M. (2015) *Diversidade de Gelidiales (Rhodophyta) no Brasil, com ênfase na região nordeste, com base em estudos morfológicos e DNA barcodes*. Instituto de Botânica, Brasil. 128 pp.
- Jamas, M., Iha, C., Oliveira, M.C., Guimarães, S.M.P.B. & Fujii, M.T. (2017) Morphological and molecular studies on Gelidiaceae and Gelidiellaceae (Gelidiales, Rhodophyta) from Brazil with description of the new species *Gelidium calidum*. *Phytotaxa* 314: 195–218.  
<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.314.2.2>
- Kim, K.M., Hwang, I.K., Park, J.K. & Boo, S.M. (2011a) A new agarophyte species, *Gelidium eucorneum* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta), based on molecular and morphological data. *Journal of Phycology* 47: 904–910.  
<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01005.x>

- Kim, K.M., Gerung, G.S. & Boo, S.M. (2011b) Two-gene sequences and morphology of *Gelidium zollingeri* (Kützinger) *comb. nov.* (Gelidiales, Rhodophyta). *Algae* 26: 209–209.  
<https://doi.org/10.4490/algae.2011.26.1.209>
- Kim, K.M. & Boo, S.M. (2012) Relationships and distribution of *Gelidium crinale* and *G. pusillum* (Gelidiales, Rhodophyta) based on *cox1* and *rbcL* sequences. *Algae* 27: 83–97.  
<https://doi.org/10.4490/algae.2012.27.2.083>
- Kim, K.M., Hwang, I.K., Yoon, H.S. & Boo, S.M. (2012a) Four novel *Gelidium* species (Gelidiales, Rhodophyta) discovered in Korea: *G. coreanum*, *G. jejuensis*, *G. minimum* and *G. prostratum*. *Phycologia* 51: 461–474.  
<https://doi.org/10.2216/11-117.1>
- Kim, K.M., Hoarau, G. & Boo, S.M. (2012b) Genetic structure and distribution of *Gelidium elegans* (Gelidiales, Rhodophyta) in Korea based on mitochondrial *cox1* sequence data. *Aquatic Botany* 98: 27–33.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.12.005>
- Kumar, S., Stecher, G. & Tamura, K. (2016) MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33: 1870–1874.
- Lamouroux, J.V.F. (1813) Essai sur les genres de la famille des Thalassiophytes non articulées. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris* 20: 21–47, 115–139, 267–293.
- Le Jolis, A. (1863) Liste des algues marines de Cherbourg. *Mémoires de la Société Impériale des Sciences Naturelles de Cherbourg* 10: 5–168.
- Mendoza-González, A.C. & Mateo-Cid, L.E. (1998) Avance de un estudio sobre las macroalgas marinas de Guerrero y Oaxaca. *Ciencia y Mar* 4: 15–29.
- Norris, R.E. (1987) A re-evaluation of *Ptilophora* Kützinger and *Beckerella* Kylin (Gelidiales, Rhodophyceae) with a review of South African species. *Botanica Marina* 30: 243–258.  
<https://doi.org/10.1515/botm.1987.30.3.243>
- Perrone, C., Bottalico, A., Boo, G.H., Boo, S.M., Miller, K.A. & Freshwater, D.W. (2019) *Gelidium adriaticum* *sp. nov.* and *Gelidium carolinianum* *sp. nov.* (Gelidiales, Rhodophyta) from the Mediterranean Sea. *Phycologia* 58: 359–373.  
<https://doi.org/10.1080/00318884.2019.1580102>
- Ponce-Márquez, E., Rodríguez, D., López, N., Alba-Lois, L. & Aguilar, M. (2009) Estudio citogenético de poblaciones mexicanas de *Gelidium sclerophyllum* (Gelidiales, Rhodophyta). *Hidrobiológica* 19: 85–93.
- Ponce-Márquez, E. (2010) *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) del Pacífico tropical mexicano: variación genética inter e intraespecífica. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 142 pp.
- Rodríguez, D. (1989) *Gelidiales-Rhodophyta: Una Contribución a la Flora Tónica del Pacífico tropical mexicano*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 196 pp.
- Rodríguez, D. & Collado-Vides, L. (1996) Architectural models for apical patterns in *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta): hypothesis of growth. *Phycological Research* 44: 95–100.  
<https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.1996.tb00381.x>
- Rodríguez, D. & Rivas, G. (1997) *Gelidium sclerophyllum* (Gelidiales: Gelidiaceae) Evaluación de caracteres para la segregación intergenérica. *Revista de Biología Tropical* 44: 305–310.
- Rodríguez, D., López, N. & González-González, J. (2008) Gelidiales (Rhodophyta) en las costas del Pacífico mexicano con énfasis en las especies tropicales. In: Senties, A. & Dreckmann, K. (Eds.) *Monografías Ficológicas* (3). Universidad Autónoma Metropolitana, Mexico, pp. 27–74.
- Rodríguez, D. & Santelices, B. (1987) Patterns of apical structure in the genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Gelidiaceae, Rhodophyta). *Hydrobiologia* 151/152: 199–203.
- Rodríguez, D. & Santelices, B. (1988) Separation of *Gelidium* and *Pterocladia* on vegetative characters. In: Abbott, I.A. (Eds.) *Taxonomy of Economic Seaweeds with reference to some Pacific and Caribbean Species (II)*. La Jolla: Sea Grant College Program, University of California, California, pp. 115–125.
- Rodríguez, D. & Santelices, B. (1996) Medullary structure differences in *Gelidium* and *Pterocladia* (Gelidiales, Rhodophyta): taxonomic meaning. *Phycological Research* 44: 223–232.  
<https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.1996.tb00052.x>
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539–542.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Santelices, B. (1990) New and old problems in the taxonomy of the Gelidiales (Rhodophyta). *Hydrobiologia* 204/205: 125–135.  
[http://doi.org/10.1007/978-94-009-2049-1\\_18](http://doi.org/10.1007/978-94-009-2049-1_18)

- Santelices, B. (1998) Taxonomic review of the species of *Pterocladia*. *Journal of Applied Phycology* 10: 237–252.  
<https://doi.org/10.1023/A:1008095915164>
- Saunders, G.W. (2005) Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future applications. *Philosophical transactions of the Royal Society B. Biological Sciences* 360 (1462): 1879–1888.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1719>
- Shimada, S, Horiguchi, T. & Masuda, M. (2000) Two new species of *Gelidium* (Rhodophyta, Gelidiales), *Gelidium tenuifolium* and *Gelidium koshikianum*, from Japan. *Phycological Research* 48: 37–46.  
<https://doi.org/10.1046/j.1440-1835.2000.00182.x>
- Sohrabipoor, J. (2013) *Taxonomy of Gelidiales in Malaysia based on molecular and morphological studies*. Universidad de Malaya, Kuala Lumpur, Malaya, 277 pp.
- Stamatakis, A. (2014) RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688–2690.  
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl446>
- Taylor, W.R. (1943) Marine algae from Haiti collected by H.H. Bartlett in 1941. *Papers of the Michigan Academy of Sciences, Arts and Letters* 28: 143–163.
- Taylor, R. (1945) Pacific Marine Algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pacific Expedition* 12: 1–528.
- Thomas, D.T. & Freshwater, D.W. (1999) Phylogenetic relationships of Gelidiales species in Costa Rica. *Journal of Phycology* 14: 66–71.  
<https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.00001-197.x>
- Thompson, J.D., Higgins, D.G. & Gibson, T.J. (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic acids research* 22: 4673–4680.
- Tronchin, E.M., Freshwater, D.W., Bolton, J.J. & Anderson, R.J. (2002) A reassessment and reclassification of species in the genera *Onikusa* Akatsuka and *Suhria* J. Agardh ex Endlicher (Gelidiales, Rhodophyta) based on molecular and morphological data. *Botanica Marina* 45: 548–555.  
<https://doi.org/10.1515/BOT.2002.058>
- Tronchin, E.M. & Freshwater D.W. (2007) Four Gelidiales (Rhodophyta) new to southern Africa, *Aphanta pachyrrhiza* gen. et sp. nov., *Gelidium profundum* sp. nov., *Pterocладиella caerulea* and *P. psammophila* sp. nov. *Phycologia* 46: 325–348.  
<http://dx.doi.org/10.2216/06-73.1>
- Wang, X.L., Xia, B.M., Bottalico, A. & Wang, G.C. (2017) Taxonomic revision of *Gelidium tsengii* and *Gelidium honghaiwanense* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from China based upon molecular and morphological data analyses. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 35: 1442–1453.  
<http://dx.doi.org/10.1007/s00343-017-5340-1>
- Wang, X.L., Xia, B., Boo, G.H. & Wang, G.C. (2018) *Gelidium sanyaense* sp. nov. and *G. yangmeikengense* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from southern China based on morphology and molecular data. *Phycologia* 57: 41–51.  
<https://doi.org/10.2216/17-12.1>



## Morphological and molecular characterization of two species of *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) from Mexico: *G. nayaritense* sp. nov. and the new record of *G. sanyaense*

NATALY QUIROZ-GONZÁLEZ<sup>1</sup>, MA. EDITH PONCE-MÁRQUEZ<sup>2</sup>, NORMA LÓPEZ-GÓMEZ<sup>3</sup> & DENÍ RODRÍGUEZ<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México; Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Ciudad de México, México.

✉ [natalyquirozgonzalez@gmail.com](mailto:natalyquirozgonzalez@gmail.com); <https://orcid.org/0000-0001-5582-980X>

<sup>2</sup>Facultad de Ciencias, UNAM Av. Universidad 3000, Circuito Exterior S/N Delegación Coyoacán, C.P. 04510 Ciudad Universitaria, D.F. México.

✉ [maedithpm@gmail.com](mailto:maedithpm@gmail.com); <https://orcid.org/0000-0003-3172-0927>

✉ [denirodriguez@ciencias.unam.mx](mailto:denirodriguez@ciencias.unam.mx); <https://orcid.org/0000-0001-5001-1216>

<sup>3</sup>Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, C.P. 58190 Morelia, Michoacán, México.

✉ [nlopez@enesmorelia.unam.mx](mailto:nlopez@enesmorelia.unam.mx); <https://orcid.org/0000-0003-2794-5349>

\*Corresponding autor: Dení Rodríguez, ✉ [denirodriguez@ciencias.unam.mx](mailto:denirodriguez@ciencias.unam.mx)

### Abstract

*Gelidium pusillum* is a species reported from the northern Gulf of California to the tropical region of the Mexican Pacific, but there is wide morphological variation among populations. The objective of this research was to evaluate of the Mexican species using morphological and molecular approaches, with the markers *rbcL* and COI-5P. This study examined 12 samples from four sites in the Mexican tropical Pacific. Phylogenetic analyses resolved these specimens within two clades separated from the topotype material of *G. pusillum*. The main morphological differences with other Mexican and phylogenetic closely related species were size, branching pattern, branching order, distribution of internal rhizoidal filaments, and shape of the tetrasporangial sori. The sequence divergences between these clades and the morphological differences support their representing distinct species so that *Gelidium nayaritense* sp. nov. is proposed for tropical specimens of the Mexican Pacific, whose diagnostic characteristics are the little or absent branching, its small size, as well as the presence of internal rhizoidal filaments concentrated in the subcortex, further *G. sanyaense* is register for first time from Mexico and Eastern Pacific.

**Keywords:** Gelidiaceae, molecular markers, phylogeny, taxonomy

### Introduction

*Gelidium pusillum* (Stackhouse) Le Jolis (1863: 139) is amongst the most difficult red algal species to identify. It was long considered to be a cosmopolitan species, and the prototype for small *Gelidium* species. Consequently, several small turf-forming species from around the world have fallen under this same name (Silva *et al.* 1996, Perrone *et al.* 2019, Guiry & Guiry 2021). Freshwater & Rueness (1994) suggested that only European specimens belonged to this species, information confirmed by other authors (Millar & Freshwater 2005, Kim & Boo 2012). Thus, all small and similar specimens belonging to tropical locations that have been identified as *G. pusillum* require taxonomic treatment.

Currently, molecular tools together with morphology have made it possible to clarify the taxonomic status of many of the specimens under the name of *Gelidium pusillum* leading to the recognition of previously unreported species such as *G. microdonticum* W.R.Taylor (1969: 169) (Iha *et al.* 2015), and proposals of the new species *G. sentosaense* G.H.Boo, Y.Cai & S.M.Boo (2016: 248) (Boo *et al.* 2016a), *G. brasiliense* Brunelli, Boo & M.T.Fujii (2019:954) (Brunelli *et al.* 2019a), *G. gabrielsonii* Hughey & G.H.Boo (2019: 162) (Boo & Hughey 2019), *G. adriaticum* C.Perrone, A.Bottalico, G.H.Boo & S.M.Boo (2019: 361) (Perrone *et al.* 2019).

In the Tropical Mexican Pacific *Gelidium pusillum* has been reported from Baja California to Chiapas (González-González *et al.* 1996, Rodríguez *et al.* 2008, Guiry & Guiry, 2021). The first Mexican records of this species came from Gulf of California in Guaymas, Tiburon Island in Sonora, Puerto Refugio in Baja California and Clarion Island in Colima (Dawson 1944). Mexican *G. pusillum* specimens have diagnostic morphological characters that facilitate their differentiation from other species in the region. However, there is also high morphological variability among different populations (Rodríguez 1989, Rodríguez *et al.* 2008). Numerous reports of this morphological variability exist along Mexican coasts, and the presence of five morphotypes based mainly on differences in branching pattern have been indicated (López-Gómez 2001, Rodríguez *et al.* 2008, Ponce-Márquez 2010).

The present work observed morphological characters together with the analysis of two molecular markers. We conclude that the specimens studied belonging to morphotype one described by Rodríguez (1989) and Rodríguez *et al.* (2008) are different from the topotype material of *Gelidium pusillum*, which is why we propose and describe a new species and new record for Mexico here.

## Materials & methods

A total of 12 specimens identified as *Gelidium pusillum* were sampled from four locations in the tropical Mexican Pacific between 2017–2018 (Table 1). Specimens were collected in the rocky intertidal region and fixed with 4% formaldehyde solution in seawater for morphological study, and a part of each thallus was also placed in silica gel for molecular analysis. Images of their general morphological features were obtained with a CANON EOS REBEL T3 camera (Canon Inc., Tokyo, Japan).

**TABLE 1.** Species, collection sites, GenBank accession numbers and references with which the present work was carried out. (–): sequence not found; bold letters: sequence from this study.

Species	Collection locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
<i>Gelidium abbottiorum</i> R.E. Norris	South Africa, KwaZulu-Natal, Shelly Beach		EF190254/KT920390	Tronchin & Freshwater, 2007
<i>Gelidium capense</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva	South Africa, Cape Peninsula, False Bay/South Africa, Clovelly, False Bay		L22461/HM629858	Freshwater & Rueness, 1994/Kim <i>et al.</i> 2011a, b
<i>Gelidium caulacanthum</i> J. Agardh	New Zealand, Porirua Harbor, N. Island/New Zealand		U00103/HM629860	Freshwater & Rueness, 1994/Kim <i>et al.</i> 2011a, b
<i>Gelidium carolinianum</i> C.Perrone, D.W.Freshwater, A.Bottalico, G.H.Boo & S.M.Boo	USA, North Carolina, Topsail Sound, Pender Co.		MG272418/MG800613	Perrone <i>et al.</i> 2019
<i>Gelidium coulteri</i> Harvey	USA, California, Yaquina Bay, Oregon/USA, Agate Beach		HQ412495/HM629862	Freshwater <i>et al.</i> 2010/ Kim <i>et al.</i> 2011a, b
	USA, California, Point Cavallo, Marin County		KX423479/NC031840	Boo & Hughey 2019/Boo <i>et al.</i> 2016c
<i>Gelidium coreanum</i> K.M.Kim, I.K.Hwang, H.S.Yoon & S.M.Boo	Korea, Youngjin, Gangreung		JQ340400/JQ340420	Kim <i>et al.</i> 2012
<i>Gelidium corneum</i> (Hudson) J.V. Lamoroux	Morocco		HM629821/HM629861	Kim <i>et al.</i> 2011a, b
<i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon	Australia, Rottneest Island, Green Island/ United Kingdom, Sidmouth		HQ412493/JX096542	Freshwater <i>et al.</i> 2010/ Kim & Boo, 2012
<i>Gelidium elegans</i> Kützing	South Korea Seogochado, Jindo		HM629829/HM629869	Kim <i>et al.</i> 2011 a, b

.....continued on the next page

**TABLE 1.** (Continued)

Species	Collection locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
<i>Gelidium eucorneum</i> K.M.Kim, I.K.Hwang, J.K. Park & S.M.Boo	South Korea, Hakdong, Geoje		HM629815/HM629854	Kim <i>et al.</i> 2011 a
<i>Gelidium floridanum</i> Taylor	USA, Florida, Indian River Co., Sebastian Inlet		U00107/ -	Freshwater <i>et al.</i> 1995
	Brazil, Sao Paulo, Itanhaem, Cibratel		- /KT208101	Iha <i>et al.</i> 2015
<i>Gelidium galapagense</i> W. R. Taylor	Ecuador, Banks Bay, Isla Isabela, Galapagos		KX423476/KX423473	Boo <i>et al.</i> 2016c
<i>Gelidium gabrielsonii</i> Hughey & G.H. Boo	USA, California Asilomar, Monterey County/ USA, Hopkins Marine Station, Pacific Grove		MH780748/MG922859	Boo & Hughey, 2019
<i>Gelidium gonzalezii</i> D. Rodríguez, N. Quiroz-González & M. Ponce-Márquez	Mexico, Guerrero, Troncones		MN336345/MN346970	Quiroz <i>et al.</i> 2020
<i>Gelidium guimaraesiae</i> Brunelli, Milstein, S.M. Boo & M.T. Fujii	Brazil, Santa Catarina, Florianópolis, Joaquina		MF565763/MF577008	Brunelli <i>et al.</i> 2019b
	Brazil, Espírito Santo, Serra, Capuba Beach		MF565764/MF577009	Brunelli <i>et al.</i> 2019b
<i>Gelidium hommersandii</i> A.J.K. Millar & D.W. Freshwater	Australia, New South Wales		JX891625/JX891599	Millar & Freshwater, 2005
<i>Gelidium indonesianum</i> K.M. Kim, G.S. Gerung & S.M. Boo	Indonesia, Pameungpeuk beach, Java		JF330216/JF330215	Kim <i>et al.</i> 2011b
<i>Gelidium isabelae</i> W.R. Taylor	Ecuador, Pt. Albemarle, Isla Isabela, Galapagos		KX423477/KX427231	Boo <i>et al.</i> 2016c
<i>Gelidium japonicum</i> (Harvey) Okamura	Japan, Choshi, Chiba		HM629830/HM629870	Kim <i>et al.</i> 2011a, b
<i>Gelidium jejuense</i> K.M. Kim, I.K. Hwang, H.S. Yoon & S.M. Boo	Korea, Jongdal, Jeju,		JQ340407/JQ340445	Kim <i>et al.</i> 2012a
<i>Gelidium johnstonii</i> Setchell & N.L. Gardner	South Korea, Jeju, Munseom		KF381386/KF384128	Boo <i>et al.</i> 2014
<i>Gelidium kathyanniae</i> G.H. Boo & Hughey	USA, California, Point Pinos, Pacific Grove, Monterey,		MH780752/MH780746	Boo & Hughey, 2019
<i>Gelidium minimum</i> K.M. Kim, I.K. Hwang, H.S. Yoon & S.M. Boo	Korea		JQ340414/JQ340454	Kim <i>et al.</i> 2012b
<i>Gelidium microdenticum</i> W.R.Taylor	Brazil, Sao Paulo, Ubatuba, Cigarra		KT208104/ -	Iha <i>et al.</i> 2015
<b><i>Gelidium nayaritense sp. nov.</i></b>	Mexico, Nayarit, Sayulita	31°18'23"N; 113°32'54"W	<b>MT823276/MT814692</b>	This study
	Nayarit, Sayulita	31°18'23"N; 113°32'54"W	<b>MT798865/MT799807</b>	This study/Holotype
	Nayarit, Sayulita	31°18'23"N; 113°32'54"W	- /MT814691	This study

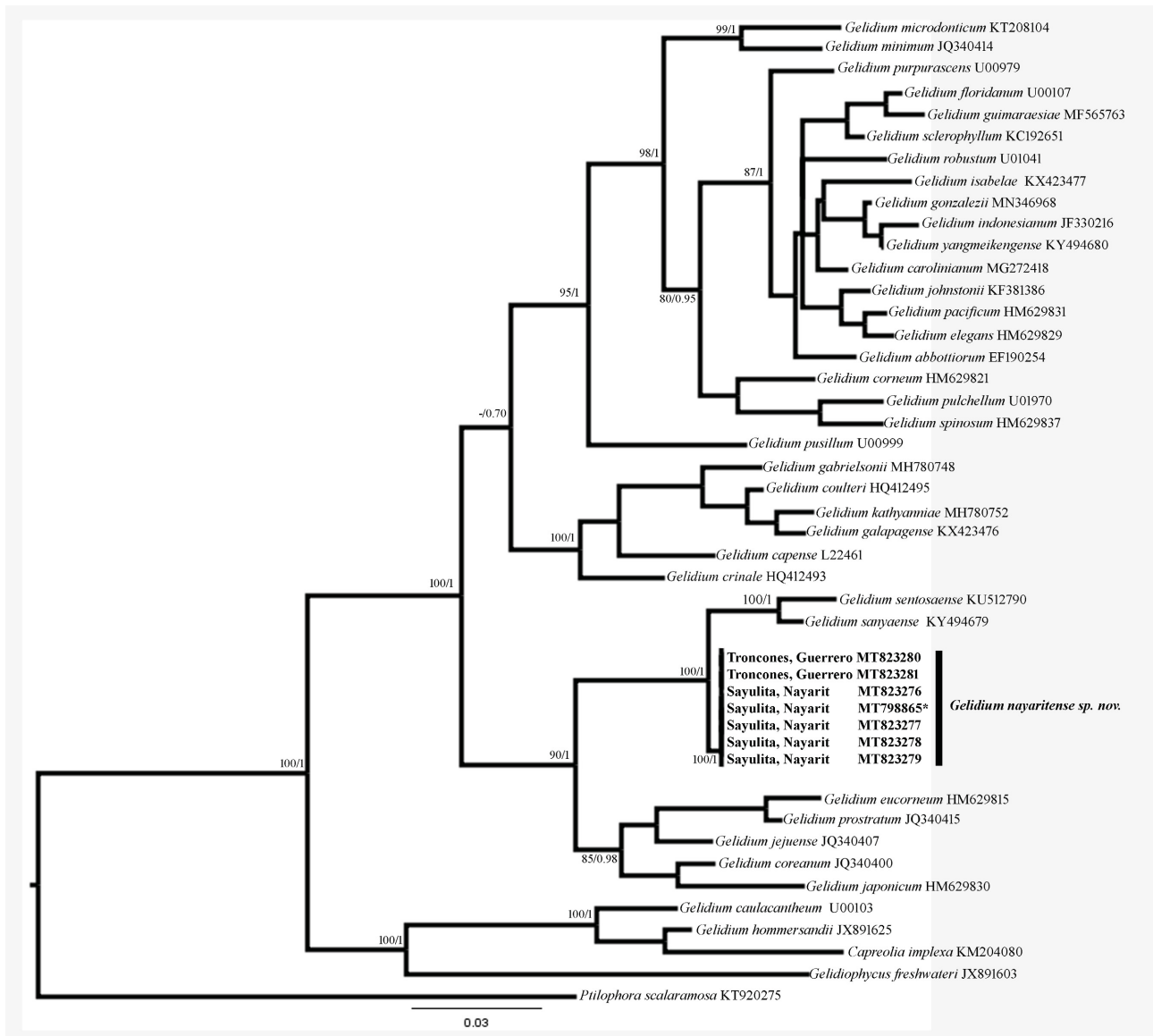
.....continued on the next page

TABLE 1. (Continued)

Species	Collection locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
	Nayarit, Sayulita	31°18'23"N; 113°32'54"W	<b>MT823277/MT814693</b>	This study
	Nayarit, Sayulita	31°18'23"N; 113°32'54"W	<b>MT823278/ -</b>	This study
	Nayarit, Sayulita	31°18'23"N; 113°32'54"W	<b>MT823279/MT814694</b>	This study
	Troncones, Guerrero	17°46'48"N; 101°43'31"W	<b>MT823280/MT814696</b>	This study
	Troncones, Guerrero	17°46'48"N; 101°43'31"W	<b>MT823281/MT814695</b>	This study
<i>Gelidium pacificum</i> Okamura	Japan, Marine Station, Chiba		HM629831/HM629871	Kim <i>et al.</i> 2011a, b
<i>Gelidium prostratum</i> K.M.Kim, I.K.Hwang, H.S.Yoon & S.M.Boo	Korea, Euihang, Taean		JQ340415/JQ340456	Kim <i>et al.</i> 2012 a
<i>Gelidium pulchellum</i> (Turner) J.V. Lamouroux	Northern Ireland/ United Kingdom, Ilfracombe Harbour		U01970/JX891570	Freshwater & Rueness 1994/ Boo <i>et al.</i> 2012b
<i>Gelidium purpurascens</i> N.L. Gardner	USA, California San Juan Island, Washington/ California, Agate Beach		U00979/HM629873	Freshwater & Rueness 1994/ Kim <i>et al.</i> 2011 a, b
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	United Kingdom, Sidmouth		JX096527/JX096551	Kim & Boo 2012
<i>Gelidium robustum</i> (N.L. Gardner) Hollenberg & I.A. Abbott	USA, California, Orange County, Dana Point/México, B.C.S Natividad island		U01041/HM629876	Freshwater & Rueness 1994/ Kim <i>et al.</i> 2011a, b.
<i>Gelidium sanyaense</i> G.C.wang & X.L.Wang	China, Guaishitan, Guangxi		KY494679/KY494660	Wang <i>et al.</i> 2018
	México, Guerrero, Playa las Gatas		MW296055/MW291638	This study
	Guerrero, Las Gatas		<b>MZ151922/ MZ151918</b>	This study
	Oaxaca, La Entrega		<b>MZ151921/ MZ151917</b>	This study
	Oaxaca, La Entrega		<b>MZ151920/ MZ151916</b>	This study
<i>Gelidium sclerophyllum</i> W.R. Taylor	Costa Rica, Guanacaste, Montezuma		KC192651/KC288159	Grusz & Freshwater 2014
	Ecuador, las Esmeraldas bay		- /NC031839	Boo <i>et al.</i> 2016c
<i>Gelidium sentosaense</i> G.H.Boo, Y.Cai & S.M.Boo	Singapore, Sentosa Island		KU512790/KU512774	Boo <i>et al.</i> 2016a
<i>Gelidium spinosum</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva	Spain, Muros, A. Coruna		HM629837/HM629877	Kim <i>et al.</i> 2011 b
<i>Gelidium yangmeikengense</i> G.C.Wang & X.L.Wang	China, Yangmeikeng, Shenzhen		KY494680/KY494665	Wang <i>et al.</i> 2018
<i>Capreolia implexa</i> Guiry & Womersley	New Zealand, Ringaringa Beach, Stewart Island		KM204080/KM204044	Boo <i>et al.</i> 2014
<i>Gelidiophycus freshwateri</i> G.H. Boo, J.K. Park & S.M. Boo	Korea, Daecheon, Boryeong,		JX891603/JX891571	Boo <i>et al.</i> 2013
<i>Ptilophora scalaramosa</i> (Kraft) R.E. Norris	Phiippines, Sorsogon Province, Bulusan		KT920275/KT920401	Boo <i>et al.</i> 2016 b

Transverse and longitudinal thallus sections were cut manually using a razor blade under a Nikon C-LEDS stereomicroscope (Nikon, Inc., Konan, Minato-ku, Tokyo, Japan). Anatomical observations were made with an Olympus CX23 optical microscope (Olympus America Inc., Center Valley, Pennsylvania, USA).

Total DNA was extracted using the CTAB protocol (Doyle & Doyle 1990). PCR reactions were set up with the ThermoScientific Phire Plant Direct Kit and following reagent proportions: 10 µl of 2X buffer, 1.0 µl of each forward and reverse primer at 10 pmol/µl, 0.4 µl of Taq Polymerase, 1.0 µl of DNA and 11.6 µl of injectable water, for a final volume of 25µl. The primers used for amplifying and sequencing were F-rbcL start with R-753 and F-57 with R-1381 for *rbcL* (Freshwater & Rueness 1994). COI-5P was amplified and sequenced using the GHaIF with GazR primers (Saunders 2005). The reactions were run in a Techne Flexi-gene thermal cycler (Bibby scientific, Maryland, USA), following the cycling protocol described by Freshwater & Rueness (1994). The PCR products were sequenced by Macrogen Inc. (South Korea), edited with the Bioedit (Hall 1999) or Sequencher (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, USA) programs, and aligned with ClustalW (Thompson *et al.* 1994).

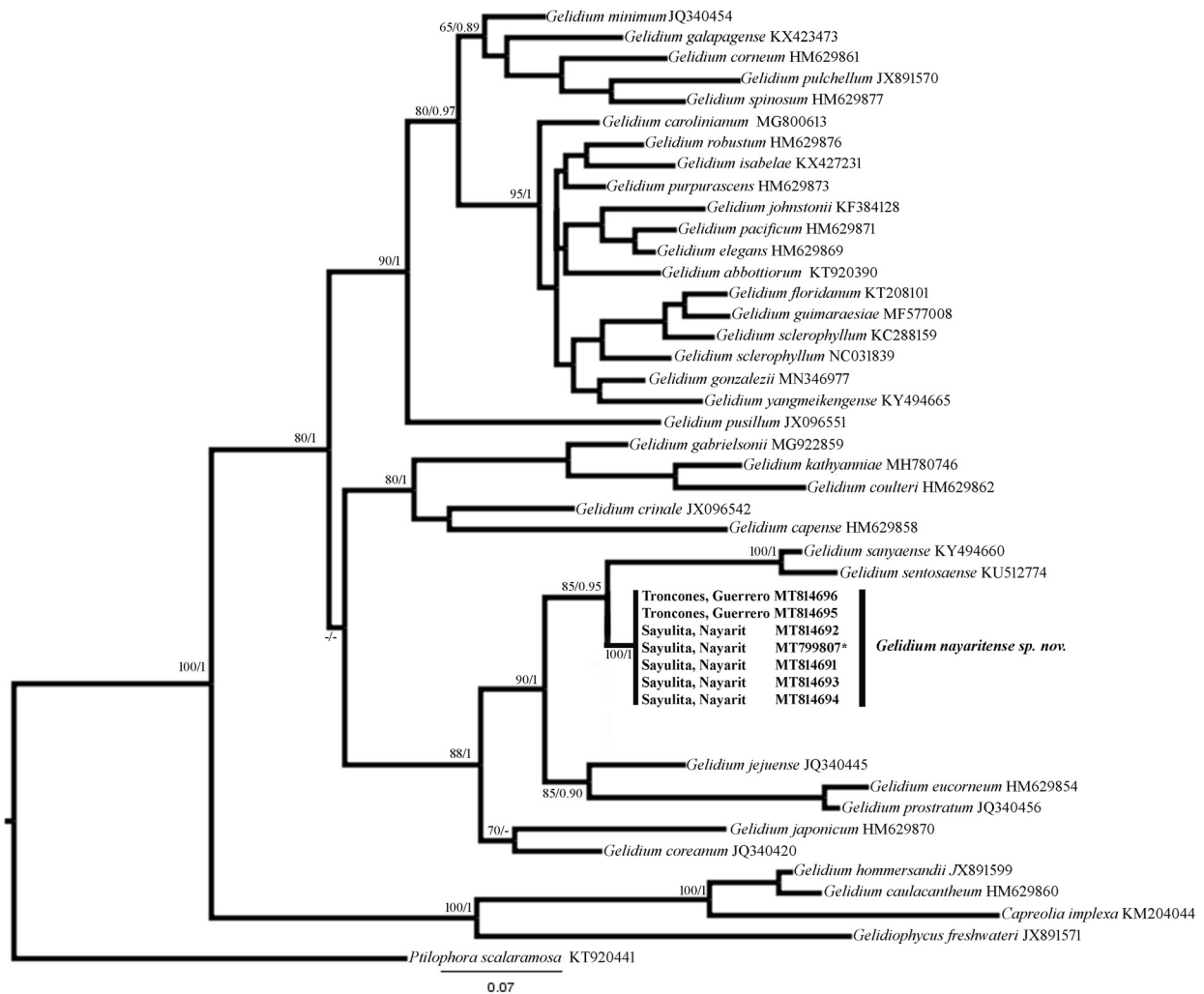


**FIGURE 1.** Maximum-likelihood tree inferred from *rbcL* sequences of *Gelidium*. ML bootstrap and Bayesian posterior probabilities values are shown at branches. Bold letters indicate newly generated sequences in this study. \* indicates the holotype.

The *rbcL* and COI-5P alignments consisted of 11 new and 42 GenBank sequences, and 11 new and 40 GenBank sequences, respectively (Table 1). *Ptilophora scalaramosa* (Kraft) Norris (1987:258), *Gelidiophycus freshwateri* Boo, Park & Boo (2013:1111), and *Capreolia implexa* Guiry & Womersley (1993:267) were used as the outgroups. MEGA 7.0 (Kumar *et al.* 2016) was used to calculate genetic distances. The best evolutionary model for phylogenetic analyses selected with the JModelTest 2.1.10 program (Dariba *et al.* 2012) was GTR + G + I for both data sets. Phylogenies of COI-5P and *rbcL* datasets were inferred using maximum likelihood (ML) and Bayesian inference (BI).



The ML analyses were conducted using RAxML v8.0.X (Stamatakis 2014) set as follows: a rapid bootstrap analysis and search for the best scoring ML tree in one single program run with 1000 bootstrap replicates under the GTR + G + I substitution model. BI was performed for individual datasets with MrBayes v3.2.1 (Ronquist *et al.* 2012) using the Metropolis coupled Markov chain Monte Carlo under the GTR + G + I model. For each matrix, two million generations of two independent runs were performed with four chains and sampling trees every 100 generations. The burn-in period was identified graphically by tracking the likelihoods at each generation to determine whether they reached a plateau. Twenty-five percent of the saved trees were removed, and the remaining trees were used to calculate Bayesian posterior probabilities (BPPs).



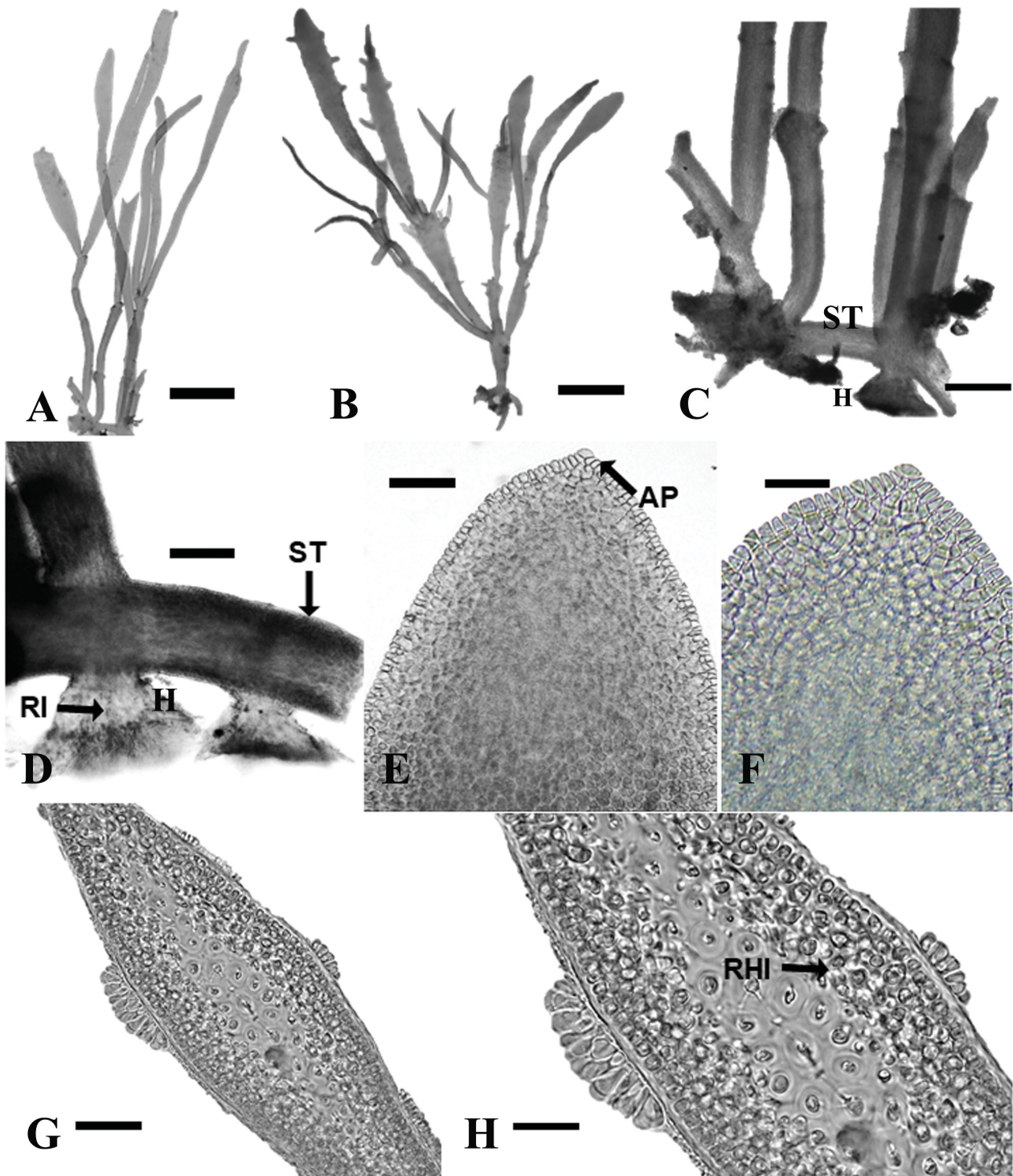
**FIGURE 2.** Maximum-likelihood tree inferred from COI-5P sequences of *Gelidium*. ML bootstrap and Bayesian posterior probabilities values are shown at branches. Bold letters indicate newly generated sequences in this study. \* indicates the holotype.

## Results

**Molecular phylogeny:** The *rbcL* alignment consisted of 53 sequences (11 obtained in the present work) with 1200 bp, of which 34 % were variable. The COI-5P alignment had 51 sequences (11 generated in this study) with 515 bp, of which 43 % were variable.

Maximum Likelihood and Bayesian Inference analyses produced trees with similar topologies, for both markers, only the ML trees are presented in Figures 1 and 2. The sequences obtained from specimens collected at Sayulita (Nayarit), Troncones, Las Gatas (Guerrero) and La Entrega (Oaxaca) and initially identified as *G. pusillum*, formed two clades with high posterior probabilities and bootstrap values (1 and 100, respectively) in both *rbcL* and COI-5P analyses (Figs. 1–2). The clades formed by these Mexican specimens for both markers were clearly separated from the *G. pusillum* sequence of a specimen from the type locality in Sidmouth, England.

In both phylogenies, seven sequences from Sayulita and Troncones were identical and clearly separated from other *Gelidium* species, which we describe here as *G. nayaritense*. The remaining four sequences were identical to *G. sanyaense* G.C.Wang & X.I.Wang (2018: 42). *Gelidium nayaritense* formed a strongly supported clade with *G. sanyaense* and *G. sentosaense* (100 BS and 1 BPP for *rbcL*; 90 BS and 0.96 BPP for COI-5P). They were related to Asian species such as *G. coreanum* K.M.Kim, I.K.Hwang, H.S.Yoon & S.M.Boo (2012: 463), *G. eucorneum* K.M.Kim, I.K.Hwang, J.K.Park & S.M.Boo (2011: 905), *G. japonicum* (Harvey) Okamura (1901: 57), *G. jejuense* K.M.Kim, I.K.Hwang, H.S.Yoon & S.M.Boo (2012: 467) and *G. prostratum* K.M.Kim, I.K.Hwang, H.S.Yoon & S.M.Boo (2012: 470).



**FIGURE 3.** Vegetative features of *Gelidium nayaritense* sp. nov. **A.** Holotype (FCME 10875). Scale = 0.2 mm. **B.** Paratype (FCME 10889). Scale = 0.2 mm. **C.** Stolon (ST), haptera (H). Scale = 100 µm. **D.** Stolon (ST), haptera (H) and rhizoids (RI). Scale = 50 µm. **E.** Apical cell. Scale = 100 µm. **F.** Enlargement of Fig. 3E. Scale = 50 µm. **G.** Transversal section of erect branch. Scale = 40 µm. **H.** Enlargement of Fig. 3G, with internal rhizoidal filaments (RHI). Scale = 25 µm.

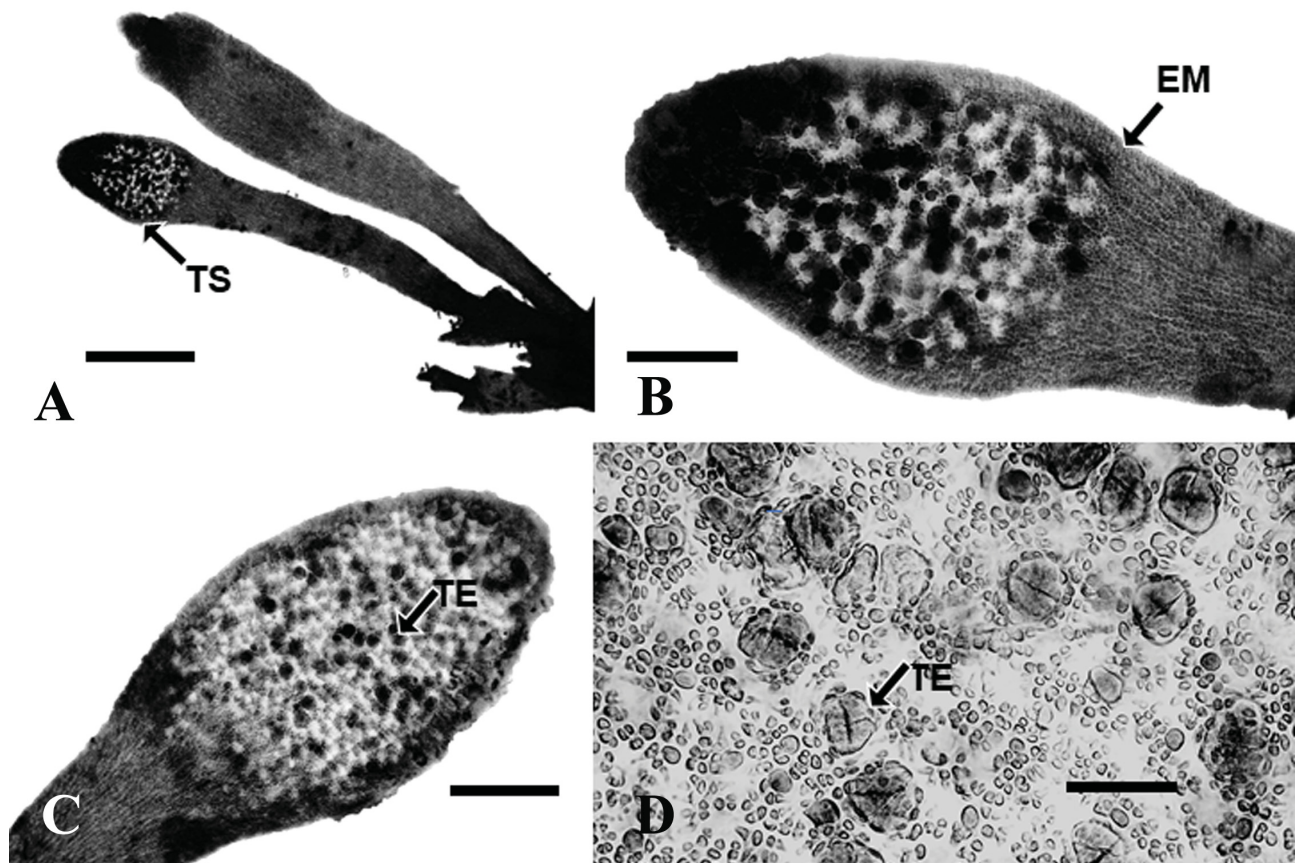
The interspecific distances of COI-5P between *G. nayaritense* and the sister's species, *G. sanyaense* and *G. sentosaense*, were 6.6–7.8%. The values with the other closely related species, *G. coreanum*, *G. eucorneum*, *G. japonicum*, *G. jejuense* and *G. prostratum*, were 10.2–14.6%. The interspecific distances of *rbcL* between *G. nayaritense* and the sister's species, *G. sanyaense* and *G. sentosaense*, were 2.2–2.6 %. While the values with the other closely related species, *G. coreanum*, *G. eucorneum*, *G. japonicum*, *G. jejuense* and *G. prostratum*, were 6.2–7.8%. The distances between two Mexican taxa and *G. pusillum* from topotype material were 7.5–7.8% for *rbcL* and 12.8–13.0% for COI-5P.

**Morphology:** Examination of the specimens from Sayulita (Nayarit), Troncones, Las Gatas (Guerrero) and La Entrega (Oaxaca) showed that they differ from *G. pusillum* in branching pattern, branch order, abundance of internal rhizoidal filaments, and sterile margins in tetrasporangial sori (Table 2). The morphological characters that stand out the most when comparing the specimens in this study with the species with which they are phylogenetically related and the species with which they could commonly be confused in the Mexican tropical Pacific are: size of thallus, branching pattern, apical cell shape, internal rhizoidal filaments distribution, the rows of medullary cells and the shape of tetrasporangial sori (Table 2).

Molecular and morphological evidence supports the recognition of the following new species and the new record of *Gelidium sanyaense* from Mexico, the Eastern Pacific Ocean.

***Gelidium nayaritense*** Rodríguez D., Quiroz-González N. & Ponce-Márquez M. *sp. nov.* (Figs 3–4).

**Type:**—MEXICO. Nayarit: Sayulita, intertidal, 20°52'29"N; 105°26'72 W, 17 June 2017, D. Rodríguez & N. Quiroz-González, holotype FCME 10875 (Fig. 3a) in FCME (Faculty of Science, Mexico), isotypes: FCME 10869, 10876, 10880, 10881, 10884 in FCME (Faculty of Science, Mexico).



**FIGURE 4.** Reproductive features of *Gelidium nayaritense* *sp. nov.* **A.** Tetrasporangial branch with tetrasporangial sorus (TS). Scale = 400  $\mu$ m. **B.** Tetrasporangial sorus with sterile margin (EM) Scale = 100 $\mu$ m. **C.** Tetrasporangial sorus with tetrasporangia (TE). Scale = 100  $\mu$ m. **D.** Cruciately divided tetrasporangia (TE). Scale = 40  $\mu$ m.

**Description:**—Plants a turf of purple-red thalli, with cylindrical prostrate stolon attached to substratum with brush-like haptera and erect linear to clavate axes, with irregular to smooth margins, cylindrical at base and flattened above,

mostly without ramification. When branches occasionally present, irregularly arranged with one order of ramification, 0.4–1.0 cm high, 0.2–1 mm width, 0.1–0.3 mm thick (Fig. 3a–d). Axes in transverse section ovoid, elliptical, elliptical acute or elliptic in half moon, decreasing in diameter towards apex. Shape of vegetative apices acute (Fig. 3e–f). Cortex of 2–3 layers of rounded cells, 6–9  $\mu\text{m}$  in diameter (Fig. 3g–h), outer cortical cells irregularly arranged in surface view. Medulla of 3–6 rows of circular or subcircular cells in transverse section, 12–15  $\mu\text{m}$  in diameter, and with very large intercellular spaces. Internal rhizoidal filaments in small groups within the medulla and concentrated in the subcortex (Fig. 3g–h). Tetrasporangial sori located in proximal parts of ordinary branches, ovoid, 180–390  $\mu\text{m}$  wide and 285  $\mu\text{m}$  long, with small sterile margins. Tetrasporangia irregularly arranged in sori, ovoid, spherical, 20–28  $\mu\text{m}$  in diameter, 21–25  $\mu\text{m}$  long, cruciately divided. Gametophytes not observed.

**Etymology:**—The species epithet referred to the state Nayarit, Mexico, where the type specimen was collected.

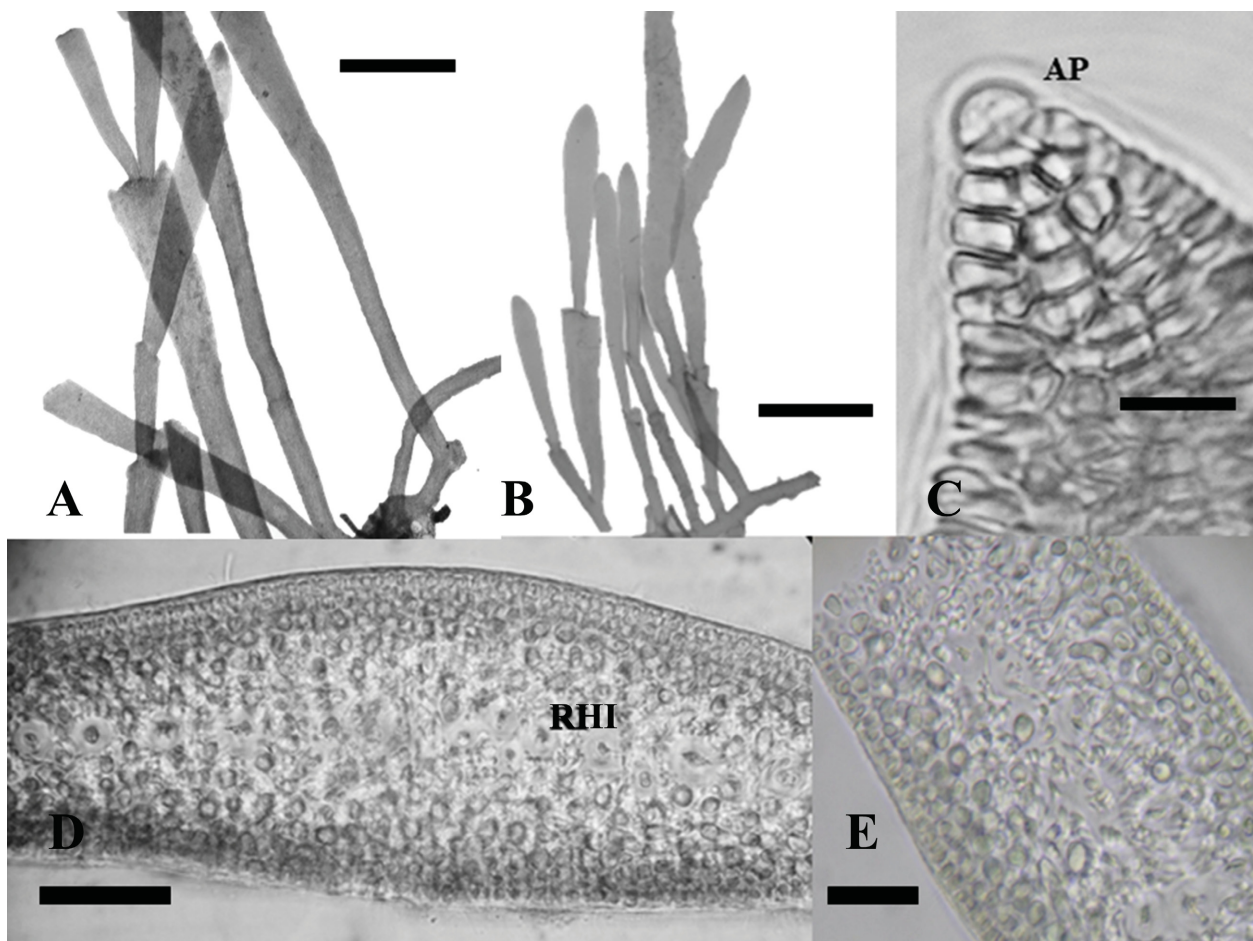
**Distribution and Habitat:**—Sayulita in Nayarit to Zihuatanejo in Guerrero. Intertidal rocks, with low incidence of light and high waves.

**Barcode sequences of holotype specimen:**—*rbcL* GenBank accession number MT798865 and COI-5P GenBank accession number MT799807.

**Other examined material:**—MEXICO. Guerrero: Troncones, intertidal, 17°46'4"N; 101°43'31"W, 15 January 2017, *D. Rodríguez & N. Quiroz-González*, 10888, 10889 (FCME).

***Gelidium sanyaense* G.C.Wang & X.L.Wang** (Fig. 5)

**Type:**—CHINA. Xiaodonghai, Sanya, Hainan Island, intertidal, 18°11'95"N; 109°29'48"E, 15 March 2015, *X.L.Wang*, holotype SY28-1 in the Marine Biological Museum, Chinese Academy of Sciences (Qingdao).



**FIGURE 5.** Vegetative features of *Gelidium sanyaense* from Mexico. **A–B.** Thallus (FCME 10892). Scale = 0.2 mm. **C.** Apical cell (AP). Scale = 50  $\mu\text{m}$ . **D.** Transvers section of erect branch with internal rhizoidal filaments (RHI). Scale = 40  $\mu\text{m}$ . **E.** Enlargement of Fig. 5D. Scale = 25  $\mu\text{m}$ .

**Vegetative structure:**—Thalli were purple-red, 0.8–1.2 cm high (Fig. 5a). The prostrate stolons were terete, erect axes upward and compact short brush-like haptera. The erect axes were compressed, percurrent and lanceolate, with

a width of 190–320 µm. Thalli had simple or one to two orders irregularly branches. It has a rounded apical cell (Fig. 5b). Cross-sections of the main axes showed a fusiform outline, consisting of 2–3 layers of cortical cells and 3 layers of medullar cells (Fig. 5c–d). Cortical cells were round 5–9.5 µm in width and medullary cells were elliptical 12–15 µm in width. Internal rhizoidal filaments abundant in the medulla. Reproductive structures not found.

**Distribution and Habitat:**—La Entrega, Oaxaca to Las Gatas, Guerrero. Intertidal rocks, with low incidence of light and high waves.

**Material examined:**—MEXICO. Guerrero, Las Gatas, intertidal, 17°37'13"N, 101°33'10.88"W, 09 January 2017, *D. Rodríguez & I. Ruiz*, 10892, 10893 (FCME). Oaxaca, La Entrega, intertidal, 15°45'11.91"N; 96°48'48.26"W, 8 June 2018, *N. Quiroz-González*, 10894, 10895 (FCME).

## Discussion

The specimens analyzed here were collected at four locations from the Mexican tropical Pacific that initially identified as *Gelidium pusillum*. Based on phylogenetic analyses of two markers coupled with comprehensive morphological observations, we have described them as the novel species, *G. nayaritense* sp. nov., and the first record of *G. sanyaense* from Mexico, the Eastern Pacific Ocean.

*Gelidium nayaritense* and *G. sanyaense* from Mexico were resolved into different clades in phylogenetic analyses with both markers from *G. pusillum*, supporting the designation of the Mexican specimens from Sayulita (Nayarit) and Troncones (Guerrero) as a new species, *G. nayaritense* which is most closely related to the Asian species. It appears as a sister to *Gelidium sanyaense* and *G. sentosaense*, and closely related to *G. japonicum*, *G. jejuense*, *G. eucorneum*, *G. prostratum*, and *G. coreanum*. On the other hand, the rest of the specimens belonging to the localities at Las Gatas (Guerrero) and La Entrega (Oaxaca) were identical with *G. sanyaense*, which corroborates the close relationship between the Mexican and Asian populations of *Gelidium*. The nucleotide divergences of *rbcL* and COI-5P among *G. nayaritense* and other *Gelidium* species are at the intra- and inter-specific level, coincide with those in previous studies of Gelidiales and other red algae (e.g., Freshwater *et al.* 2010, Kim *et al.* 2011a, b, Kim & Boo 2012, Kim *et al.* 2012a, b, Boo *et al.* 2014a, b, Boo *et al.* 2016a, b, c, Jamas *et al.* 2017, Wang *et al.* 2018, Boo & Hughey 2019, Brunelli *et al.* 2019a, b, Perrone *et al.* 2019, Boo & Kim 2020, Quiroz-González *et al.* 2020).

The morphological comparison between *Gelidium nayaritense*, including the first record of *G. sanyaense* from Mexico, with other species before mentioned is summarized below (Table 2).

Examination of the specimens of *Gelidium nayaritense* shows that they differ from *G. pusillum* in their simple branching pattern versus irregular in *G. pusillum*; having a single order of branches versus 1–3 in *G. pusillum*; internal rhizoidal filaments abundant in the subcortex versus the medulla as in *G. pusillum*, and tetrasporangial sori with a small sterile margin versus sori with no sterile margin in *G. pusillum*.

*Gelidium nayaritense* has morphological differences with the sister clade of *G. sanyaense* and *G. sentosaense*, the branching pattern that can become dichotomous or trichotomic in the latter and our species is simple or not present. The apical cell shape is dome-shaped in *G. sentosaense* and acute in *G. nayaritense*, the stolon is terete in *G. sentosaense* and cylindrical in *G. nayaritense*. However, *G. sanyaense* resulted be morphological most similar species with *G. nayaritense*, some differences found are the internal rhizoidal filaments distribution, are dispersed in medulla in *G. sanyaense* and abundant in subcortex in *G. nayaritense*, the rows of medullary cells and their size, 1–2 rows and 5.9–9.2 µm in diameter in *G. sanyaense* versus 3–6 rows with 12–15 µm in *G. nayaritense*, finally the shape of the tetrasporangial sori is elliptical and with acute tip in *G. sanyaense* and ovoid in *G. nayaritense*.

The morphological features of the Mexican *G. sanyaense* are comparable with the true *G. sanyaense* from China. The Mexican *G. sanyaense* is 0.5–1.9 cm in size and 0.8–1.2 cm in Chinese population; 12–15 µm of medullary cells versus 9.2–12.9 µm in Chinese population, and internal rhizoidal filaments abundant in medulla versus dispersed in Chinese population.

*Gelidium nayaritense* and *G. sanyaense* were also compared with other *Gelidium* species reported on the Mexican tropical Pacific coasts (Dawson 1960, Rodríguez 1989, Rodríguez *et al.* 2008). Among those species, they are different from *G. gonzalezii* and *G. macnabbianum* in terms of branching pattern; multiple irregular branches in *G. gonzalezii* and irregular in *G. macnabbianum* versus simple or not present in *G. nayaritense* and *G. sanyaense*. Regarding *G. microdentatum*, there are also differences in the branching pattern and the branch orders; multiple irregular and 3 orders in *G. microdentatum* versus simple and 1 order in *G. nayaritense*, simple or absent in *G. sanyaense*. There are similarities in size with *G. galapagense* and *G. crinale*, but the presence of a more complex branching pattern in these species is a clear distinction.

**TABLE 2.** Morphological comparison between *Gelidium nayaritense* sp. nov. and phylogenetically related species or morphologically similar species along the Mexican tropical Pacific coast. (-) absent information.

Characters	<i>G. nayaritense</i> sp. nov. Rodríguez, Quiroz-González & Ponce-Márquez (this study)	<i>G. coreanum</i> Kim, Hwang, Yoon & Boo (Kim <i>et al.</i> 2012a)	<i>G. crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. eucorneum</i> Kim, Hwang, Park & Boo (Kim <i>et al.</i> 2012a)	<i>G. galapagensis</i> W.R. Taylor (Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. gonzalezii</i> Rodríguez, Quiroz-González & Ponce-Márquez (Dawson, 1960, Rodríguez 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008, Quiroz-González <i>et al.</i> 2020)	<i>Gelidium japonicum</i> Harvey (Okamura) (Okamura, 1901, Santelices, & Stewart, 1985)
Tallus size (cm)	0.4–1 cm	2–5	0.4–1.2	0.5–1.5	Up to 1.0	0.7–2.5 cm	4–20 cm
Branching pattern	not present or simple	simple to irregularly pinnate	simple to multiple irregular	pinnate or whorled up to six branchlets,	irregularly palmate or digitate	simple to multiple irregular	irregular, pinnate
Branching order	1	up to 3 order	1–3 orders	3 orders	-	1–3 orders	2–3 orders
Apex	acute	acute	acute	acute	-	obtuse/bilobed	truncate or blunt
Stolon	cylindrical	terete	cylindrical	cylindrical or subcylindrical	tGerete	cylindrical	compressed
Rhizoïdal filaments	abundant in subcortex, few in medulla	abundant in the medulla	frequent to abundant in the subcortex and outlying medulla	abundant in cortex and medulla	a few in external medulla	frequent to scarce in the subcortex, abundant to frequent in the inner medulla	-
Medullary cells	3–6 rows, 12–15 µm diameter	-	4–8 rows 10–20 µm diameter	-	-	3–4, 7, 5–8 rows, 8–27 µm diameter	-
Cortical cells	2–3 rows	3–5 rows	2–3 rows	-	-	2–4 rows, elliptical to rounded	-
Tetrasporangial sori	ovoid, terminal with sterile margins	ovoid, terminal with sterile margins	ovoid to irregular, terminal with or without sterile margins	ovoid to dumbbell shape, terminal	with sterile margins	ovoid to irregular, terminal with wide to medium sterile margins	terminal
Tetrasporangia	20–28 µm width x 12–15 µm long	20–35 µm width x 30–55 µm long	22–27 µm width x 30–40 µm long	20–30 µm width x 37–52 µm long	-	20–30 µm width x 30–35 µm long	-

.....continued on the next page

TABLE 2. (Continued)

Characters	<i>G. jejuense</i> Kim, Hwang, Yoon & Boo (Kim, <i>et al.</i> 2012a)	<i>G. macnabbianum</i> (E.Y. Dawson) B.Santelices (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. microdentatum</i> E.Y. Dawson (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008)	<i>G. prostratum</i> Kim, Hwang, Yoon & Boo (Kim <i>et al.</i> 2012a)	<i>G. pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis (Dawson 1960, Rodríguez, 1989, Rodríguez <i>et al.</i> 2008; Perrone, 2019)	<i>G. sanyaense</i> G.C. Wang & X.L. Wang (Wang <i>et al.</i> 2018)	<i>G. sanyaense</i> G.C. Wang & X.L. Wang (this study)	<i>G. sentosaense</i> G.H. Boo, Y. Cai & S.M. Boo (Boo <i>et al.</i> 2016a)
Tallus size (cm)	4–10	0.75–2	0.6–1.7	0.5–1.5	0.1–1.70	0.5–1.9	0.8–1.2	up to 1
Branching pattern	pinnate in opposite,	irregular in the base and opposite in the apex	simple to multiple irregular, abundant	pinnate in opposite or alternate,	irregular	not occurring or rare	not occurring or rare	rare, dichotomous or trichotomous
Branching order	up to 4 orders	-	2–3 orders	up to 3 orders	1–3	1–2 orders	1–2 orders	1–3 orders
Apex	obtuse	acute/attenuate	flattened	acute	acute/obtuse	-	rounded	dome shaped
Stolon	compressed	cylindrical	cylindrical	subcylindrical	cylindrical	cylindrical	cylindrical	terete
Rhizoidal filaments	abundant in medulla	frequent in subcortex and abundant in the medulla	frequent to scarce in the subcortex and medulla	abundant in medulla	abundant in the medulla, scars to abundant in the subcortex	dispersed in medulla	abundant in the medulla	scattered in inner cortex and scattered in outer medulla
Medullary cells	-	4–5 rows	5–10 rows, 16–20 µm diameter	-	3–8 rows, 6–21 µm diameter	1–2 rows	3 rows 12–15 µm diameter	3 rows, 6.5–1 µm diameter
Cortical cells	3–5 rows	1–3 rows	2–3 rows,	3–4 rows	1–3 rows	1–2 rows	2–3 rows	2–3 rows
Tetrasporangial sori	spherical, cone or elliptical cone, terminal with sterile margins	elliptic, terminal with medium sterile margins	ovoid to irregular, terminal with sterile margins	ovoid	ovoid to irregular, terminal no sterile margins	elliptical, terminal with an acute tip, with sterile margins	not founded	ovate, elongate or spatulate, terminal
Tetrasporangia	-	18–22 µm width x 20–23 µm long	15–35 µm width x 16–45 µm long	15–25 µm width x 20–40	11–47 µm width x 20–40 µm long	9.5–17.6 µm width x 15.1–23.6 µm long	-	15–33 µm width x 24–50 µm long

Finally, with phylogenetically closely related Asian species, *Gelidium nayaritense* and Mexican specimens of *G. sanyaense* has differences in size (0.4–1 cm in *G. nayaritense*, 0.8–1.2 in *G. sanyaense* versus 2–5 cm in *G. coreanum* and 4–10 cm in *G. jejuense*) as well as in the branching pattern with *G. coreanum*, *G. japonicum*, *G. jejuense*, *G. eucorneum* and *G. prostratum* (simple or not branching in *G. nayaritense* and *G. sanyaense*; pinnate branching in *G. coreanum* and *G. eucorneum*; pinnate opposite in *G. jejuense* and *G. prostratum*). In addition, there are differences in the shape of the tetrasporangial sori; ovoid in *G. nayaritense*, spherical, cone or elliptical cone in *G. jejuense*, and ovoid or dumbbell-shaped in *G. eucorneum*.

Noted that the relationship of gelidioid species between the American and Asian continents recorded in previous studies. Wang *et al.* (2017) pointed out the relationship between *G. tsengii* K.-C.Fan, an Asian species, and *G. johnstonii* Setchell & N.L.Gardner, an America species, and they conclude that they are same species, indicating a wide distribution between continents, as is the case in *Capreolia implexa* Guiry & Womersley (1993: 267) (Boo *et al.* 2014) occurs in Australasia and Chile. The relationship between Mexican Pacific species and Asian species was observed in the previous study; for example, *Gelidium gonzalezii* D.Rodríguez, N.Quiroz-González & M.Ponce-Márquez (2020: 128) was closely related to *G. honghaiwanense* G.C.Wang & X.L.Wang (2017: 1448), *G. yangmeikengense* G.C.Wang & X.L.Wang (2018: 1448) and *G. indonesianum* K.M.Kim, G.S.Gerung & S.M.Boo (2011: 209) (Quiroz-González *et al.* 2020).

The speciation processes related to *Gelidium nayaritense* and the Asian species, *G. coreanum*, *G. eucorneum*, *G. jejuense*, *G. sanyaense* and *G. sentosaense*, should be explained in future studies as well as the dispersal patterns of *Gelidium sanyaense*, which have led to be on the eastern and western coast of the Pacific. This distribution has been attributed in some of these organisms to a dispersal process in the Pacific Ocean and a subsequent speciation process (Hongjamrassilp *et al.* 2020). Transoceanic dispersal has been explained in non-floating algal species such as *Adenocystis utricularis* (Bory) Skottsberg (1907: 39), *Bostrychia intricata* (Bory) Montagne (1852: 317), *Capreolia implexa*, *Agarophyton chilense* (C.J.Bird, McLachlan et E.C.Oliveira) Gurgel, J.N.Norris et Fredericq (2018: 8), *Gelidium lingulatum*, and *G. rex*. Their association with other seaweeds, wood, and even garbage that functions as a raft and have allowed the transfer of organisms between long distant regions (Boo *et al.* 2014b, Fraser *et al.* 2013, Guillemin *et al.* 2014, Lopez *et al.* 2017).

This work confirms the value that molecular studies have in recognizing the limits of the species included within the genus *Gelidium* together with the support provided by morphological observation. It is essential to use both approaches in the study of other Mexican *Gelidium* species in order to know their taxonomic status.

## Acknowledgments

The authors thank the postgraduate program of Marine Sciences and Limnology, UNAM. The CONACYT awarded a scholarship for Doctorate studies, CVU 634535. Ivette Ruiz Boijseauneau supported the sampling, collection of specimens and editorial help.

## References

- Boo, G.H. & Hughey, J.R. (2019) Phylogenomics and multigene phylogenies decipher two new cryptic marine algae from California, *Gelidium gabrielsonii* and *Gelidium kathyanniae* (Gelidiales, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 55: 160–172.  
<https://doi.org/10.1111/jpy.12802>
- Boo, G.H. & Kim, K.M. (2020) A new species of marine algae from Korea based on morphology and molecular data: *Gelidium palmatum* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta). *Algae* 35 (1): 33–43.  
<https://doi.org/10.4490/algae.2020.35.3.6>
- Boo, G.H., Park, J.K. & Boo, S.M. (2013) *Gelidiophycus* (Rhodophyta: Gelidiales): a new genus of marine algae from East Asia. *Taxon* 62: 1105–1116.  
<https://doi.org/10.12705/626.7>
- Boo, G.H., Kim, K.M., Nelson, W.A., Riosmena-Rodríguez, R., Yoon, K.J. & Boo, S.M. (2014a) Taxonomy and distribution of selected species of the agarophyte genus *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology* 26: 1243–1251.  
<https://doi.org/10.1007/s10811-013-0111-7>
- Boo, G.H., Mansilla, A., Nelson, W., Bellgrove, A. & Boo, S.M. (2014b) Genetic connectivity between trans-oceanic populations of



- Capreolia implexa (Gelidiales, Rhodophyta) in cool temperate waters of Australasia and Chile. *Aquatic botany* 119: 73–79.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.08.004>
- Boo, G.H., Cai, Y. & Boo, S.M. (2016a) Molecular identification of gelidioid algae (Gelidiales, Rhodophyta) from Singapore with a description of *Gelidium sentosaense* sp. nov. *Phycologia* 55 (3): 247–256.  
<https://doi.org/10.2216/15-133.1>
- Boo, G.H., Le Gall, L., Miller, K.A., Freshwater, D.W., Wernberg, T., Terada, R., Yoon, K.J. & Boo, S.M. (2016b) A novel phylogeny of the Gelidiales (Rhodophyta) based on five genes including the nuclear *CesA*, with descriptions of *Orthogonacladia* gen. nov. and Orthogonacladiaceae fam. nov. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 101: 359–372.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.05.018>
- Boo, G.H., Hughey, J., Miller, K.A. & Boo, S.M. (2016c) Mitogenomes from type specimens, a genotyping tool for morphologically simple species: ten genomes of agar-producing red algae. *Scientific Reports* 6: 35337.  
<https://doi.org/10.1038/srep35337>
- Brunelli, B., Jamas, M., Milstein, D., Boo, S.M. & Fujii, M.T. (2019a) *Gelidium brasiliense* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta): a diminutive agarophyte from Brazil. *Journal of Applied Phycology* 31: 951–958.  
<https://doi.org/10.1007/s10811-018-1678-9>
- Brunelli, B., Milstein, D., Boo, S.M. & Fujii, M.T. (2019b) *Gelidium guimaraesiae* sp. nov. (Gelidiaceae, Rhodophyta) from the Western Atlantic segregated from *G. floridanum* by morphological and molecular evidence. *Phytotaxa* 388: 275–286.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.388.4.3>
- Dariba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. & Posada, D. (2012) jModel Test 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.  
<https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Dawson, E.Y. (1944) The marine algae of the Gulf of California. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 3: i–v, 189–432, pls 31–77.
- Dawson, E.Y. (1960) Marine red algae of Pacific Mexico. Part 3. Cryptonemiales, Corallinaceae subf. Melobesioideae. *Pacific Naturalist* 2: 3–125
- Fraser, C.I., Zuccarello, G.C., Spencer, H.G., Salvatore, L.C., Garcia, G.R., Waters, J.M. (2013) Genetic Affinities between Trans-Oceanic Populations of Non-Buoyant Macroalgae in the High Latitudes of the Southern Hemisphere. *PLoS ONE* 8: e69138.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069138>
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. (1990) Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12: 13–15.  
<https://doi.org/10.2307/2419362>
- Freshwater, D.W. & Rueness, J. (1994) Phylogenetic relationships of some European *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) species, based on *rbcL* nucleotide sequence analysis. *Phycologia* 33: 187–194.  
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-33-3-187.1>
- Freshwater, D.W., Fredericq, S. & Hommersand, M. (1995) A molecular phylogeny of the Gelidiales (Rhodophyta) based on analysis of plastid *rbcL* nucleotide sequences. *Journal of Phycology* 31: 616–632.  
<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1995.tb02558.x>
- 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: 435–449.
- González-González, J., Gold-Morgan, M., León-Tejeda, H., Candelaria, C., León-Álvarez, D., Zaragoza, E.S. & Fragoso, D. (1996) *Catálogo onomástico (nomenclator) y bibliografía indexada de las algas bentónicas marinas de México*. Cuadernos No. 34. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 492 pp.
- Grusz, A.L. & Freshwater, D.W. (2014) Studies of Costa Rican Gelidiales (Florideophyceae). II. Two Pacific Taxa Including *Gelidium microglossum*, n. sp. *Pacific Science* 68: 97–110.  
<https://doi.org/10.2984/68.1.9>
- Guillemin, M.L., Valero, M., Faugeron, S., Nelson, W. & Destombe, C. (2014) Tracing the Trans-Pacific Evolutionary History of a Domesticated Seaweed (*Gracilaria chilensis*) with Archaeological and Genetic Data. *PLoS ONE* 9: e114039.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114039>
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. (2021) *Algae Base*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available from: <http://www.algaebase.org> (Accessed 5 May 2020)
- Guiry, M.D. & Womersley, H.B.S. (1993) *Capreolia implexa* gen. et sp. nov. in Australia and New Zealand (Gelidiales, Rhodophyta); an intertidal red alga with an unusual life history. *Phycologia* 32: 266–277.  
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-32-4-266.1>
- Gurgel, C.F.D., Norris, J.N., Schmidt, W.E., Le, H.N. & Fredericq, S. (2018) Systematics of the Gracilariales (Rhodophyta) including new subfamilies, tribes, subgenera, and two new genera, *Agarophyton* gen. nov. and *Crassa* gen. nov. *Phytotaxa* 374 (1): 1–23.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.374.1.1>

- Hall, T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium, Series* 41: 95–98.
- Hongjamrassilp, W., Murase, A., Miki, R. & Hastings, P.A. (2020) Journey to the west: trans-Pacific historical biogeography of fringehead blennies in the genus *Neoclinus* (Teleostei: Blenniiformes). *Zoological Studies* 59: 9.  
<https://doi.org/10.6620/ZS.2020.59-09>.
- Iha, C., Milstein, D., Guimarães, S.M.P.B., Freshwater, D.W. & Oliveira, M.C. (2015) DNA barcoding reveals high diversity in the Gelidiales of the Brazilian southeast coast. *Botanica Marina* 58: 295–305.  
<https://doi.org/10.1515/bot-2014-0069>
- Jamas, M., Iha, C., Oliveira, M.C., Guimarães, S.M.P.B. & Fujii, M.T. (2017) Morphological and molecular studies on Gelidiaceae and Gelidiellaceae (Gelidiales, Rhodophyta) from Brazil with description of the new species *Gelidium calidum*. *Phytotaxa* 314: 195–218.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.314.2.2>
- Kim, K.M., Hwang, I.K., Park, J.K. & Boo, S.M. (2011a) A new agarophyte species, *Gelidium eucorneum* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta), based on molecular and morphological data. *Journal of Phycology* 47: 904–910.  
<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01005.x>
- Kim, K.M., Gerung, G.S. & Boo, S.M. (2011b) Two-gene sequences and morphology of *Gelidium zollingeri* (Kützinger) comb. nov. (Gelidiales, Rhodophyta). *Algae* 26: 209–209.  
<https://doi.org/10.4490/algae.2011.26.1.209>
- Kim, K.M. & Boo, S.M. (2012) Relationships and distribution of *Gelidium crinale* and *G. pusillum* (Gelidiales, Rhodophyta) based on *cox1* and *rbcL* sequences. *Algae* 27: 83–97.  
<https://doi.org/10.4490/algae.2012.27.2.083>
- Kim, K.M., Hwang, I.K., Yoon, H.S. & Boo, S.M. (2012a) Four novel *Gelidium* species (Gelidiales, Rhodophyta) discovered in Korea: *G. coreanum*, *G. jejuensis*, *G. minimum* and *G. prostratum*. *Phycologia* 51: 461–474.  
<https://doi.org/10.2216/11-117.1>
- Kim, K. M., Hoarau, G. & Boo, S.M. (2012b) Genetic structure and distribution of *Gelidium elegans* (Gelidiales, Rhodophyta) in Korea based on mitochondrial *cox1* sequence data. *Aquatic Botany* 98: 27–33.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.12.005>
- Kumar, S., Stecher, G. & Tamura, K. (2016) MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33: 1870–1874.  
<https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Le Jolis, A. (1863) Liste des algues marines de Cherbourg. *Mémoires de la Société Impériale des Sciences Naturelles de Cherbourg* 10: 5–168.
- López, B.A., Tellier, F., Retamal-Alarcón, J.C., Pérez-Araneda, K., Fierro, A.O., Macaya, E.C. & Thiel, M. (2017) Phylogeography of two intertidal seaweeds, *Gelidium lingulatum* and *G. rex* (Rhodophyta: Gelidiales), along the South East Pacific: patterns explained by rafting dispersal. *Marine Biology* 164: 188.  
<https://doi.org/10.1007/s00227-017-3219-5>
- López-Gómez, N. (2001) *Variabilidad fenotípica e implicaciones taxonómicas en especies de algas submareales de playa la Ropa, Zihuatanejo, Gro.* Universidad Nacional Autónoma de México, México, 178 pp.
- Millar, A.J.K. & Freshwater, D.W. (2005) Morphology and molecular phylogeny of the marine algal order Gelidiales (Rhodophyta) from New South Wales, including Lord Howe and Norfolk Islands. *Australian Systematic Botany* 18: 215–263.  
<https://doi.org/10.1071/SB04041>
- Montagne, C. (1852) Diagnoses phycologicae, seu quibus characteribus, discriminandae sunt species lichenum algarumque nonnullae novae, in tomo Florae chilensis octavo nondum typis mandato descriptae. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, sér.* 318: 302–319.
- Norris, R.E. (1987) A re-evaluation of *Ptilophora* Kützinger and *Beckerella* Kylin (Gelidiales, Rhodophyceae) with a review of South African species. *Botanica Marina* 30: 243–258.  
<https://doi.org/10.1515/botm.1987.30.3.243>
- Okamura, K. (1901) *Nihon kaiso zuzetsu. Illustrations of the marine algae of Japan*. Vol. I pp. 15–26, pls VI–X. Tokyo: Keigyosha & Co., I, Urajimbocho, Kanda.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.60258>
- Perrone, C., Botalico, A., Boo, G.H., Boo, S.M., Miller, K.A. & Freshwater, D.W. (2019) *Gelidium adriaticum* sp. nov. and *Gelidium carolinianum* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from the Mediterranean Sea. *Phycologia* 58: 359–373.  
<https://doi.org/10.1080/00318884.2019.1580102>
- Ponce-Márquez, E. (2010) *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) del Pacífico tropical mexicano: variación genética inter e intraespecífica.

Universidad Nacional Autónoma de México, México, 142 pp.

- Quiroz-González, N., Ponce-Márquez, M.E., Fernández-García, C. & Rodríguez, D. (2020) *Gelidium gonzalezii* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from the Mexican tropical Pacific based on molecular and morphological evidence. *Phytotaxa* 459 (2): 124–138.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.459.2.4>
- Rodríguez, D. (1989) *Gelidiales-Rhodophyta: Una Contribución a la Flora Tónica del Pacífico tropical mexicano*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 196 pp.
- Rodríguez, D., López, N. & González-González, J. (2008) Gelidiales (Rhodophyta) en las costas del Pacífico mexicano con énfasis en las especies tropicales. In: Sentías, A. & Dreckmann, K. (Eds.) *Monografías Ficológicas* 3. Universidad Autónoma Metropolitana, Mexico, pp. 27–74.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539–542.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Saunders, G.W. (2005) Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future applications. *Philosophical transactions of the Royal Society B. Biological Sciences* 360 (1462): 1879–1888.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1719>
- Santelices, B. (1988) Synopsis of biological data on the seaweed genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Rhodophyta). *FAO Fisheries Synopsis* 145: 1–55.
- Santelices, B. & Stewart, J.G. (1985) Pacific species of *Gelidium* Lamouroux and other Gelidiales (Rhodophyta), with keys and descriptions to the common or economically important species. In: Abbott, I.A. & Norris, J.N. (Eds.) *Taxonomy of Economic Seaweeds with reference to some Paicific and Caribbean Species*. La Jolla: California Sea Grant College Program, pp. 17–31.
- Silva, P.C., Basson, P.W. & Moe, R.L. (1996) *Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean*. University of California Press, Berkeley, 1259 pp.
- Skottsberg, C. (1907) Zur Kenntnis der subantarktischen und antarktischen Meeresalgen. I. Phaeophyceen. In: *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901–1903 unter Leitung von Dr. Otto Nordenskjöld*. (Eds) Vol. 4: 1, pp. 1–172. Stockholm: Lithographisches Institut des Generalstabs.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.60801>
- Stamatakis, A. (2014) RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688–2690.  
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl446>
- Taylor, W.R. (1969) Notes on the distribution of West Indian marine algae particularly in the Lesser Antilles. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 9: 125–203.
- Thompson, J.D., Higgins, D.G. & Gibson, T.J. (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic acids research* 22: 4673–4680.  
<https://doi.org/10.1093/nar/22.22.4673>
- Tronchin, E.M. & Freshwater, D.W. (2007) Four Gelidiales (Rhodophyta) new to southern Africa, *Aphanta pachyrrhiza* gen. et sp. nov., *Gelidium profundum* sp. nov., *Pterocладиella caerulea* and *P. psammophila* sp. nov. *Phycologia* 46: 325–348.  
<https://doi.org/10.2216/06-73.1>
- Wang, X.L., Xia, B.M., Bottalico, A. & Wang, G.C. (2017) Taxonomic revision of *Gelidium tsengii* and *Gelidium honghaiwanense* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from China based upon molecular and morphological data analyses. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 35: 1442–1453.  
<https://doi.org/10.1007/s00343-017-5340-1>
- Wang, X.L., Xia, B., Boo, G.H. & Wang, G.C. (2018) *Gelidium sanyaense* sp. nov. and *G. yangmeikengense* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from southern China based on morphology and molecular data. *Phycologia* 57: 41–51.  
<https://doi.org/10.2216/17-12.1>

## **CAPÍTULO II**

# **ANÁLISIS POBLACIONAL**

---

Variación genética poblacional de dos especies de *Gelidium* J.V. Lamouroux  
(Gelidiales, Rhodophyta) del Pacífico tropical Mexicano

**Variación genética poblacional de dos especies de *Gelidium* J.V. Lamouroux  
(Gelidiales, Rhodophyta) del Pacífico tropical Mexicano**

NATALY QUIROZ-GONZÁLEZ<sup>1</sup>, MA. EDITH PONCE-MÁRQUEZ<sup>2</sup> y DENÍ  
RODRÍGUEZ<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México;  
Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Ciudad de México, México.  
natalyquirozgonzalez@gmail.com

<sup>2</sup>Facultad de Ciencias, UNAM Av. Universidad 3000, Circuito Exterior S/N Delegación  
Coyoacán, C.P. 04510 Ciudad Universitaria, D.F. México.maedithpm@gmail.com,  
denirodriguez@ciencias.unam.mx

\*Autor para la correspondencia: Dení Rodríguez, denirodriguez@ciencias.unam.mx

**Resumen**

En México el conocimiento de las algas Gelidiales se ha restringido a sus características morfológicas, sin embargo, sus diferencias genéticas y más aún las variaciones entre sus poblaciones se desconocen. El presente trabajo tiene como objetivo evaluar la variación entre las poblaciones de dos especies de *Gelidium* distribuidas en poblaciones del Pacífico tropical Mexicano. Se llevaron a cabo extracciones de ADN y reacciones de PCR para amplificar el interespaciador de la RuBisCo. Se obtuvieron 36 secuencias para *G. gonzalezii* y *G. microdentatum* de 6 poblaciones, con estos datos fue posible encontrar 6 y 3 haplotipos respectivamente. El análisis poblacional para ambas especies reveló la presencia de haplotipos y de divergencia nucleotídica entre las poblaciones, no es posible sustentar procesos de estructuración genética con estos datos ya que se requiere corroboración con otro marcador y más poblaciones.

## Introducción

La genética de poblaciones estudia la cantidad y naturaleza de la variación genética en y entre las poblaciones que conforman a una especie, los procesos por los cuales se originan y los factores que alteran los patrones de esta variación (Caujapé-Castells, 2006). La variación y la estructura de la población dentro de una especie es crucial en los estudios de ecología y evolución, porque permiten proporcionar ideas sobre la transmisión de genes de generación en generación, una predicción de posibilidades de supervivencia a largo plazo, así como niveles e historia evolutiva de un taxón (Sosa *et al.*, 1998; Yow *et al.*, 2011; Palma-Ortiz *et al.*, 2017).

En este sentido, la genética de poblaciones tiene como objetivo describir la estructura genética (oculta bajo la plasticidad y/o monotonía fenotípica) y la distribución de las frecuencias alélicas para explicar la evolución a microescala. La estructura genética de una población es el resultado de los procesos microevolutivos y demográficos que actúan entre y al interior de las poblaciones, así como la biogeografía histórica de los linajes genéticos (Wenink *et al.*, 1996). La frecuencia alélica, se refiere a la proporción observada de un alelo específico respecto al conjunto de los que pueden ocupar un locus determinado en la población (Rodríguez-Arnaiz *et al.*, 2009). Una población se puede definir como un grupo local de individuos que pertenecen a la misma especie (Rodríguez-Arnaiz *et al.*, 2009).

A nivel poblacional es preferible el uso de redes de haplotipos en lugar de árboles filogenéticos, ya que la inferencia cladística de relaciones filogenéticas requiere que las variantes genéticas no formen linajes reticulados. Las genealogías trazan las relaciones evolutivas entre haplotipos o alelos (Schaal *et al.*, 1998; Schaal *et al.*, 2003).

Uno de estos parámetros más importantes es el de la diversidad genética, que puede ser descrita por dos estimadores:  $\pi$  (pi) y  $\theta$  (teta). El primero ( $\pi$ ) se refiere a la diversidad

nucleotídica, que es el número de nucleótidos diferentes por sitio entre dos secuencias tomadas al azar (Nei y Li, 1979). El segundo ( $\theta$ ) es calculado a partir de la expresión  $\theta = 4Ne\mu$  (Kimura, 1968). Sin embargo, es difícil tener la determinación exacta de los parámetros  $Ne$  (tamaño efectivo poblacional) y  $\mu$  (tasa de mutación), por lo que una manera indirecta de estimar  $\theta$  es utilizando el número total de sitios segregativos en un grupo de secuencias, donde un sitio segregativo es un sitio en donde las secuencias difieren (Eguiarte *et al.*, 2007).

Las algas rojas son difíciles de identificar a nivel de especie, debido a su plasticidad fenotípica, los métodos moleculares han resultado confiables para ello y para determinar su variación genética (Leliart *et al.*, 2014). El empleo de la genética de poblaciones en este grupo ha estado enfocado a reconocer estructura genética al interior de las poblaciones de especies del género *Acanthophora*, *Asparagopsis*, *Bostrychia*, *Chondrus*, *Corallina*, *Delisea*, *Furcellaria*, *Gigartina*, *Gracilaria*, *Hydropuntia*, *Meristhotea*, *Polysiphonia*, *Pyropia* (Zuccarello *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2000; O'Doherty y Sherwood, 2007; Kim *et al.*, 2010; Provan y Maggs, 2011; Kostamo *et al.*, 2012; Krueger *et al.*, 2013; Billard *et al.*, 2015; Núñez-Reséndiz *et al.*, 2015; Geoffroy *et al.*, 2016; Palma-Ortiz *et al.*, 2017; Yesson *et al.*, 2018; Koh y Kim, 2020).

Los primeros estudios para analizar la estructura genética de las poblaciones naturales de un alga gelidial, se llevó a cabo con *Gelidium canariense* empleando RAPDS, se detectó alto nivel de polimorfismo y un alto nivel de diferenciación genética entre sus poblaciones debido al aislamiento de las islas Canarias, La Palma y Tenerife por distancia (Bouza *et al.*, 2006). Posteriormente Kim *et al.*, (2012b) usando *Cox1*, detectaron la estructura genética al interior de las poblaciones y la distribución haplotípica de *G. elegans*, registraron 34 haplotipos, revelaron una separación profunda entre las poblaciones del Pacífico en Japón y el resto de las poblaciones. Boo *et al.*, (2014) evaluaron la conectividad entre las poblaciones

de *Capreolia implexa* de Australia y Nueva Zelanda con las de Chile, estos estudios confirmaron la presencia de esta especie en ambos puntos a pesar de la distancia geográfica. Brunelli (2017) desarrolló un estudio filogeográfico con poblaciones de *Gelidium floridanum* y *G. lineare*, empleó cinco marcadores moleculares con especímenes de Brasil, Cuba, Venezuela, Italia y Portugal. Al comparar las secuencias de las poblaciones brasileñas con los especímenes disponibles de otras localidades, la diversidad intraespecífica fue mayor, sugiriendo la existencia de barreras biogeográficas entre estas poblaciones. López *et al.*, (2017) emplearon la genética de poblaciones para realizar un análisis filogeográfico de las poblaciones de *G. lingulatum* y *G. rex* Santelices & I.A.Abbott, como resultados detectaron una mayor diversidad genética en las poblaciones de *G. lingulatum*, pero su estructura genética no siguió un patrón geográfico claro, mientras que *G. rex* tuvo una menor diversidad genética con una estructura genética poco profunda y una ruptura filogeográfica coincidente con la discontinuidad filogeográfica descrita para esta región.

En México los estudios sobre genética de poblaciones han sido reducidos y enfocados principalmente al orden Gracilariales (García-Rodríguez *et al.*, 2013; Núñez-Reséndiz *et al.*, 2015 y Palma-Ortiz, 2017), las especies de Gelidiales hasta el momento no han sido objeto de este tipo de estudios, por lo que aún se desconoce la situación genética de sus poblaciones. El objetivo de este trabajo es conocer la variación genética en dos especies de *Gelidium* cuyas poblaciones se encuentran en el Pacífico tropical Mexicano.

## **Materiales y Método**

Se realizó el muestreo de 26 especímenes identificados originalmente como *Gelidium sclerophyllum* que posteriormente se reasignaron a la nueva especie *Gelidium gonzalezii*, provenientes de cuatro poblaciones del Pacífico Mexicano, tres que pertenecen al estado de



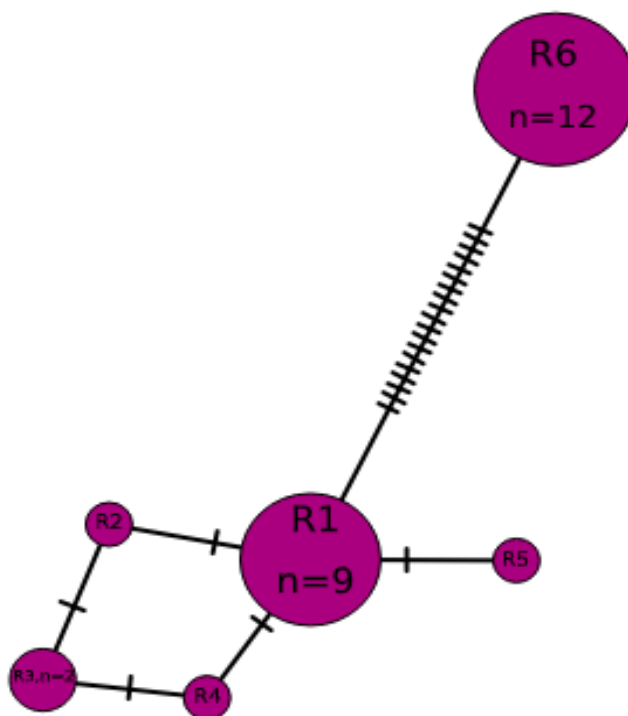
Guerrero (Escollera, Las Cuatas y Troncones) y una que pertenece a Puerto Peñasco, Sonora. Además, se muestrearon 10 especímenes identificados como *G. microdentatum* para dos localidades, Sayulita en Nayarit y Zipolite en Oaxaca. El muestreo fue manual con apoyo de espátula, se seleccionaron de 6-10 especímenes por población de acuerdo con lo señalado por (Núñez-Reséndiz, 2015), dichos especímenes se separaron en dos porciones,

El ADN se extrajo mediante el protocolo CTAB (Doyle y Doyle, 1991). Las reacciones de PCR se realizaron con el kit Thermoscientific Phire Plant Direct. Los cebadores usados para la amplificación y secuenciación fueron SPACER F (5'-TGTGGACCTCTCAAACAGC-3') y SPACER R (5'-GTAAACCCCATAGTTCCCAAT-3') para el Interespaciador de la Rubisco (Maggs *et al.*, 1992). Se empleó un termociclador Techne Flexi-gene (Bibby Scientific, Maryland, EE. UU.), siguiendo el protocolo de Maggs *et al.*, (1992). Los productos de PCR fueron secuenciados por MacroGen Inc. (Corea del Sur). Las secuencias fueron editadas con los programas Bioedit (Hall, 1999) y Sequencher (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, EE. UU.), mientras que el alineamiento se llevó a cabo con Clustal W (Thompson *et al.*, 1994).

A partir de la matriz genética (en formato FASTA), para cada especie por población se estimaron en el programa DNASP V.5 (Librado y Rozas, 2009), medidas de diversidad genética bajo el modelo de sustitución de Jukes y Cantor. Estas medidas fueron: número de haplotipos (h), número de sitios polimórficos (S), diversidad haplotípica (Hd) y diversidad nucleotídica ( $\pi$ ). Para determinar si existe o no estructura genética en las poblaciones estudiadas, así como para evaluar las relaciones y distribución de los haplotipos, se construyeron, a partir de matrices genéticas (en formato NEXUS), redes de parsimonia estadística utilizando el programa Pop Art (Clement *et al.*, 2000).

## Resultados

Los resultados asociados a la variación genética de las poblaciones de *Gelidium gonzalezii*, obtenidos a partir de la región espaciadora de la RuBisCo indicaron la presencia de 6 haplotipos, siendo el R1 el ancestral de acuerdo con el programa. Se observó la formación de dos haplogrupos, uno formado por los haplotipos R1-R5, el otro integrado por el haplotipo R-6. Entre los haplotipos R1-R5 el número de pasos mutacionales fue de 1, mientras que entre el R1 y el R6 fueron 19 pasos mutacionales (Figura 1 y Cuadro 1).



**Figura 1.** Red haplotípica de parsimonia estadística. El número de secuencias por haplotipo se indica, los haplotipos con una sola secuencia no presentan este dato, las líneas indican el número de pasos mutacionales.

**Cuadro 1.** Haplotipos encontrados en la región espaciadora de la RuBisCo para las poblaciones de *Gelidium gonzalezii* estudiadas. El número indica la frecuencia haplotípica.

Poblaciones	Haplotipos					
	R1	R2	R3	R4	R5	R6
Las Cuatas	-	-	-	-	-	3
Escollera	6	-	2	-	-	-
Troncones	3	1	-	1	1	4
Puerto Peñasco	-	-	-	-	-	5
Total	9	1	2	1	1	12

El conjunto de datos consistió en 26 secuencias con 319 pb (pares de bases) de longitud, 22 (6.9%) de las cuales fueron sitios segregantes (Anexo 4).

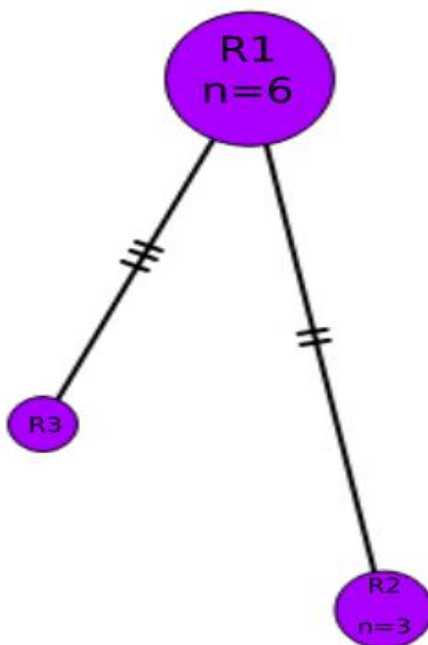
### Medidas de diversidad genética

Con la región espaciadora de la RuBisCo se encontraron 6 haplotipos, con 22 sitios polimórficos. La diversidad haplotípica ( $Hd$ ) al interior de *Gelidium gonzalezii* fue de 0.683, mientras que la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) fue de 0.03256. La mayor diversidad genética fue encontrada en playa Troncones ( $Hd=0.8$ ,  $\pi=0.03386$ ) seguida de la Escollera ( $Hd=0.429$ ,  $\pi=0.00270$ ), las otras dos poblaciones no presentaron valores de diversidad genética (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Medidas de diversidad genética para poblaciones de *Gelidium gonzalezii* basadas en secuencias de la región espaciadora de la RuBisCo.

Población	N	<i>h</i>	<i>S</i>	<i>Hd</i>	$\Pi$
Las Cuatas	3	0	0	0	0
Escollera	8	2	2	0.429	0.00270
Troncones	10	5	22	0.8	0.03386
Puerto Peñasco	5	0	0	0	0

Mientras que los resultados asociados a la variación genética de las poblaciones de *Gelidium mirodentatum*, obtenidos a partir de la región espaciadora de la RuBisCo indicaron la presencia de 3 haplotipos, siendo el R1 el ancestral de acuerdo al número de individuos. No se observó la formación de haplogrupos (Figura 2 y Cuadro 3).



**Figura 2.** Red haplotípica de parsimonia estadística. El número de secuencias por haplotipo se indica, los haplotipos con una sola secuencia no presentan este dato, las líneas indican el número de pasos mutacionales.

**Cuadro 3.** Haplotipos encontrados en la región espaciadora RuBisCo para las poblaciones de *Gelidium microdentatum* estudiadas. El número indica la frecuencia haplotípica.

Poblaciones	Haplotipos		
	R1	R2	R3
Sayulita	6	1	-
Zipolite	-	-	3
Total	6	1	3

El conjunto de datos consistió en 10 secuencias con 324 pb (pares de bases) de longitud, 5 (1.54 %) de las cuales fueron sitios segregantes (anexo 5).

#### Medidas de diversidad genética

Con la región espaciadora de la RuBisCo se encontraron 3 haplotipos, con 5 sitios polimórficos. La diversidad haplotípica ( $Hd$ ) al interior de *Gelidium microdentatum* fue de 0.600, mientras que la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) fue de 0.00476. La mayor diversidad genética fue encontrada en Sayulita ( $Hd=0.286$ ,  $\pi=0.00266$ ), en Zipolite no se encontraron valores de variación genética (Cuadro 4).

**Cuadro 4.** Medidas de diversidad genética para poblaciones de *Gelidium microdentatum* basadas en secuencias de la región espaciadora de la RuBisCo.

Población	N	$h$	$S$	$Hd$	$\Pi$
Sayulita	7	2	3	0.286	0.00266
Zipolite	3	1	2	0	0

## Discusión

En este estudio se presentan datos parciales de la variación genética de poblaciones de dos especies de *Gelidium* distribuidas en el Pacífico tropical Mexicano. Tanto *G. gonzalezii* D. Rodríguez, Quiroz-González & Ponce-Márquez como *G. microdentatum* E.Y. Dawson presentaron haplotipos y niveles altos de diversidad haplotípica a pesar del muestreo limitado, mismo que podría explicar los bajos valores de diversidad nucleotídica.

Respecto a los resultados obtenidos para las poblaciones de *Gelidium gonzalezii* se obtuvo una red haplotípica con los datos aportados por las secuencias del interespaciador de la RuBisCo la cual mostró dos poblaciones interconectadas con cuatro haplotipos y un haplotipo notablemente separado de estos por 19 pasos mutacionales que separa a ambos grupos, lo que indica que entre estos existe menor intercambio genético (Núñez-Reséndiz, 2015) y por lo tanto una probable estructuración en dos grupos genéticos (haplogrupos 1 y 2) correspondientes con dos entidades biológicas subyacentes en *Gelidium gonzalezii*, es decir cabe la posibilidad que la lejanía presentada entre los haplogrupos sea evidencia de especiación en proceso o es posible que tal divergencia evidencie a una especie críptica, sin embargo es necesario aumentar el muestreo de individuos por población, el muestreo de poblaciones y añadir otro marcador para corroborar esta información. El valor de diversidad haplotípica para *Gelidium gonzalezii* puede considerarse alto ( $Hd=0.683$ ) al comparar con el estudio de Palma-Ortiz *et al.*, (2017) quienes registraron un valor de  $Hd=0.46$  en *Meristotheca cylindrica* M.L. Núñez-Reséndiz, Dreckmann & Senties e indicaron que este era moderado. Valores altos de diversidad haplotípica sugieren que la población ha mantenido gran tamaño a lo largo del tiempo de acuerdo con Kim *et al.*, (2012) quienes observaron estos mismos resultados en *G. elegans*.

Por otro lado, los valores de diversidad nucleotídica presentados en *G. gonzalezii* son bajos de acuerdo con lo señalado por Brunelli (2017) quien indica que estos valores deben estar cercanos al 1% o por encima de este número para considerarse altos. Esto también lo señalaron Palma-Ortiz *et al.*, (2017) quienes registraron como moderados valores de 0.785 % de divergencia nucleotídica en *Meristhotecha cylindrica* y como altos valores de 7 % en la misma especie.

Los valores del presente estudio difieren de lo señalado en el de Palma-Ortiz *et al.*, (2017) pero coinciden con lo señalado por Núñez-Reséndiz (2015) para este marcador. Los resultados arrojados por el estudio de inferencia filogenética con los marcadores *rbcL* y *COI-5P* no indican la formación de dos grupos genéticos al interior de las poblaciones de *G. gonzalezii*, a pesar de que el marcador *COI-5P* ha sido referido para su uso en el conocimiento de la filogeografía y genética de poblaciones en otras especies de algas rojas (Kim *et al.*, 2012; López *et al.*, 2017). Zuccarello *et al.*, (2010) sugieren que un inconveniente de usar datos de haplotipos de RuBisCo es que la región en ocasiones no se torna polimórfica, lo que podría explicar el comportamiento observado en este estudio para las secuencias de este marcador.

Para *Gelidium microdentatum*, la red haplotípica obtenida del análisis con la región espaciadora de la RuBisCo mostró menos haplotipos que en *Gelidium gonzalezii*, siendo únicamente tres haplotipos, dos para la misma población (Sayulita). El valor de diversidad haplotípica para *G. microdentatum* puede considerarse alto ( $Hd=0.6$ ) al comparar con el estudio de Núñez-Reséndiz (2015) quien indicó valores altos de diversidad haplotípica ( $H=0.776$ ) en *Hydropuntia usneoides* (C.Agardh) Gurgel & Fredericq señaló que para considerarse alto un valor debe estar por encima de 0.5. Los valores de diversidad nucleotídica exhiben el mismo comportamiento que los valores de *Gelidium gonzalezii*, ya

que también están muy por debajo del 1 % (Brunelli, 2017; Palma-Ortiz *et al.*, 2017).

Esta relación de alta diversidad haplotípica y baja diversidad nucleotídica observada en *Gelidium gonzalezii* y *G. microdentatum* ha sido señalada por otros autores para especies de algas rojas como *G. elegans* (Kim *et al.*, 2012) e *Hydropuntia usneoides* (Núñez-Reséndiz, 2015) de acuerdo con esto se puede sugerir que tanto en *G. gonzalezii* como en *G. microdentatum* se han mantenido grandes tamaños poblacionales en el tiempo y que además han sufrido de una rápida expansión poblacional tras un periodo de tamaños bajos de la población (Grant y Bowen, 1998).

La probable presencia de estructuración genética en *Gelidium gonzalezii* puede estar ligada a su amplia distribución y al área en la que se desarrollan, Robuchon *et al.*, (2014) sostienen que las especies que se distribuyen en un área con mayor variabilidad ambiental como es la zona intermareal pueden presentar mayor estructura genética. Además, López *et al.*, (2017) sugieren que amplios rangos de distribución geográfica favorecen la diversidad genética, y justamente *G. gonzalezii* es una especie de amplia distribución que fluctúa entre ambientes de temperaturas subtropicales a tropicales, mientras que de manera opuesta en *G. microdentatum* la diversidad genética podría estar siendo limitada por su distribución un poco más restringida, sin embargo estos datos son preliminares ya que la dificultad en la obtención de los amplificadores del interespaciador de la RuBisco para las muestras de *G. microdentatum* hace que el número de datos sea realmente escaso y por lo tanto estos resultados deberán ser corroborados. Es indispensable comparar los resultados aportados por el interespaciador de la RuBisCo con otros marcadores, aumentar el muestreo como se ha señalado previamente y ampliar el estudio con miras a la filogeografía con el objeto de resolver mayor número de preguntas, sin embargo, este estudio abre una puerta y deja un antecedente para continuar trabajando con la genética de poblaciones en Gelidiales.



## Referencias

- Billard, E., Reyes, J., Mansilla, A., Faugeron, S., & Guillemin, M. L. (2015) Deep genetic divergence between austral populations of the red alga *Gigartina skottsbergii* reveals a cryptic species endemic to the Antarctic continent. *Polar biology* 38: 2021-2034.
- Boo, G., Mansilla, A., Nelson, W., Bellgrove, A. & Boo, B. (2014a) Genetic connectivity between trans-oceanic populations of *Capreolia implexa* (Gelidiales, Rhodophyta) in cool temperate waters of Australasia and Chile. *Aquatic Botany* 119: 73–79.
- Brunelli, B. (2017) Filogeografía de *Gelidium floridanum* e *Pterocladia capillacea* (Gelidiales, Rhodophyta) e espécies relacionadas no Atlântico ocidental, com ênfase no Brasil, com base em dados morfológicos e moleculares. Doctoral dissertation, Instituto de Botânica. Brasil.
- Caujapé-Castells, J. (2006) Brújula para botánicos desorientados en la genética de poblaciones. Exegen. 8a Ed. 133 pp.
- Clement M., Posada D. & Crandall K.A. (2000) TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657-9. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.01020.x>
- Doyle, J. J. & Doyle, J.L. (1990) Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12: 13-15.
- Eguiarte, L., Souza, V. & Aguirre, X. (2007). Ecología Molecular. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México. 592 p.
- Grant, W. A. S., & Bowen, B. W. (1998) Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of heredity* 89: 415-426. <https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.415>

- Geoffroy, A., Destombe, C., Kim, B., Mauger, S., Raffo, M. P., Kim, M. S., & Le Gall, L. (2016) Patterns of genetic diversity of the cryptogenic red alga *Polysiphonia morrowii* (Ceramiales, Rhodophyta) suggest multiple origins of the Atlantic populations. *Ecology and evolution* 6: 5635-5647.
- Hall T.A. (1999) BioEdit a user\_friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium* 41: 95-98.
- Kelly, R. P., & Palumbi, S.R. (2010) Genetic structure among 50 species of the Northeastern Pacific rocky intertidal community. *PLoS One* 5:13. doi:10.1371/journal.pone.0008594
- Kim, S. Y., Weinberger, F., & Boo, S. M. (2010) Genetic Data Hint at A Common Donor Region for Invasive Atlantic and Pacific Populations of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariales, Rhodophyta) 1. *Journal of phycology* 46: 1346-1349.
- Kim, K. M., Hoarau, G. G., & Boo, S. M. (2012) Genetic structure and distribution of *Gelidium elegans* (Gelidiales, Rhodophyta) in Korea based on mitochondrial cox1 sequence data. *Aquatic botany* 98: 27-33. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.12.005>
- Koh, Y. H., & Kim, M. S. (2020) Genetic diversity and distribution pattern of economic seaweeds *Pyropia yezoensis* and *Py. suborbiculata* (Bangiales, Rhodophyta) in the northwest Pacific. *Journal of Applied Phycology*, 32(4), 2495-2504.
- Kostamo, K., Korpelainen, H. & Olsson, S. (2012) Comparative study on the population genetics of the red algae *Furcellaria lumbricalis* occupying different salinity conditions. *Marine Biology* 159: 561–571. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1835-z>.
- Krueger-Hadfield, S. A., Roze, D., Mauger, S., & Valero, M. (2013) Intergametophytic selfing and microgeographic genetic structure shape populations of the intertidal red seaweed *Chondrus crispus*. *Molecular ecology* 22: 3242-3260.

- Librado P. & Rozas J. (2009) ADNSP v5: a software for comprehensive analysis of ADN polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451–1452.
- López, B. A., Tellier, F., Retamal-Alarcón, J. C., Pérez-Araneda, K., Fierro, A. O., Macaya, E. C. & Thiel, M. (2017) Phylogeography of two intertidal seaweeds, *Gelidium lingulatum* and *G. rex* (Rhodophyta: Gelidiales), along the South East Pacific: patterns explained by rafting dispersal? *Marine Biology* 164: 1-19.
- Maggs C.A., Douglas S.E., Fenety J. & Bird C.J. (1992) A molecular and morphological analysis of the *Gymnogongrus devoniensis* (Rhodophyta) complex in the North Atlantic. *Journal of Phycology* 28: 214-232.
- Nei, M. & Li, W. (1979) Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *PNAS* 76:5269-5273.
- Nikos, A., Procaccini, G. & Kooistra, W. (2004) *Asparagopsis taxiformis* and *Asparagopsis armata* (Bonnemaisoniales, Rhodophyta): genetic and morphological identification of Mediterranean populations. *European Journal of Phycology* 39:3, 273-283. <https://doi.org/10.1080/0967026042000236436>.
- Núñez-Reséndiz, M. (2015) Variación genética de las poblaciones de *Hydropuntia cornea* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las Costas del Golfo de México y el Caribe Mexicano. Tesis doctoral. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, D.F. 163 pp.
- O'Doherty, D. C., & Sherwood, A. R. (2007) Genetic population structure of the Hawaiian alien invasive seaweed *Acanthophora spicifera* (Rhodophyta) as revealed by DNA sequencing and ISSR Analyses1. *Pacific Science* 61(2): 223-233.
- Palma Ortiz, C. A., Dreckmann, K. M., Núñez Resendiz, M. L., & Senties, A. (2017) Variación genética en *Meristotheca cylindrica* (Solieriaceae, Rhodophyta) en Campeche, México. *Hidrobiológica* 27(3): 315-326.

- Provan, J. & Maggs, C. A. (2012) Unique genetic variation at a species' rear edge is under threat from global climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 39-47.
- Robuchon M, Le Gall L, Mauger S. & Valero M. (2014) Contrasting genetic diversity patterns in two sister kelp species co-distributed along the coast of Brittany, France. *Molecular Ecology* 23:2669–2685. doi:10.1111/mec.12774
- Schaal, B.A., D.A. Hayworth, K.M. Olsen, J.T. Rausher, & W.A. Smith. (1998) Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Molecular Ecology* 7:465-474.
- Sosa, P. A., Valero, M., Batista, F., & González-Pérez, M.A. (1998) Genetic structure of natural populations of *Gelidium* species: a re-evaluation of results. *Journal of Applied Phycology* 10:279–284. doi:10.1023/A:1008092023549
- Thompson, J.D., Higgins, D.G., & Gibson, T. J. (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic acids research* 22: 4673-4680.
- Wright, J., Zuccarello, G. & Steinberg, P. (2000) Genetic structure of the subtidal red alga *Delisea pulchra*. *Marine Biology* 136: 439–448. <https://doi.org/10.1007/s002270050703>
- Yesson, C., Bian, X., Williamson, C., Briscoe, A., Brodie, J. (2020) Mitochondrial and plastid genome variability of *Corallina officinalis* (Corallinales, Rhodophyta). *Applied Phycology* 1: 73-79.

Yow, Y. Y., Lim, P. E., & Phang, S. M. (2011) Genetic diversity of *Gracilaria changii* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from west coast, Peninsular Malaysia based on mitochondrial cox 1 gene analysis. *Journal of Applied Phycology* 23(2): 219-226.

Zuccarello, G. C., Burger, G., West, J. A., & King, R. J. (1999) A mitochondrial marker for red algal intraspecific relationships. *Molecular ecology* 8: 1443-1447. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.007>

## **CAPÍTULO III**

# **SISTEMÁTICA, TAXONOMÍA Y BIOGEOGRAFÍA**

---

The genus *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) in Mexico: systematic, taxonomy and biogeography

## **The genus *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) in Mexico: systematic, taxonomy and biogeography**

NATALY QUIROZ-GONZÁLEZ<sup>1</sup>, MA. EDITH PONCE-MÁRQUEZ<sup>2</sup> AND DENÍ RODRÍGUEZ<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México; Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacan, Ciudad de México, México. natalyquirozgonzalez@gmail.com*

<sup>2</sup>*Facultad de Ciencias, UNAM Av. Universidad 3000, Circuito Exterior S/N Delegación Coyoacan, C.P. 04510 Ciudad Universitaria, D.F. México.maedithpm@gmail.com, denirodriguez@ciencias.unam.mx*

\*Corresponding autor: Dení Rodríguez, denirodriguez@ciencias.unam.mx

Running title: ***Gelidium* from México**

### **Abstract**

In Gelidiales (Rhodophyta), *Gelidium* is the genus with the highest number of registered species; 147 are considered taxonomically valid. To date, there are 27 names in the Mexican Pacific. *Gelidium* species throughout history presented many taxonomic and nomenclatural problems, modifying the knowledge of their richness. The recent use of molecular tools has clarified the genus taxonomy; however, the use of these tools is scarce in the group in Mexico. The present work updates the number of valid records of *Gelidium* for Mexico using the lists of the literature and information from databases. Its taxonomic situation is analyzed, describing the morphology and distribution of the valid species. Phylogenetic analysis is carried out with specimens from the Mexican tropical Pacific using a Maximum Likelihood analysis and a Bayesian Inference analysis. In addition, a trace analysis was performed with

the distribution data of all Mexican species, using QGIS, Rstudio, and making generalized tracks manually. In total, 34 names registered of *Gelidium* species are, of which 24 are valid species. The specimens with sequences of *rbcL* and *COI-5P* separating into different clades certifying to *G. microdentatum* specimens recognized represent a distinct taxonomic entity in phylogenies. With the analysis of tracks, it was possible to detect three generalized tracks for *Gelidium* in Mexico, the generalized track of the Atlantic, the generalized track Transpacific and the Amphipacific generalized track, a significant relationship between Mexican and Asian species are denoted. It is necessary to clarify the taxonomic situation of all the Mexican species of *Gelidium*, using mainly molecular tools.

**Keywords:** Gelidiales, Molecular tools, Morphology, Rhodophyta, Panbiogeography.

## Introduction

The genus *Gelidium* was proposed by Lamouroux in 1813 with a European specimen of *Fucus corneus* Hudson (1762:474), the holotype is *G. corneum* (Hudson) J. V. Lamouroux (1813:129). To date, there are 308 names of *Gelidium*, and only 147 are valid species in the world, according to Guiry & Guiry (2022). The genus is the most representative of this order, and 50 species have commercial value (Santelices 1990).

In Mexico, the *Gelidium* genus account 34 species names and seven varieties (Dawson, 1953; Rodríguez, 1989; González-González *et al.*, 1996; Rodríguez *et al.*, 2008; Quiroz-González *et al.*, 2020; Guiry & Guiry, 2022). Many of these names had nomenclatural changes, and most species have taxonomic problems, considering that their study is restricted almost exclusively to morphology.



In the Mexican Pacific, Rodríguez *et al.*, (2008) compiled 23 valid names, while in the Atlantic there are only four valid names (González-González *et al.*, 1996). *Gelidium crinale* and *G. pusillum* are common in both areas.

Since 1813 a series of taxonomic and nomenclatural problems have been evident, some solved thanks to morphological techniques and, more recently, molecular techniques. Molecular studies reinforce genus classification; also, they allow us to interpret phylogenetic relationships better, recognize cryptic species and determine patterns of species distribution (Freshwater & Rueness, 1994; Freshwater *et al.* 1995; Bailey & Freshwater, 1997; Thomas & Freshwater, 1999; Shimada, 2000; Tronchin *et al.*, 2002; Bouza *et al.*, 2006; Freshwater *et al.*, 2010; Kim *et al.*, 2012 a, b; Boo *et al.*, 2013; Sohrabipoor, 2013; Boo *et al.*, 2016a, b, c).

Multiple characters recognize the species within the genus: type of axis, the height of the fronds, branch pattern, the abundance of the branches, shape of the tetrasporic and cystocarpic branches, aggregation of tetrasporangia, among others (Rodríguez, 1989; Ponce-Márquez, 2010), and there are many problems of specific delimitation originated from the morphological similarity between the thalli at some point in their ontogenetic development.

This article updated *Gelidium* taxonomic and nomenclatural data and its distributional information for all species registered on Mexico coasts. It presents a biogeographical study using the track analysis and phylogeny of the species that had recently worked in Mexico with molecular methods. This work aims to deepen the knowledge of the members of the genus *Gelidium* from the Mexican coasts.

## Materials and Methods

The basic information to this work came from 1) a bibliographic review realized on the literature available for the Pacific of Mexico and the Atlantic, 2) consults on national and foreign scientific collections, as well as a database (Table 1), 3) recovery the distribution data of the species and 4) using Alga Base (Guiry & Guiry, 2022) updated the taxonomic and nomenclatural.

### Molecular analysis

A sampling of four specimens identified as *Gelidium microdentatum* coming from the rocky intertidal region of four locations in the Tropical Mexican Pacific in 2017 (Table 3) was fixed with 4% formaldehyde solution in seawater for morphological study, and it placed a part of each thallus in silica gel for molecular analysis. Obtain their general morphological features images with a CANON EOS REBEL T3 camera (Canon Inc., Tokyo, Japan). Obtain transverse and longitudinal thallus sections manually using a razor blade under a Nikon C-LEDS stereomicroscope (Nikon, Inc., Konan, Minato-ku, Tokyo, Japan). It did anatomical observations with an Olympus CX23 optical microscope (Olympus America Inc., Center Valley, Pennsylvania, USA).

Total DNA was extracted using the CTAB protocol (Doyle & Doyle, 1990). PCR reactions were set up with the ThermoScientific PhirePlant Direct Kit and following reagent proportions: 10 µl of 2X buffer, 1.0 µl of each forward and reverse primer at 10 pmol/µl, 0.4 µl of Taq Polymerase, 1.0 µl of DNA and 11.6 µl of injectable water, for a final volume of 25µl. The primers used for amplifying and sequencing were F-*rbcL* start with R-753 and F-57 with R-1381 for *rbcL* (Freshwater & Rueness 1994). *COI-5P* was amplified and sequenced using the GHaIF with GazR primers (Saunders, 2005). The reactions were run in a Techne Flexi-gene thermal cycler (Bibby scientific, Maryland, USA), following the cycling

protocol described by Freshwater & Rueness (1994). The PCR products were sequenced by Macrogen Inc. (South Korea), edited with the Bioedit (Hall, 1999) or Sequencher (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, USA) programs, and aligned with Clustal W (Thompson *et al.*, 1994).

The *rbcL* and *COI-5P* alignments consisted of four new and 83 GenBank sequences and four new and 84 GenBank sequences, respectively (Table 3). In addition, for both markers the sequences presented in previous works for Mexican *Gelidium* species were included (Quiroz-González *et al.*, 2020; Quiroz-González *et al.*, 2021). *Ptilophora scalaramosa* (Kraft) Norris (1987:258), *Gelidiophycus freshwateri* Boo, Park & Boo (2013:1111), and *Capreolia implexa* Guiry & Womersley (1993:267) were used as the outgroups. MEGA 7.0 (Kumar *et al.*, 2016) was used to calculate genetic distances. The best evolutionary model for phylogenetic analyses selected with the JModelTest 2.1.10 program (Dariba *et al.*, 2012) was GTR + G + I for both data sets. Phylogenies of *COI-5P* and *rbcL* datasets were inferred using maximum likelihood (ML) and Bayesian inference (BI). The ML analyses were conducted using RAxML v8.0.X (Stamatakis, 2014) set as follows: a rapid bootstrap analysis and search for the best scoring ML tree in one single program run with 1000 bootstrap replicates under the GTR + G + I substitution model. BI was performed for individual datasets with MrBayes v3.2.1 (Ronquist *et al.*, 2012) using the Metropolis coupled Markov chain Monte Carlo under the GTR + G + I model. For each matrix, two million generations of two independent runs were performed with four chains and sampling trees every 100 generations. The burn-in period was identified graphically by tracking the likelihoods at each generation to determine whether they reached a plateau. Twenty-five percent of the saved trees were removed, and the remaining trees were used to calculate Bayesian posterior probabilities (BPPs).

## **Biogeographic analysis**

It did a data matrix for each species in Excel spreadsheets, considering some taxonomic data (family, genus, specific epithet, and species), data on the locality (country, state, municipality, and name of the locality), as well as the latitude and longitude points for each record.

Geographic coordinate data from latitude and longitude (degrees, minutes, and seconds) was converted to decimal degrees. Subsequently, said the database was refined and standardized, considering that the records had geographic coordinates according to the data presented for the locality or that the species records had complete data regarding the study location. The Google Earth 2022 Software allowed locating the species records without geoposition data but the name of the locality.

The track analysis was performed using 510 distributional records (occurrence points) of the *Gelidium* species in Mexico. Individual tracks were constructed for each species by a script in the R software using Prim's algorithm connecting them by minimum spanning trees (Page, 1987). When the individual tracks of several taxa coincided, the generalized tracks were constructed; obtaining these was carried out through manual overlapping of the individual tracks. The intersection of several generalized tracks results in a panbiogeographic node that represents a composite area in which ancestral biota and geological fragments interrelated in space and time converge (Celis-Villalba, 2009).

## Results

### Taxonomy and Nomenclatural situation

In Mexico, there are 34 species names and seven varieties registered for *Gelidium*, of which 24 species names are considered taxonomically valid, as well as three varieties, representing 15% of the documented species in the world. Five species have homotypic synonyms, six heterotypic synonyms, one has a nomenclatural note, and four have taxonomic notes. In many cases, the species suffered taxonomic and nomenclatural modifications results from exhaustive morphological analysis and, more recently, molecular techniques. However, it is necessary to note that all of them result from material from other world regions, not Mexican specimens.

The names invalidated are mainly by the synonymous establishment with other species such as *Gelidium cartilagineum* (Linnaeus) Gaillon, which is synonymous with *Plocamium cartilagineum* (Linnaeus) Dixon, while *G. cartilagineum* var. *robustum* (Gardner) is for *Gelidium robustum* (Gardner) Hollenberg & I.A. Abbott, this also occurs in *Gelidium pusillum* var. *conchicola* Piccone & Grunow and *Gelidium pusillum* var. *minusculum* Weber Bosse which are synonymous with *Pterocliadiella caerulescens* (Kützing) Santelices & Hommersand and with *Gelidium minusculum* (Weber Bosse) R.E. Norris respectively. *Gelidium sonorensis* E.Y. Dawson, for its part, is a species described by Dawson for the Gulf of California has been synonymous with *Pterocliadia sonorensis* (E.Y. Dawson) J.G. Stewart & J.N. Norris.

Considering valid species, four are exclusive to the Mexican Atlantic (*Gelidium americanum* (W.R. Taylor) Santelices, *G. corneum* (Hudson) J.V. Lamouroux, *G. floridanum* W.R. Taylor, and *G. spinosum* (S.G. Gmelin) P.C. Silva in Silva, Basson & Moe), 18 are exclusive to the Mexican Pacific, and two are shared. Three species are recent

descriptions or recorded from Mexico. The total valid and invalids species names registered from Mexico are in Table 3.

The following section shows the taxonomic and nomenclatural data, the description, and the distribution of the valid species:

*Gelidium americanum* (W.R. Taylor) Santelices.

**Basionym:** *Pterocladia americana* (W. R. Taylor).

**Type:** —JAMAICA, Port Antonio

**Holotype:** C.E. Pease & E. Butler; July 1900; MICH 1306116

= *Pterocladia americana* W. R Taylor

**Description:** Thallus were 4–6 cm tall and branched to four orders. First-order branching was completely irregular at broad intervals but branching became denser and alternate to subpinnate towards the apices. The fronds were flattened, about 2 mm wide, spatulate to lanceolate and gradually attenuated towards their bases. In the erect axes, especially in flattened distal portions. Only a few internal rhizoidal filaments were present, mixed with irregularly arranged medullary cells. Tetrasporangial sori, without sterile margins, were found in apical parts of ultimate branchlets (Perrone *et al.*, 2019).

**Distribution:** : —MEXICO: Tamaulipas: La Carbonera San Fernando, Ciudad Madero, playa Lauro Villar, Matamoros; Veracruz: Morro La Mancha ; Tabasco: Laguna Mecoacán, La Machona, Playa Paraíso; Campeche: Laguna de Términos; Quintana Roo: Los Manchones, Puerto Morelos, Xcacel, San Juan Cozumel; (Mateo-Cid & Mendoza-González, 1991; Mendoza-González & Mateo-Cid, 1992; Ortega, 1995; Dreckmann *et al.*, 1996; Ortega *et al.*, 2001; De la Garza-Flores, 2003; Vargas López *et al.*, 2004; Mendoza-González *et al.*, 2007 ; Núñez-Reséndiz, 2009; Mateo-Cid *et al.*, 2013b; Mendoza-González *et al.*, 2017; Quiroz-González *et al.*, 2018).

**Taxonomic Remarks:** This Atlantic species has frequent reports on the coasts of the Gulf of Mexico; there are no molecular studies to taxonomic certifications for Mexican specimens.

*Gelidium coronadense* E.Y. Dawson.

**Type:** —MEXICO, Baja California, Los Coronados.

**Holotype:** Dawson; June 20, 1947; On middle littoral rocks. HAHF Dawson 4223 on sheet 54671.

**Description:** Thallus saxicolous, densely tufted, 3-4 cm high consisting of several densely branched, of 3 orders of densely congested, pinnate, alternate or opposite branchlets. Erect fronds at first cylindrical but becoming flat, 600-900  $\mu\text{m}$  in diameter. Consisting, rhizoidal filaments congested throughout the medullary region and only a few scattered in the subcortical region. Tetrasporangia irregularly arranged in usually much elongated sori often occupying the whole length of ultimate and subultimate ramuli. Cystocarps solitary, abundant, more or less terminal (Dawson, 1953).

**Distribution:** —MEXICO: Baja California, Coronados Island (Dawson, 1953).

**Taxonomic Remarks:** This species is registered only in the original description, and there is no more information about it.

*Gelidium coulteri* Harvey.

**Type:** —USA, California, Monterey Peninsula.

**Holotype:** Dr. Coulter; TCD Harvey Herbarium (Dawson, 1953: 71).

= *Gelidium venturianum* E.Y. Dawson

**Description:** Thallus densely tufted, 2-7 cm. high, or sometimes to 18 cm, erect primary axes usually unbranched below, irregularly distichously and rather sparsely branched above. Compressed to flattened in lower parts, subcylindrical above, 0.4-0.8 mm in diameter. Tetrasporangial sori variously shaped, on simple, lobed, branched or decompound, slightly

swollen fertile branchlets. Cystocarps borne singly in the middle of short, simple or compound ultimate branchlets (Dawson, 1953).

**Distribution:** —MEXICO: Baja California, Punta Descanso, Punta Santo Tomas, Socorro, Punta Baja, Punta María, Punta Santa Rosalía, Islas San Benito, Isla Cedros, Punta Abreojos, Punta Pequeña, Bahía Asunción, Bahía San Quintín (Aguilar-Rosas *et al.*, 2005; Dawson, 1953; Mateo-Cid & Mendoza-González, 1994 a, b).

**Taxonomic Remarks:** there is no report for neither concerning taxonomic problems but is necessary a taxonomic certification with the molecular approach.

*Gelidium corneum* Hudson (J.V. Lamouroux).

**Basionym:** *Fucus corneus* Hudson

**Type:** — ENGLAND: Devonshire.

**Holotype:** D. Miller; BM (ex herb. Buddle, Sloane collection).

= *Fucus corneus* Hudson

= *Sphaerococcus corneus* (Hudson) Stackhouse

= *Nereidea cornea* (Hudson) Stackhouse

= *Gigartina cornea* (Hudson) F. S. Gray

= *Delesseria cornea* (Hudson) Greville

**Description:** Thallus bushy, cartilaginous, 3-50 cm tall with prominent main axes. Branches degrees pinnate. The segments 0.5-2 mm broad, thick but flattened, the terminal divisions somewhat constricted at the base but with a broadly rounded apex. In section the axes showing rhizines chiefly in the outer portions.

**Distribution:** —MEXICO: Veracruz: playa Paraíso; Tabasco: La Machona, Sánchez Magallanes; Campeche: Bancos de Campeche; Quintana Roo: insular (Ortega *et al.*, 2001;



De la Garza-Flores, 2003; Mendoza-González *et al.*, 2013; Mendoza-González *et al.*, 2017; Landa-Cansigno *et al.*, 2019).

**Taxonomic Remarks:** With few records in the Mexican Atlantic, this species has no questioning about its taxonomic identity around the Mexican specimens.

*Gelidium crinale* (Hare ex turner)

**Basionym:** *Fucus crinalis* Hare ex Turner.

**Type:** —Ilfracombe, Devonshire, England.

**Lectotype (provisional):** R. Hare; BM ex K (Dixon & Irvine 1977: 140).

= *Capillaria crinalis* (Hare ex Turner) Stackhouse

= *Fucus crinalis* Hare ex Turner

= *Gelidium corneum* var. *crinale* (Turner)Greville

= *Acrocarpus crinalis* (Turner) Kützing

= *Acrocarpus spinescens* Kützing

= *Gelidium spinescens* (Kützing)Trevisan

= *Acrocarpus delicatulus* Kützing

= *Gelidium crinale* f. *spinescens* (Kützing) Ardissoni

= *Gelidium crinale* var. *spinescens* (Kützing) Schiffner

**Description:** Thallus saxicolous, 1.5-3.5 cm. high, erect fronds cylindrical below, 125-225 µm in diameter, subcylindrical, compressed or flattened above but little or not at all increased in diameter, subsimple, unbranched or sparsely branched, or irregularly pinnately branched in 1-2 orders. In transection showing many rhizoidal filaments occupying the subcortical and outer medullary area, the medulla restricted, of a small group, or single or double row of thick-walled cells. Tetrasporangial sori borne in the distal parts of simple, pinnate or terminally digitate branches (Dawson, 1953).

**Distribution:** —MEXICO: Pacífico. Baja California, Bahía Gonzaga, Isla Guadalupe, Bahía Magdalena; Sonora, Isla Turners, Puerto Peñasco; Sinaloa, Mazatlán; Jalisco, Playa Careyes; Michoacán, Lázaro Cárdenas (Dawson, 1953); Guerrero, Barra de Potosí, Troncones; Oaxaca, La Entrega y Barra de Santa Elena. Atlántico. Tamaulipas: litoral (Ortega *et al.*, 2001); Veracruz: litoral, insular); Campeche: Sabancuy, Punta Xen (Ortega *et al.*, 2001); Yucatán: insular (Ortega *et al.*, 2001); Quintana Roo: Playa San Juan, Muelle y Caletilla (Ortega *et al.*, 2001; Mateo-Cid & Mendoza-González, 1991; De la Garza-Flores, 2003; Mateo-Cid *et al.*, 2013).

**Taxonomic Remarks:** The specimens registered under this epithet (Rodríguez *et al.*, 2008, Ponce-Márquez 2010) show a high morphological variation, with axes ranging from delicate and belted to robust and branched. Its wide distribution in the Atlantic and the Pacific is currently confirmed (Boo *et al.*, 2013), and its wide morphological variability is confirmed. The nomenclatural notes show the problem clearly. Silva *et al.* (1996) report to *G. corneum* var. *crinale* as a binomial combination used from Lamouroux (1825) without basionym record, and Papenfuss (1968) warned that it was a specific name wrongly used as what now is one of its homotypic synonyms (Guiry & Guiry, 2022). Lipkin & Silva (2002) point out that *Gelidium crinale* and *G. pusillum* are two distinct species in the Feldmann & Hamel paper (1936). Subsequently, Dixon & Irvine (1977) merged the species using British material and sequential field observations that detail ontogenetic growth and development. However, Womersley & Guiry (1994) reported that the Australian specimens of the *G. crinale* type appeared different from the *G. pusillum* type. Afterward, Lipkin & Silva (2002) —still with no reason to doubt the validity of Dixon & Irvine's conclusion—, noted that specimens of *G. crinale* from the Red Sea and many other parts of the world (as the Indian

Ocean) were not conspecific with *G. pusillum*; therefore *G. pusillum* and *G. crinale* were kept as distinct species.

***Gelidium deciduum*** Dawson.

**Type:** —MEXICO, Baja California, Cabeza Ballena.

**Holotype:** Dawson; Nov. 9, 1946; At mean low water and below on a granitoid reef. HAHF Dawson 3413, on sheet 54673, including vial 2122 and slides 1315-1316.

**Description:** Thallus saxicolous, to 20 cm. high, erect primary axes percurrent, below compressed, 1.5-2.3 mm in diameter, pinnate branchlets irregularly alternate, averaging about 1 mm. apart, somewhat constricted at the base. Rhizoidal filaments sparse in the medulla, congested in a subcortical zone. Tetrasporangia borne in vaguely decussate rows in ovate sori occupying the expanded and rounded or pointed ends of short ultimate branchlets (Dawson, 1953).

**Distribution:** — MEXICO: Baja California Sur, Todos Santos, Cabeza Ballena, Cabo San Lucas, Punta Lobos (Dawson, 1953).

**Taxonomic Remarks:** The species are known for the Mexican coasts only. Taxonomic certification is required.

***Gelidium decompositum*** Setchell & Gardner

**Type:** —USA, California, San Francisquito Bay.

**Holotype:** Ivan M. Johnston (No. 23); June; Growing on rocks in the lower littoral belt. Herb. Calif. Acad. Sci. 1344.

**Description:** Thallus flattened throughout, 6-9 cm. high, central axis up to 1.5 mm wide, dividing irregularly into 4-7 primary branches, are densely 4-5 pinnately branched, pinnate of each different order variable in length, nearly perpendicular to the axis of origin, many recurved, those of the third and fourth order often densely matted together. Rhizoidal

filaments absent in terminal and subterminal branches, scattered along the edges of the medulla of medium branches, scattered through the medulla in primary axes; cortex of a single row of palisade cells, subcortex of larger thick-walled cells (Setchell & Gardner, 1924).

**Distribution:** — MEXICO: Baja California: Puerto Calamajue, Isla Raza; Baja California Sur, Bahía de Loreto, Isla Partida (Dawson, 1944,1953; González-González *et al.*, 1996; Norris 1973, 2014).

**Taxonomic Remarks:** The species has a restricted distribution, and its similarity with specimens of the genus *Pterocladia* and others previously determined as *Pterocladia* has made other authors such as Dawson (1953, 1959, 1961) and Norris (2014) suggest a taxonomic certification of these specimens, it is necessary to include molecular sequences.

*Gelidium floridanum* W.R. Taylor

**Type:** —USA, Florida, Indian River.

**Holotype:** E. Palmer 47 (1874); NYBG

**Description:** Thallus cartilaginous 3-6.5 cm high, pinnate, alternating or irregular branching, with branches of up to 3rd order presenting the constricted base. Secondary branches follow the same branching pattern as the main axis. In the main axis, rhizoidal filaments located in the medullary region and in the stolon, in the internal cortex. Sorus of ovoid to elongated tetrasporangia arranged in the apical portions of the secondary branches. (Brunelli, 2017; Iha, 2014; Jamas, 2015).

**Distribution:** —MEXICO: Veracruz: Montepío (Sánchez-Rodríguez, 1980; Sánchez-Rodríguez, 1980; Ortega *et al.*, 2001; De la Garza-Flores, 2003)

**Taxonomic Remarks:** This species frequently registered for Brazil (Brunelli, 2017; Iha, 2014; Iha *et al.*, 2015; Jamas, 2015), has only some records for Mexico.

*Gelidium galapagense* W.R. Taylor

**Type:** —ECUADOR, Galapagos Islands, Isla Isabela

**Holotype:** W.R. Taylor no. 34-130; 13 Jan. 1934; forming a close growth on rocks south of Banks Bay. Hancock Foundation (Taylor 1945: 155).

**Description:** Thallus dark purplish, with short creeping terete rhizomes forming short haptera on the underside and foliar branches above. Erect foliar branches reaching a height of about 1 cm, terete at the base, flattened above, simple to irregularly marginally branched, the branches short, sometimes redivided. Axis growth from a distinct apical cell, in section with a few rhizines visible in the outer part of the colorless medullary region of the stem. The fertile branchlets contracted at the base, irregularly palmately expanded or digitately divided above. Tetrasporangial sori in branch tips or occupying the whole extent of small branches, the sporangia in no definite order (Taylor, 1945).

**Distribution:** —MEXICO: Michoacán, Caleta de Campos, Caletilla; Guerrero, playa Quieta, Las Cuatas (Mateo-Cid *et al.*, 2020; Rodríguez *et al.*, 2008).

**Taxonomic Remarks:** To this species there is no report for neither concerning taxonomic problems.

*Gelidium gonzalezii* Rodríguez, Quiroz-González & Ponce-Márquez

**Type:** —MEXICO. Guerrero: Zihuatanejo de Azueta, Playa las Cuatas.

**Holotype:** M.E. Ponce-Márquez & D. Rodríguez; June 22, 2007; FCME 10850.

**Description:** —Thallus cylindrical at the base and flattened above, irregularly branched, 0.7-2.5 cm high, 0.5-1.5 mm wide, 0.10-0.30 mm thick. Internal rhizoidal filaments numerous to scarce in the subcortical portion and abundant to numerous in the inner medulla. Cystocarps bilocular, one or more subterminal to terminal on ordinary branches 400-500 µm diameter with one or more ostioles on each side, pericarp of 5-7 cell rows. The tetrasporangial branches

in proximal parts of ordinary branches, sometimes branched and widened in the form of a palette, with unmodified or heart-shaped and broadened apices (Quiroz-Gonzalez *et al.*, 2020)

**Distribution:** — MEXICO: Sonora, Puerto Peñasco; Jalisco, Mismaloya; Guerrero, Escollera Ixtapa, Las Cuatas (Quiroz-González *et al.*, 2020).

**Taxonomic Remarks:** The specimens used to describe the new species originally belonged to *Gelidium sclerophyllum* due to morphological similarities, so molecular tools were essential in their determination. It is essential to corroborate its distribution in Mexico by reviewing specimens from Oaxaca and the North Pacific.

*Gelidium johnstonii* Setchell & Gardner

**Type:** —USA: California, San Francisco Bay.

**Holotype:** Ivan M. Johnston (no.27); June; Growing on rocks in the upper sublittoral belt. Herb. Calif. Acad. Sci. 1343 (Setchell & Gardner 1924: 743).

= *Gelidium allanii* V.J. Chapman

= *Gelidium koshikianum* Shimada, Horiguchi & Masuda

**Description:** Thallus flattened throughout, 7-12 cm. high, central axis up to 3 mm. wide, tapering abruptly at the base, and gradually upwards, dividing irregularly and more or less pinnately above into several segments, which in turn are 3-4 times regularly and pinnately divided. Medulla composed of sparse cells and a few small, scattered rhizoidal filaments, inner cortex of larger cells and abundant rhizoidal filaments, outer cortex of anticlinal rows of 3-4 cells. The ultimate, tetrasporic branches decidedly flattened. Cystocarpic branches subcylindrical, cystocarps above the center (Setchell & Gardner, 1924).

**Distribution:** — MEXICO: Baja California: Bahía San Francisco, Bahía San Quintín, Isla Estanque, Puerto Refugio; Baja California Sur: Bahía Concepción, Cabo Pulmo, Isla

Magdalena, Isla San Marcos, Punta Arena, Punta Santa Rosalía; Sonora: Bahía Catalina, Bahía de Kino, Bahía Tepoca, Isla Turners, La Choya, Puerto Peñasco y San Carlos (Dawson, 1953; Norris, 2014).

**Taxonomic Remarks:** *Gelidium johnstonii* Setchell & Gardner, is one of the most common Gelidiales of the Gulf of California. It is a species related to Asian species that are now its heterotypic synonyms: *G. allanii* V.J. Chapman and *G. koshikianum* Shimada, Horiguchi, and Masuda, as previously mentioned.

*Gelidium macnabbianum* (E.Y. Dawson) Santelices

**Basionym:** *Pterocladia macnabbiana* E. Y. Dawson

**Type:** —COSTA RICA: Golfo Dulce, Golfito Bay.

**Holotype:** 13th June 1957; forming small mats on the iron hull of a sunken ship. Dawson 16822 (Dawson 1957: 15).

= *Pterocladia macnabbiana* Dawson

**Description:** Thallus of several erect or decumbent, terete to partly flattened, branched axes, up to 0.75- 2 cm tall, up to 0.250- 0.650 mm wide. Axes simple or sparingly branched, sometimes branched pinnately. Arising from prostrate subcylindrical, much branched attachment stolons, up to 100 µm in diameter. Upper portions of some branches sometimes becoming narrower, elongated, and attenuated (flagellate), sometimes as long subcylindrical extensions. Rhizoidal filaments scattered through medulla, varying in abundance. Tetrasporangia in sori on flat, elliptical branches. Cystocarps bilocular, ostiolate (Norris, 2014; Rodríguez *et al.*, 2008).

**Distribution:** —MEXICO: Sonora, Puerto Peñasco; Guerrero: Las Gatas, La Ropa y El Yunque (Norris, 2014; Rodríguez *et al.*, 2008; Stewart & Norris, 1981).

**Taxonomic Remarks:** The first description of species was by Dawson (1957) for Costa Rica as a *Pterocladia*, although without cystocarps. With specimens from Costa Rica, Santelices (1991) found a typical cystocarpic structure of *Gelidium*, and in 1998 he made the new combination, and its homotypic synonym is *Pterocladia macnabbiana*. The Gulf of California and the tropical Pacific specimens related to this species present determination problems. They exceed the size range recorded in the original description; the former is much larger and the latter smaller, proving the need for morphological and molecular studies that can determine the identity of the species currently considered valid for the taxonomical criteria.

*Gelidium microdentatum* E. Y. Dawson

**Type:** —MEXICO: San Blas, Nayarit.

**Topotype:** FCME. MEXICO. San Blas, Nayarit, México, D. Rodríguez y N. Quiroz-González. February 23, 2018.

**Description:** Thallus of color red to dark green in the base parts and violet to light green in the high parts, with smooth cartilaginous texture. Cylindrical postruded shapes forming stolons, with cylindrical upright ejections at the base and flattened in the middle and high parts, anchors arrives with the most badly appended appendages, regularly used congenial appendages. The dimension van is 0.6-1.70 cm high, 0.50-1.20 mm in width and 0.08-0.30 mm in thickness, with an elliptical or elliptical cross-sectional plane in the middle of the moon. The simple shapes or the branch very varied since alternating in 2-3 orders in the high and medium parts, abundant, multiple irregular in the high parts, abundant, scanty or opposed the irregular in them high parts, always very abundant. In the crust 2-3 layers of cells, in superficial view no aggregation of the cortical cells is observed and is not irregularly disposed (*Gelidium* type). The medulla presents 5-10 rows of cells of circular or subcircular shape,



16-20  $\mu\text{m}$  in diameter, 7-24  $\mu\text{m}$  in width and 10-37  $\mu\text{m}$  in width; Cell walls may be thin or medium with medium intercellular spaces, large or very large. The rhizoidal filaments are found in the medulla of scanty to frequent only in the medulla of frequent to abundant. The tetrasporangial branches are ubican in the upper or lateral parts of the ordinary branches, they are branched and streaked like pallets, with very toothy marbles or irregular jaws and with apexes when they are streaked; tetrasporangiales ser ovoides irregular or circular with 185-450  $\mu\text{m}$  of anchor and 385-550  $\mu\text{m}$  in width with wide sterile marbles. The tetrasporangios are irregularly dispensed in the serum, son ovoides and miden of 15-35  $\mu\text{m}$  in width; las tetrasporas are formed by divisions en cruz. The gametophytes not observed (Figure 3) (Dawson 1960; Rodríguez *et al.*, 2008; This study) (Fig. 1).

**Distribution:** —MEXICO: Nayarit: Isla Larga, Los Muertos, Sayulita; Oaxaca: Zipolite (Rodríguez, 1989; Rodríguez *et al.*, 2008).

Material examined:

**Taxonomic Remarks:** This species has easily distinguished characteristics separating it from the rest of the species of the genus, and it is abundant. Many authors consider it an endemic species from the northern region of Jalisco and southern Nayarit, with only one record for Oaxaca (Mendoza- González & Mateo-Cid, 1996). Despite this, and that the original description is for the Mexican Pacific and based on the work of Dawson (1960), Wynne (2011, 2017) reports it for the Atlantic coast of Mexico, without a specific locality, and any characterization morphological or molecular.

***Gelidium microphysa*** Setchell & Gardner

**Type:** —MEXICO: Baja California, Isla Guadalupe, South Bay.

**Holotype:** H.L. Mason No. 121; April 1925; "Growing on rocks.". CAS 173635 (Setchell & Gardner 1930: 151)

**Description:** Thallus compressed throughout, 1-1.5 cm. high, main axis up to 1.25 mm. diam., flabellately branched, with branches numerous and short; apical cell in a conspicuous notch; cystocarpic ramuli spatulate, constricted at the base; surface cells spherical. 4-5 ft diam.; rhizoidal filaments abundant, fairly evenly distributed in the subcortex and medulla; tetraspores and antheridia unknown (Setchell & Gardner, 1930).

**Distribution:** —MEXICO: Baja California: Bahía de los Ángeles, Isla Guadalupe, South Bay; Baja California Sur: Isla Cedros; Sonora: Puerto Peñasco, Isla Patos, Isla Turner (Dawson, 1960).

**Taxonomic Remarks:** This species is currently valid. A single taxonomic note exists where Lim & Kim (1995) mention its presence in Korean coasts but recognize it as a morphological variation of *Gelidium amansii*; however, there is still no molecular evidence to confirm its taxonomic identity.

*Gelidium nayaritense* Rodríguez, Quiroz-González & Ponce-Márquez

**Type:** MEXICO. Nayarit: Sayulita

**Holotype:** D. Rodríguez & N. Quiroz-González, FCME 10875, Sayulita, Nayarit.

**Description:** Thallus a turf of purple-red thalli, when branches occasionally present, irregularly arranged with one order of ramification, 0.4-1.0 cm high, 0.2-1 mm width, 0.10-0.30 mm thick. Internal rhizoidal filaments in small groups within the medulla and concentrated in the subcortex. Gametophytes not observed. Tetrasporangial branches located in proximal parts of ordinary branches. Tetrasporangial sori ovoid, 180-390  $\mu\text{m}$  wide and 285  $\mu\text{m}$  long, with small sterile margins.

**Distribution:** —MEXICO: Nayarit: Sayulita; Guerrero: Zihuatanejo, La Madera (Quiroz-Gonzalez *et al.*, 2021)

**Taxonomic Remarks:** The specimens used to describe the new species originally belonged to *Gelidium pusillum*. Phylogenetically related to *G. sanyaense*, morphologically, they are very similar, almost indistinguishable. They are small, sparsely branched thalli. It is necessary to determine if the distribution of *Gelidium nayaritense* extends to other areas of the Pacific of Mexico.

*Gelidium nudifrons* Gardner

**Type:** —MEXICO: Baja California, Ensenada.

**Holotype:** Gardner No. 4994b; June; Growing in sublittoral belt. UC 264686

**Description:** Thallus saxicolous, to 25 cm. high, consisting of much-branched erect parts from a small holdfast of branched, adherent stolons. Erect fronds compressed throughout, 300-500 (730)  $\mu$ m in diameter, without percurrent axes, repeatedly, irregularly, alternately and rather distantly branched, mostly at intervals of 1-2 cm., subdistichous but not apparently so, all of the vegetative branches indeterminate, without short branchlets, or with only a few. Transection oval, showing rhizoidal filaments massed in the subcortical area and scattered in the medulla, not strictly longitudinal. Tetrasporangia in elliptical sori in the swollen tips of sparse, short, simple ultimate branchlets.

**Distribution:** —MEXICO: Baja California: Bahía Todos Santos, Ensenada; Baja California Sur: Bahía Asunción, Punta Santa Rosalía (Gardner, 1927; Dawson, 1949; Dawson, 1953).

**Taxonomic Remarks:** The species do not register taxonomic problems; therefore, they are considered valid species.

*Gelidium pulchrum* Gardner

**Type:** —USA: California, Orange County, Laguna Beach

**Holotype:** Gardner No. 2569; Growing in upper sublittoral belt. UC 295841

**Description:** Thallus saxicolous, 7-23 cm. high, consisting of several to many erect fronds from a holdfast of branched stolons attached by small discs. Primary branches about 500-600  $\mu\text{m}$  in diameter, compressed to complanate, giving rise to about 3 orders of irregularly alternate or subopposite, distichous lateral branchlets, the first 1-2 orders of long. Transection showing a medulla of rather irregular sized cells up to 18  $\mu\text{m}$  in diameter, the rhizoidal filaments strictly longitudinal, in a dense subcortical zone with only a few scattered in the medulla. Tetrasporangia in terminal sori in short, blunt, usually simple or lobed ultimate branches.

**Distribution:** —MEXICO: Baja California: Punta Descanso; Baja California Sur: Cañada Quemado, Punta Baja (Dawson, 1953).

**Taxonomic Remarks:** The species do not register taxonomic problems; therefore, they are considered valid species that this moment.

*Gelidium purpurascens* Gardner

**Type:** —USA: California, San Mateo County, Moss Beach.

**Holotype:** W.R. Taylor no. 34-490C; 11 Feb. 1934; Hancock Foundation.

*Gelidium densum* N.L.Gardner

*Gelidium polystichum* Gardner

*Gelidium ramuliferum* Gardner

*Gelidium setchellii* N.L.Gardner

*Gelidium distichum* N.H.Loomis

*Gelidium papenfussii* N.H.Loomis

*Gelidium contortum* N.H.Loomis

*Gelidium gardneri* N.H.Loomis

**Description:** Thallus saxicolous, 7-20 cm. high, consisting of several to many erect fronds from a holdfast of a group of stolons. Primary branches about 1 mm. wide, compressed to about 320  $\mu\text{m}$  thick, giving rise to about 3 orders of irregularly alternate or subopposite, distichous. Transection showing a medulla of mixed large and small cells (7-21  $\mu\text{m}$  in diameter). Rhizoidal filaments congested in the subcortex but also scattered through the medulla. Tetrasporangia borne in elongate-elliptical sori on the swollen, blunt ends of the rather short, ultimate branches. Cystocarps 800-900  $\mu\text{m}$  in diameter, usually solitary on segments of compound fructiferous branches.

**Distribution:** —MEXICO: Baja California: Cabo Colnett, Isla Guadalupe; Baja California Sur: Punta Baja: Bahía Catalina, Punta Santa Rosalía, Punta Descanso (Dawson, 1953; Quiñones-Peyro *et al.*, 2016).

**Taxonomic Remarks:** The species is valid, and with numerous records from Washington to the north of the Mexican Pacific and Asia. It contains eight heterotypic synonyms.

*Gelidium pusillum* (Stackhouse) Le Jolis

**Basionym:** *Fucus pusillus* Stackhouse

**Type:** —ENGLAND: Sidmouth, Devon

**Lectotype:** (provisional): BM (Dixon & Irvine 1977: 139)

= *Kaliformia pusilla* (Stackhouse) Stackhouse

= *Fucus pusillus* Stackhouse

= *Chondria pusilla* (Stackhouse) W. J. Hooker

= *Acrocarpus pusillus* (Stackhouse) Kützing

= *Fucus hetaerophyllus* Clemente

= *Gelidium repens* Okamura

**Description:** Thallus 2-10 mm. high, tufted, pulvinate or variously matted, consisting of creeping, stolonoid parts attached at frequent intervals to the substratum by peg-like or discoid adherent organs and giving rise to numerous erect branches, the latter simple or variously sparsely and irregularly pinnately branched. Usually, terete below but usually more or less prominently flattened above, 200-700 µm wide, clavate in outline with blunt and rounded tips, or more or less attenuated or flagellate. Thallus in transection at the level of mid-parts of flattened blades showing a limited medullary area of a few small, thick-walled cells scattered among many, closely packed longitudinal rhizoidal filaments. Tetrasporangial sori occupying the whole of terminal parts of erect blades or their branches.

**Distribution:**—MEXICO: Baja California Sur: Bahía Concepción, Cabo Pulmo, Punta Arena, Todos Santos; Sonora: Puerto Peñasco; Sinaloa: playa Norte; Nayarit: Cruz de Huanacastle, Las Islitas, Guayabitos, Punta de Mita, Sayulita, San Blas; Jalisco: Chamela, La Manzanilla; Michoacán: Caletilla, La Saladita, Maruata, San Juan de Alima; Guerrero: El Palmar, Muelle Municipal, La Barrita, Barra de Potosí, Isla Ixtapa, Troncones; Oaxaca: Bahía Maguey, Puerto Escondido, La Ventosa, Santa Elena, Santa Cruz, Salina Cruz, Tangolunda, Zipolite (Rodríguez, 1989; González-González *et al.*, 1996; Rodríguez *et al.*, 2008)

**Taxonomic Remarks:** *Gelidium pusillum* (Stackhouse) Le Jolis, originally described in England, is a valid species with a cosmopolitan distribution that should be a subject of research since only those specimens on the north-eastern Atlantic coast can be considered as such (pers. 2006). Its basionym is *Fucus pusillus* Stackhouse, with four homotypic synonyms: *Kaliformia pusilla* (Stackhouse) Stackhouse, *Fucus pusillus* Stackhouse, *Chondria pusilla* (Stackhouse) W.J. Hooker, *Acrocarpus pusillus* (Stackhouse)

Kützing; it also has two heterotypic synonyms: *Fucus hetaerophyllus* Clemente and *Gelidium repens* Okamura, plus four varieties, two of them synonymous with *G. pusillum*. For *G. pusillum* var. *pulvinatum*, *Sphaerococcus corneus* var. *pulvinatus* C. Agardh is recorded as basionym and has two homotypic synonyms.

This species, despite its supposed cosmopolitanism, has a poor definition and presents an extensive morphological variation. Molecular studies (Freshwater & Rueness, 1994) indicated that the true *G. pusillum* is only on the European coasts from which the original description originates. There are registers throughout the Pacific on the Mexican coasts, but there is a high probability that none of those records corresponds to *G. pusillum*. In addition, on Mexican tropical Pacific coasts, up to six morphs differentiated by several of its characters have been recovered. However, the name *G. pusillum* has not changed still (Lopez, 2001, Ponce-Márquez, 2010) (annexes 1 and 2). Additionally, there are no cyatocarpic structures in at least three of the five morphs mentioned throughout 15 years of sampling efforts in the region. The absence of cystocarps suggests (Rodríguez *et al.*, 1999) that these specimens may belong to the genus *Capreolia*, described by Guiry & Womersley (1993). The reduction in the life cycle is the main characteristic that defines the genus and the only one differentiating it from *Gelidium* and *Pterocladia* since morphologically, they are practically indistinguishable. For specimens from the Mexican tropical Pacific, molecular studies there are not developed, and studies realized with species of these two genera (Boo *et al.*, 2014b) have not included specimens from this region.

***Gelidium refugiense* (E.Y. Dawson) Santelices**

**Basionym:** *Gelidiella refugiensis* E.Y.Dawson

**Type:** —MEXICO: North shore of Puerto Refugio, Isla Angel del la Guarda, Baja California.

**Holotype:** North shore of Puerto Refugio (Dawson 1944: 263), D.237; 28 January 1940; AHF 20 (Dawson 1944: 263).

**Description:** Thallus up to 1.3 cm long and 250 µm diam., subcylindrical or slightly compressed, dichotomously or distichously branched, ending in rounded tips. The type specimens lack an attachment system. Transections through the erect axis show a cortex of 3–4 layers of cortical cells followed by 3–4 rows of medullary cells. Rhizoidal filaments are more frequent in the medulla than in the cortex and in lower than apical portions of the erect axes. Fertile branches exhibit large, rounded (20–40 µm diam.) monospores that leave openings in the cortex after shedding.

**Distribution:** —MEXICO: Baja California: Puerto Refugio, Isla Ángel de la Guarda; Sonora: Bahía de San Carlos (Norris, 2014; Santelices, 2007).

**Taxonomics Remarks:** This taxon was originally placed on *Gelidiella* by Dawson (1944a) without absolute certainty. Its generic status remained doubtful until it was clarified by Santelices (2007) and recognized as *Gelidium refugeiensis*.

*Gelidium robustum* (N.L. Gardner) Hollenberg & I.A. Abbott

**Basionym:** *Gelidium cartilagineum* var. *robustum*

**Type:** —MEXICO: Baja California, Ensenada

**Holotype:** Gardner; UC sheet 294572

**Description:** Thallus saxicolous, 15–28 cm. high in the intertidal zone, to 125 cm high, long-stipitate fronds arising from a holdfast of entangled stolons. Fronds compressed throughout except in lower parts of stipe, 1.5–2.0 (or to 3) mm. wide in broadest main parts. Repeatedly and distichously branched, the branches mostly opposite, but in part alternate. Thallus in transection showing an abundance of rhizoidal filaments in the subcortical region and a very few scattered among the medullary cells. Tetrasporangia borne in sori on the outer ends of



expanded ramuli with cordate apices. Cystocarps usually single and below the center of the ramule, the outer ends of which are commonly branched. (Dawson, 1953).

**Distribution:** —MEXICO: Baja California: Cabo Punta Banda, Popotla Punta Bandera, Punta Piedra, Punta San José, Punta Santo Tomás, Salsipuedes, Villa de las Rosas; Baja California Sur: Bahía Asunción, Ejido San José, Faro San Miguel (Dawson, 1953).

**Taxonomic Remarks:** This species is taxonomically valid. Its original register was as *G. cartilagineum* var. *robustum*, now is currently its synonym. It is the largest *Gelidium* species in Mexico and is the only one exploited commercially.

*Gelidium sanyaense* G.C.Wang & X.L.Wang

**Type:** — Xiaodonghai, Sanya, Hainan Island, China

**Holotype:** X.L.Wang; 15 March 2015; on rocks, oysters or barnacles in the intertidal zone. Mar. Biol. Mus., Chinese Academy of Sciences (Qingdao) SY28-1

**Description:** Thallus purple-red, 0.5–0.6 cm high on average, sometimes reaching 1.3–1.9 cm. The prostrate stolons were terete and indeterminate, generating determinate erect axes upward and compact short brushlike haptera downward. The erect axes were compressed, percurrent and lanceolate, with a width of 150–302  $\mu\text{m}$ . Thallus had simple one- to two-order branches pinnately or laterally arranged, smaller thalli were generally unbranched. Rhizoidal filaments sparsely distributed and surrounded the medulla. Tetrasporangial sori were elliptical and occurred in the terminal portion of the axes and sometimes with an acute tip. (Wang & Wang, 2018).

**Distribution:** —MEXICO: Guerrero, Las Gatas; Oaxaca: La Entrega (Quiroz-González *et al.*, 2021).

**Taxonomic Remarks:** This species is recently recorded with Quiroz-González *et al.*, (2021) from Guerrero and Oaxaca, México using specimens determined as *Gelidium pusillum* in origen.

*Gelidium sclerophyllum* W.R. Taylor

**Type:** —ECUADOR: Esmeraldas, Bahía San Francisco

**Holotype:** Taylor No. 34-489; Feb. 11, 1934; At a depth of 5.4 meters with corallinae. HAHF Sheet 160

**Description:** Thallus from a creeping base erect 1-2-pinnate branches arising to 1-3 cm in height, the linear branches compressed above to 0.5 mm in width. In transverse section showing a row of large very thick-walled cells spaced at intervals across the width of the blade, these separated and surrounded by close-packed rhizines which become more scattered in the inner cortex where the colored cells appear, but no large thin-walled cells present in the medulla. Tetrasporangia, young and old intermixed, occupying the central area of small stipitate lateral or terminal branchlets, the margin sterile and thicker when dry, the tips deeply indented. Cystocarps generally near the ends of acute-tipped lateral branches, bilocular with a median septum and swollen on both faces (Taylor, 1945).

**Distribution:** —MEXICO: Baja California: Bahía Concepción; Baja California Sur: Cabo Pulmo y Punta Arena; Sinaloa: Isla de la Piedra, Playa Norte, Mazatlán; Nayarit: Punta Mita, Sayulita; Jalisco: Barra de Navidad, Melaque, La Manzanilla, Las Cuevas, Tenacatita, Careyes, Chamela, Chalacatepec, Cabo Corrientes; Colima: Isla Clarión, Revillagigedo; Michoacán: San Juan de Alima, La Saladita y Carrizalillo; Guerrero: Las Cuatas, Playa Quieta, La Ropa; Oaxaca: Puerto Escondido, Santa Elena, Salina Cruz (Dawson, 1953, 1957, 1961, 1962; Dreckmann *et al.*, 1990; Mateo-Cid *et al.*, 1993; Rodríguez *et al.*, 1993; Serviere-

Zaragoza *et al.*, 1993b;González-González *et al.*, 1996; Mateo-Cid *et al.*, 2000; Rodríguez *et al.*, 2008)

**Taxonomic Remarks:** This species is taxonomically valid and native to Ecuador. There is no controversy registered so far. It has a relatively wide distribution in the American Pacific (from Las Esmeraldas, Ecuador to Puerto Peñasco in Sonora in the northern Gulf of California in Mexico (Rodríguez *et al.*, 2008). It presents relatively distinct diagnostic morphological characters, although it also presents morphological variability. In specimens of *G. sclerophyllum* from the Mexican tropical Pacific, Rodríguez & Rivas (1997) evaluated the characters for intergeneric segregation, and later Ponce-Márquez *et al.*, (2009) developed a cytogenetic study in the Mexican populations of Guerrero, certifying the identity of the species.

*Gelidium spinosum* (S.G. Gmelin) P.C. Silva.

**Basionim:** *Fucus spinosus* S.G.Gmelin

**Type:** "Mare mediterraneum et anglicum" (Syntype localities)

= *Gelidium latifolium* Bornet ex Hauck.

=*Gelidium corneum* var. *latifolium* Greville

=*Gelidium corneum* var. *aculeatum* Greville

=*Gelidium latifolium* (Greville) Bornet

= *Gelidium aculeatum* (Greville) Batters

Description: Thallus cartilaginous, crimson to purplish red, 20-60 mm long. Main axes distinctly flattened, often narrower at base, ultimate branches short, often opposite, spine-like or spatulate (Gmelin, 1768).

**Distribution:** Tamaulipas: estuario, litoral (Ortega *et al.*, 2001); Quintana Roo: Playa San Juan, Muelle y Caletilla, Playa Norte en Isla Mujeres (Mateo-Cid & Mendoza-González, 1991; Mendoza-González & Mateo-Cid, 1992; Ortega *et al.*, 2001).

**Taxonomic Remarks:** The concept of *Gelidium spinosum* in the Mediterranean may be different from that in the north-eastern Atlantic and requires further taxonomic studies. In Mexico, the name used was *G. latifolium* in origin.

### **Molecular phylogeny**

The *rbcL* alignment consisted of 87 sequences (four obtained in the present work) with 1200 bp, of which 410 bp were variable. The *COI-5P* alignment had 88 sequences (four generated in this study) with 515 bp, of which 223 bp were variable.

Maximum Likelihood and Bayesian Inference analyses produced trees with similar topologies for both markers, the Figures 2 and 3 presented consensus trees for the analysis. The location in the *Gelidium* phylogeny is presented for the Mexican species described by Quiroz-Gonzalez *et al.*, (2020) and Quiroz-González *et al.*, (2021) the specimens identified as *G. microdentatum* whose sequences were contributed by this work. In total, 24 *rbcL* marker sequences and 27 for *COI-5P* from Mexican specimens were included. The support values for the clades where the Mexican species are located are high for both markers.

For Mexico, there are molecular sequences for *Gelidium gonzalezii*, *G. nayaritense*, *G. sanyaense* and *G. microdentatum*. This species presents an important phylogenetic relationship with the Asian species *G. coreanum*, *G. eucorneum*, *G. indonesianum*, *G. japonicum*, *G. jejuense*, *G. omanense*, *G. pluma*, *G. prostratum*, *G. sanyaense*, *G. sentosaense*, *G. vagum* and *G. yangmeikengense*.

The specimens identified as *Gelidium microdentatum* were separated from the rest of the *Gelidium* species in the phylogenetic tree, which allows us to certify that it is an

independent taxonomic entity, the support values for this clade for both markers *rbcL* and *COI-5P* were high for posterior probability and bootstrap (95/1 and 100/ 1 respectively).

### **Track Analysis**

A total of 22 individual tracks were generated, with two species; this was not possible since they only presented one occurrence record for the country (*Gelidium coronadense*, *G. floridanum*). (Figures 4, 5, 6 y 7). Based on the coincidence of the individual tracks for each species, we obtained four generalized tracks (Figure 8).

**Mexican Atlantic generalized track:** from Puerto Madero in Tamaulipas to Cozumel in Quintana Roo. The number of species that support this track are three: *Gelidium americanum*, *G. corneum* and *G. spinosum* (Figure 8A).

**Amphipacific generalized track:** It covers the Gulf of California, the Pacific of Baja California to Socorro Island in the Revillagigedo Archipelago and crosses the Pacific Ocean to China, passing the Philippines, Papua New Guinea until reaching Eastern Australia. The number of taxa that support this track were nine species: *Gelidium coulteri*, *G. deciduum*, *G. decompositum*, *G. jhonstonii*, *G. microphysa*, *G. nudifrons*, *G. purpurascens*, *G. refugiensis* and *G. robustum* (Figure 8B).

**Transpacific generalized track:** It covers from Puerto Peñasco Sonora to Chiapas, Mexico, crosses the Pacific Ocean to Xiaodonghai, Sanya, Hainan Island, China. The number of taxa that support this track were seven species: *Gelidium galapagense*, *G. gonzalezii*, *G. macnabbianum*, *G. microdentatum*, *G. nayaritense*, *G. sanyaense* and *G. sclerophyllum* (Figure 8C).

## Discussion

Of the 34 species names registered for Mexico and the seven varieties, only 24 species names are currently considered valid along with three varieties; the remaining names are located as synonyms for other species or have been invalidated.

*Gelidium californicum* is an illegal name, while *G. cartilagineum* (Linnaeus) Gaillon is a synonym of *Plocamium cartilagineum* today. For its part, *G. latifolium* is an invalid name by becoming a synonym of *G. spinosum*; this conclusion results from comparing illustrations of both species and thalli (Silva *et al.*, 1996). Santelices (1991) assigned to *Gelidium musciformis* based on the cystocarp structure using material from El Salvador. After Boo *et al.* (2016c) verified your belonging to *Pterocladia* by *rbcL* and *cox1* sequences, returning in this way to the original genus, these authors suggested that the material from El Salvador used by Santelices could be misidentified. While *Gelidium okamurae* represents one of the 21 species names synonymized with *Pterocladia capillacea* (Guiry & Guiry, 2022). Similarly, *G. densum*, *G. papenfussi*, and *G. polystichum* are three of the eight synonyms for *G. purpurascens*.

Boo *et al.* (2016c) synonymized *Gelidium sinicola* with *G. coulteri* because the specimens sequences of both taxa were practically identical, using the *rbcL* and *cox1* markers. These results confirm Silva (1979) suggestion that *G. sinicola* and *G. coulteri* were the same. *Gelidium sonorensis* from Dawson's description in 1953; was reassigned to the genus *Pterocladia* by Norris *et al.* (2014). Both authors, in their time, pointed out the need to observe the cystocarps of these specimens. Today, molecular analyses are necessary to show their relationship with other *Pterocladia* species such as *P. capillacea*.

On the other hand, *Gelidium deciduum*, *G. floridanum*, and *G. spinosum* are species without additional information in any published floristic inventory, which supports a

reasonable doubt about their validity as a species. The review of the type specimens is fundamental to certify that they are taxonomic entities different from those already registered in the country.

*Gelidium americanum*, *G. corneum*, *Gelidium coulterii*, *G. crinale*, *G. decompositum*, *G. galapagense*, *G. johnstonii*, *G. microphysa*, *G. mcNabbianum*, *G. nudifrons*, *G. pulchrum*, *G. purpurascens*, and *G. robustum* require a taxonomic review using a combination of morphological and molecular tools to certify them as valid species. *Gelidium pusillum*, a taxon recorded in all our country, requires a more profound taxonomic revision. Derived from its study so far, from *G. pusillum* morphs, we recognized a new species *G. nayaritense* from the Mexican tropical Pacific coasts (Quiroz-González *et al.*, 2021). Also, we did the first Mexican record of *G. sanyaense*, a species previously only registered for China. The material studied so far, initially identified as *Gelidium sclerophyllum*, was reassigned to a new species, called *G. gonzalezii* (Quiroz-González *et al.*, 2020). It is necessary to review more material from other parts of the country to verify if *G. sclerophyllum* has no presence in Mexico. The material reviewed to certify the taxonomic identity of *Gelidium microdentatum* belongs to a locality adjacent to the type locality. It coincides with the morphological characteristics of the original description by Dawson (1960).

Regarding the phylogeny carried out in the present study, the Mexican specimens are so far into four taxa, *Gelidium gonzalezii* (Quiroz-Gonzalez *et al.*, 2020), a species phylogenetically close to the Asian species *G. hongaiwanense*, *G. indonesianum*, and *G. yangmeikengense*. The sister species *G. nayaritense* and *G. sanyaense*, are also phylogenetically close to *G. coreanum*, *G. eucorneum*, *G. japonicum*, *G. jejuense*, *G. prostratum*, and *G. sentosaense*. On the other hand, thanks to this study, the first sequences of the markers *rbcL* and *COI-5P* were obtained for the specimens determined as *G.*

*microdentatum*, which were separated from the rest of the species of the phylogeny, which indicates that it is a different taxonomic entity, however it is necessary to obtain the sequences of the holotype to ensure that it is the species described by Dawson in 1960.

The genetic divergence values of the Mexican specimens concerning the rest of the species of the genus *Gelidium* for the markers *rbcL* and *cox1* coincide with the values indicated by other authors to differentiate between species (Boo *et al.*, 2016 a, b; Jamas *et al.*, 2017; Boo & Hughey 2019; Brunelli *et al.*, 2019 a, b; Perrone *et al.*, 2019; Boo & Kim 2020; Quiroz-González *et al.*, 2020).

Regarding the biogeographic analysis, *Gelidium pusillum* and *G. crinale* were not considered for elaborating the generalized tracks because they are species considered cosmopolitan, which also require an exhaustive taxonomic revision in the country. Their cosmopolitan condition prevents them from elaborating the generalized tracks, as Aguilar-Aguilar & Contreras-Medina (2001) indicated. The generalized tracks of the present study coincide with the generalized tracks proposed by Aguilar-Aguilar & Contreras-Medina (2001) for marine mammals. The generalized line called “Pacific Boreal” is mainly similar to the “Amphipacific generalized track.” Both lines cross the North Pacific of Mexico and cross the Pacific to reach places in China; they differ in that the line proposed by Aguilar-Aguilar & Contreras-Medina (2001) extends to the Pacific of the United States and Canada. In addition, the Amphipacific generalized track and the Transpacific track are congruent with other distributions of marine organisms: *Sagitta euneritica*, Chaetognatha, (Stone, 1969), the brown macroalgae *Macrocystis* (Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 1996), the family of fish Anoplopomatidae (Moser, 1996), sharks Squatinidae (Martinez-Castro, 2014), red algae *Gracilaria chilensis* and *Capreolia implexa* (Macaya *et al.*, 2016).



Vilchis-Alfaro *et al.* (2018) recognized two generalized tracks, the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea, when forming a panbiogeographic node between these two regions. In the present study, only one generalized track was found that encompasses the two tracks of Vilchis *et al.* (2018), dominated as the generalized track of the Atlantic. The difference in the tracks between the two studies is probably due to the greater number of taxa used by Vilchis *et al.* (2018) and to the methodology that was an endemicity analysis and not a panbiogeographic analysis. However, the panbiogeographic node formation indicates the connectivity between both areas. The said connectivity could be due to the Caribbean current's entry from the south through the Yucatan Strait that ends in the northwest of this peninsula to give the Lazo current. It produces turns within the Gulf of Mexico that flow towards the central part of it, giving a trajectory towards the west to impact the north coast of Veracruz and the south of Tamaulipas (Vilchis *et al.*, 2018).

Probably, the Mexican *Gelidium* species that constitute the generalized tracks of Amphipacific and Transpacific present a transoceanic distribution, possibly thanks to rafting; another possibility is dispersal by human action (Lopez *et al.*, 2017). In the case of marine algae, one of the explanations for transoceanic dispersal is rafting; in non-floating species, it suggests that they use those as rafts (Macaya *et al.*, 2016). The species recognized as transoceanic are *Macrocystis pyrifera*, *Fucus vesiculosus*, and *Durvillaea antarctica* (Coyer *et al.*, 2010; Macaya & Zuccarello 2010 a, b). During its trip, other algal species, including Gelidiales species such as *Gelidium chilense*, *G. lingulatum*, *G. rex*, and *Capreolia implexa* (Macaya *et al.*, 2016) are growing on them.

The generalized tracks of the present study coincide with some of the marine provinces and ecoregions proposed by Spalding *et al.* (2007). The Atlantic track corresponds to provinces six and 12 and includes marine ecoregions 43, 68, and 69. While the

Amphipacific track corresponds to province 9 11, 25,28, 30, 32, 35, 43 and includes marine ecoregions 51, 52,58, 59,60, 113, 125, 127, 137, 138, 150, 164 and 165. Finally, the Transpacific track corresponds to provinces 9, 11, 25, 28, 43 and includes marine ecoregions 112, 113, 121, 160, 166, 167.

The present study represents an update in the knowledge of the algae of the genus *Gelidium* in Mexico, also gathering the molecular data obtained to date, thus locating the Mexican species distributed in the Mexican tropical Pacific, which are located in four clades different, information that together with nucleotide divergences and morphology has allowed the proposal of two new species. The need to continue working with the Mexican *Gelidium* species through the morphological and molecular approach is evident. Additionally, a proposal of biogeographic patterns is presented using trace analysis, the result of which was consistent with what was resolved in the phylogenetic analysis and is the relationship between Mexican and Asian species, so it is necessary to carry out a subsequent analysis to understand the mechanisms that have generated this relationship.

## References

- Aguilar-Aguilar, R. & Contreras-Medina, R. (2001) La distribución de los mamíferos de México: Un enfoque panbiogeográfico, p. 213-219. In: J. LLORENTE BOUSQUETS & J. J. MORRONE (eds.). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. México, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Aguilar-Rosas, R., López-Carrillo, M., & Aguilar-Rosas, L. E. (2005) Macroalgas marinas de la Bahía de San Quintín, Baja California, México. *Polibotánica* 19: 19-38.
- Bailey, C. & Freshwater D.W. (1997) Molecular systematics of the Gelidiales: inferences from separate and combined analyses of plastid rbcL and nuclear SSU gene sequences. *European Journal of Phycology* 32:4:343-352.
- Boo, G., Mansilla, A., Nelson, W., Bellgrove, A. & Boo, B. (2014a) Genetic connectivity between trans-oceanic populations of *Capreolia implexa* (Gelidiales, Rhodophyta) in cool temperate waters of Australasia and Chile. *Aquatic Botany* 119: 73–79.
- Boo, G. H., Kim, K. M., Nelson, W. A., Riosmena-Rodríguez, R., Yoon, K. J., & Boo, S. M. (2014b) Taxonomy and distribution of selected species of the agarophyte genus *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta). *Journal of applied phycology* 26: 1243-1251.
- Boo, G., Legall, L., Miller, K., Freshwater, D.W., Wernberg, T., Terada, R., Yoon, K. & Boo, S. (2016 a) *Molecular Phylogenetics and Evolution* 101:359–372.
- Boo, G., Cai, Y. & Boo, S. (2016 b) Molecular identification of gelidioid algae (Gelidiales, Rhodophyta) from Singapore with a description of *Gelidium sentosaense* sp. nov. *Phycologia* 55: 247–256.
- Boo, G., Hughey, J., Miller, K. & Boo, S. (2016 c) Mitogenomes from type specimens a genotyping tool for morphologically simple species: ten genomes of agar-producing red algae. *Scientific Reports* 6: 35337.

- Boo, G.H., Park, J.K. & Boo, S.M. (2013) *Gelidiophycus* (Rhodophyta: Gelidiales): A new genus of marine algae from East Asia. *Taxon* 62:1105–1116.
- Bouza, N., Caujapé-Castells, J., González-Pérez, M. & Sosa, P. (2006) Genetic structure of natural populations in the red algae *Gelidium canariense* (Gelidiales, Rhodophyta) investigated by random amplified polymorphic ADN (rapd) markers. *Journal of Phycology* 42: 304–311.
- Brunelli, B. (2017) Filogeografia de *Gelidium floridanum* e *Pterocliadiella capillacea* (Gelidiales, Rhodophyta) e espécies relacionadas no Atlântico ocidental, com ênfase no Brasil, com base em dados morfológicos e moleculares (Doctoral dissertation, Instituto de Botânica).
- Celis Villalba, A. (2009) Análisis panbiogeográfico y taxonómico de los cirripedios (Crustacea) de México. Instituto de Biología, UNAM. Ciudad de México, México.
- Coyer, J. A., Hoarau, G., Van Schaik, J., Luijckx, P., & Olsen, J. L. (2010) Trans-Pacific and trans-Arctic pathways of the intertidal macroalga *Fucus distichus* L. reveal multiple glacial refugia and colonizations from the North Pacific to the North Atlantic. *Journal of Biogeography* 38(4): 756–771. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02437.x
- Dariba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. & Posada, D. (2012) jModel Test 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- Dawson, E. Y. (1944a) The Marine Algae of the Gulf of California. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 3(10): 189–453.
- Dawson, E. Y. (1949) Contributions toward a marine flora of the southern California Channel Islands. I-III. *Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation* 8: 1-57.
- Dawson, E. Y. (1953) Marine red algae of Pacific Mexico Part 1: Bangiales to Corallinoideae. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 17 (1):1-239.

- Dawson, E.Y. (1957) Notes on eastern Pacific insular marine algae. *Los Angeles County Museum Contributions In Science* 8(6): 1-8.
- Dawson, E.Y. (1959) Marine algae from the 1958 cruise of the *Stella Polaris* in the Gulf of California. *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 27: 1-39.
- Dawson, E. Y. (1960) New records of marine algae from Pacific Mexico and Central America. *Pacific Naturalist* 1(19/20): 31-52.
- Dawson, E. Y. (1961) Marine red algae of Pacific Mexico. Part 4. Gigartinales. *Pacific Naturalist* 2: 191-343.
- Dawson, E. Y. (1962) Marine red algae of Pacific Mexico. Part 7. Ceramiales: Ceramiaceae, Delesseriaceae. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 26: 1-207.
- De la Garza-Flores, C. (2003) Clave genérica de las algas rojas marinas macroscópicas y comunes de las costas de Veracruz, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd Mx., México. 79 pp.
- Dixon P.S. & Irvine L.M. (1977) Seaweeds of the British Isles. Rhodophyta, Part 1 Introduction Nemaliales, Gigartinales. British Museum (Natural History) London. 25pp.
- Doyle, J. J. & Doyle, J.L. (1990) Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12: 13-15.
- Dreckmann, K. M., Stout, I. & Granados, A. S. (1996) Lista actualizada de las algas marinas bentónicas de Puerto Morelos, Quintana Roo, Caribe Mexicano. *Polibotánica* 3: 1-17.
- Feldmann, J. & Hamel, G. (1936) Floridez de France. VII. Gelidiales. *Revue Algologique* 9:85-140.
- Freshwater, W. & Rueness, J. (1994) Phylogenetic relationships of some European *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) species based on *rbcL* nucleotide sequence analysis. *Phycologia* 33: 187-194.
- Freshwater, W., Fredericq, S. & Hommersand, M. (1995) A molecular phylogeny of the

Gelidiales (Rhodophyta) based on analysis of plastid rbcL nucleotide sequence. *Journal of Phycology* 31:616-632.

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

Gardner, N.L. (1927) A new species of *Gelidium* on the Pacific coast of North America. *University of California Publications in Botany* 13(14): 273-318.

González-González, J., Gold-Morgan, M., León-Tejeda, H., Candelaria, C., León-Álvarez, D., Zaragoza, E.S. & Fragoso, D. (1996) Catálogo onomástico (nomenclator) y bibliografía indexada de las algas bentónicas marinas de México. Cuadernos No. 34, Instituto de Biología: Universidad Nacional Autónoma de México.

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

Guiry, M. & Guiry, D. (2022) AlgaeBase. <http://www.algaebase.org>. Consultado: May 23, 2021.

Guiry, M. & Womersley, H. (1993) *Capreolia implexa* gen. et sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) in Australia and New Zealand; an intertidal mat-forming alga with an unusual life history. *Phycologia* 32 (4): 266-277

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

Hudson, W. (1762) *Flora anglica; exhibens plantas per regnum angliae sponte crescentes, distributas secundum systema sexuale: cum differentiis specierum, synonymis auctorum, nominibus incolarum, solo locorum, tempore florendi, officinalibus pharmacopoeorum*. pp. [i]-viii, [1- 8], 1-506, [1-22, ind.]. Londini [London]: Impensis auctoris: Prostant venales

apud J. Nourse in the Strand, et C. Moran in Covent-Garden.

Iha, C. (2014) Diversidade de Gelidiales (Rhodophyta) baseada em marcadores moleculares e estudos morfoanatômicos para região Sudeste do Brasil (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).

Iha, C., Milstein, D., Guimarães, S.M.P.B., Freshwater, D.W. & Oliveira, M.C. (2015) DNA barcoding reveals high diversity in the Gelidiales of the Brazilian southeast coast. *Botanica Marina* 58: 295-305. <https://doi.org/10.1515/bot-2014-0069>.

Jamas, M. (2015) Diversidade de Gelidiales (Rhodophyta) no Brasil, com ênfase na região nordeste, com base em estudos morfológicos e DNA barcodes (Doctoral dissertation, Masters Thesis, Instituto de Botânica).

Kim, K., Hoarau, G. & Boo, S. (2012) Genetic structure and distribution of *Gelidium elegans* (Gelidiales, Rhodophyta) in Korea based on mitochondrial cox1 sequence data. *Aquatic Botany* 98: 27– 33.

Kumar, S., Stecher, G. & Tamura, K. (2016) MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33: 1870-1874.

Landa-Cansigno, C., Mateo-Cid, L. E. & Guerrero-Analco, J. A. (2019) Macroalgas marinas del litoral rocoso Neovolcánico de Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* 126: e1525. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1525>.

Lamouroux, J.V.F. (1813) Essai sur les genres de la famille des Thalassiophytes non articulées. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris* 20: 21-47, 115-139, 267-293.

Lee, H.B. & Kim, J.I. (1995) Notes on gelidiales species from Korea. In: *Taxonomy of Economic Seaweeds*. (Abbott, I.A. Eds) Vol.5, pp. 161-174. La Jolla, California: California Sea Grant College System.

Lipkin, Y. & Silva, P.C. (2002) Marine algae and seagrasses of the Dahlak Archipelago,

southern Red Sea. *Nova Hedwigia* 75(1-2): 1-90

López, N. (2001) Variabilidad fenotípica e implicaciones taxonómicas en especies de algas submareales de Playa la Ropa, Zihuatanejo, Gro. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 177 pp.

López, B. A., Tellier, F., Retamal-Alarcón, J. C., Pérez-Araneda, K., Fierro, A. O., Macaya, E. C. & Thiel, M. (2017) Phylogeography of two intertidal seaweeds, *Gelidium lingulatum* and *G. rex* (Rhodophyta: Gelidiales), along the South East Pacific: patterns explained by rafting dispersal? *Marine Biology* 164(9): 1-19.

Macaya, E. C., López, B., Tala, F., Tellier, F., & Thiel, M. (2016). Float and raft: role of buoyant seaweeds in the phylogeography and genetic structure of non-buoyant associated flora. In *Seaweed phylogeography* (pp. 97-130). Springer, Dordrecht.

Macaya, E. C., & Zuccarello, G. C. (2010) Genetic structure of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* along the southeastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 420: 103-112.

Macaya, E. C., & Zuccarello, G. C. (2010) DNA Barcoding and genetic divergence in the Giant Kelp *Macrocystis* (Laminariales). *Journal of Phycology* 46(4): 736-742.

Martínez-Castro, A. (2014) Patrones biogeográficos de la familia squatinidae (chondrichthyes): panbiogeografía y análisis de parsimonia de endemismos. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

Mateo-Cid, L. E. & Mendoza-González, A. C. (1991) Algas marinas benticas de la Isla Cozumel, Quintana Roo, México. *Acta Botanica Mexicana* 16: 57-87. <https://doi.org/10.21829/abm16.1991.626>

Mateo-Cid, L. E., Sánchez-Rodríguez, I., Rodríguez-Montesinos Y. E. & Casas-Valdez, M.M. (1993) Estudio florístico de las algas marinas bentónicas de Bahía Concepción, B. C. S., México. *Ciencias Marinas* 19(1): 41-60



- Mateo-Cid, L. E., Mendoza-González, A. C., García, C. G., & Múzquiz, L. H. (2000). Contribución al estudio de las algas marinas bentónicas de Punta Arena y Cabo Pulmo, Baja California Sur, México. *Acta Botanica Mexicana* 52: 55-73.
- Mateo-Cid, L. E., Mendoza-González, A. C., Ávila-Ortiz A. G. & Díaz Martínez, S. (2013) Algas marinas bentónicas del litoral de Campeche, México. *Acta Botanica Mexicana* 104: 53-92. <https://doi.org/10.21829/abm104.2013.57>
- Mateo-Cid, L. E. M., & Mendoza-González, A. C. (1994a) Algas marinas bentónicas de Todos Santos, Baja California Sur, México. *Acta Botanica Mexicana* 29: 31-47.
- Mateo-Cid, L. E., Mendoza-González, A. C., & Tomás, C. S. (1994b) Estudio florístico de las algas bentónicas de bahía Asunción, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas* 20(1): 41-64.
- Mendoza-González, A. C. & Mateo-Cid, L. E. (1992) Algas marinas bentónicas de Isla Mujeres, Quintana Roo, México. *Acta Botanica Mexicana* 19: 37-61. <https://doi.org/10.21829/abm19.1992.646>
- Mendoza-González, A. C., Mateo-Cid, L. E. & Searles, R. B. (2007) Yucatán seaweeds from the offshore waters of Isla Mujeres, Quintana Roo, Mexico. *Botanica Marina* 50(5-6): 280-287. <https://doi.org/10.1515/BOT.2007.032>
- Mendoza-González, A. C., Mateo-Cid, L. E. & García-López, D. Y. (2017) Inventory of benthic marine and estuarine algae and Cyanobacteria for Tabasco, Mexico. *Biota Neotropica* 17(4): e20170379
- Moser, H. (1996) Anoplomatidae: sablefish and skilfish. The Early Stages of Fishes in the California Current Region: 807-809.

- Norris, J. N. (1973) Marine Algae from the 1969 Cruise of Makrele to the Northern Part of the Gulf of California. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 32: 1–30.
- Norris, J.N. (2014) Marine algae of the northern Gulf of California, II: Rhodophyta. *Smithsonian Contributions to Botany*, no. 96. pp. [i]-xvi, [1]-555. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Scholarly Press.
- Núñez-Reséndiz, M. L. (2009) Catálogo de rodofitas del litoral del Morro de la Mancha, Veracruz. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 145 pp
- Ortega, M. M. (1995) Observaciones del fitobentos de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 66: 1-36.
- Ortega, M. M., Godínez, J. L. & Garduño-Solórzán, G. (2001) Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 594 pp.
- Page, R.D.M. (1987) Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Systematic Zoology* 36: 1– 17.
- Papenfuss, G.F. (1968) A history, catalogue, and bibliography of the Red Sea benthic algae. *Israel Journal of Botany* 17: 1-118
- Ponce-Márquez, E., Rodríguez, D., López, N., Alba-Lois L. & Aguilar, M. (2009) Estudio citogenético de poblaciones mexicanas de *Gelidium sclerophyllum* (Gelidiales, Rhodophyta). *Hidrobiológica* 19: 85-93.
- Ponce-Márquez, E. (2010) *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) del Pacífico tropical Mexicano: variación genética inter e intraespecífica. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., 142 pp.

- Quiñones-Peyro, B. C., López-Fuerte, F. O., Mazariegos-Villareal, A., Serviere-Zaragoza, E., Casas-Valdez, M. & Yabur-Pacheco R. (2016) Macroalgas marinas bentónicas de Isla Guadalupe, Baja California, México. *Hidrobiológica* 26 (2): 213-223.
- Quiroz-González, N., León-Álvarez, D. & Rivas-Acuña, M. (2018) Biodiversidad de algas rojas marinas (Rhodophyta) en Tabasco, Mexico. *Acta botánica mexicana* 123: 103-120.
- Quiroz-González, N., Ponce-Márquez, M.E., Fernández-García, C. & Rodríguez, D. (2020) *Gelidium gonzalezii* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from the Mexican tropical Pacific based on molecular and morphological evidence. *Phytotaxa* 459(2): 124-138. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.459.2.4>.
- Quiroz-González, N., Ponce-Márquez, M.E., López-Gómez, N. & Rodríguez, D. (2021) Morphological and molecular characterization of two species of *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) from Mexico: *G. nayaritense* sp. nov. and the first record *G. sanyaense*. *Phytotaxa* 527(3): 161-176. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.527.3.1>.
- Rodríguez, D. (1989) Gelidiales-Rhodophyta: Una Contribución a la Flora Tónica del Pacífico tropical Mexicano. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 196 pp.
- Rodríguez, D. & Rivas, G. (1997) *Gelidium sclerophyllum* (Gelidiales: Gelidiaceae) Evaluación de caracteres para la segregación intergenérica. *Revista de Biología Tropical* 44(3): 305-310.
- Rodríguez, D., López, N. & González-González, J. (2008) Gelidiales (Rhodophyta) en las costas del Pacífico Mexicano con énfasis en las especies tropicales. En: Monografías Ficológicas Vol. 3. (Eds.) Senties, A. y Dreckmann, K. Universidad Autónoma Metropolitana. 27-74 pp.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres D., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic

inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539–542.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>.

Santelices, B. (1990) New and old problems in the taxonomy of the Gelidiales (Rhodophyta). *Hydrobiologia* 204/205:125-135.

Santelices, B. (1991) Intergeneric differences in cystocarp structure in *Gelidium Pterocladia*. *Hydrobiologia* 221:1-17.

Santelices, B. (2007) Testing the usefulness of attachment structures in the taxonomy of small-sized gelidioids. *Phycologia* 46:293–9.

Santelices, B. & Hommersand, M. (1997) *Pterocладиella*, a new genus in the Gelidiaceae (Gelidiales). *Phycologia* 36:114-119.

Saunders, G. (2005) Applying ADN barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360 (1462): 1879–1888.

Setchell, W.A. & Gardner, N.L. (1924) Phycological contributions, VII. University of California Publications in Botany 13: 1-13.

Serviere-Zaragoza, E., González-González, J., & Rodríguez-Vargas, D. (1993). Ficoflora de la región de bahía Banderas, Jalisco-Nayarit. Biodiversidad marina y costera de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Chetumal, México, 475-485.

Silva, P. C. (1979) The benthic algal flora of central San Francisco Bay in San Francisco Bay: the urbanized estuary (ed. Conomos, T. J.) 287–345 pp.

Stamatakis, A. (2014) RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688-2690.  
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl446>.

- Schilling L. & Pigliucci, M. (2004) Phenotypic plasticity. Phenotypic evolution: a reaction norm perspective, 1-18.
- Silva, P.C., Basson, P.W. & Moe, R.L. (1996). Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. University of California Publications in Botany 79:1-1259.
- Sohrabipoor, J. (2013). Taxonomy of Gelidiales in Malaysia based on molecular and morphological studies. Tesis doctoral. Universidad de Malasia. Kuala Lumpur, Malasia. 277 pp.
- Spalding, M., Fox, H., Allen, R., Davidson, N., Ferdaña, Z., Finlayson, M., Halpern, B. Jorge, M., Lombana, A., Lourie, S., Martin, D., McManus, Molnar, J., Recchia, C. & Robertson, J. (2007) Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience* 57: 573–583. DOI: <https://doi.org/10.1641/B570707>.
- Stamatakis A. (2014) RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688-2690.
- Stewart, J.G. & Norris, J.N. (1981). Gelidiaceae (Rhodophyta) from the northern Gulf of California, Mexico. *Phycologia* 20: 273-284
- Stone, J. H. (1969). The Chaetognatha community of the Agulhas Current: its structure and related properties. *Ecological Monographs* 39(4): 433-464.
- Taylor, W.R. (1945). Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. Allan Hancock Pacific Expeditions 12: i-iv, 1-528, 3 figs, 100 pls.
- Thomas, D. & D. Freshwater. 1999. Phylogenetic relationships of Gelidiales species in Costa Rica. *Journal of Phycology* 14: 66-71.
- Thompson, J.D., Higgins, D.G., & Gibson, T. J. (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic acids research* 22: 4673-4680.

Tronchin, E.M., Freshwater, D.W., Bolton, J.J. & Anderson, R.J. (2002) A reassessment and reclassification of species in the genera *Onikusa* Akatsuka and *Suhria* J. Agardh ex Endlicher (Gelidiales, Rhodophyta) based on molecular and morphological data. *Botanica Marina* 45:548–555.

Vargas-López, V. R., Martínez-Lozano, S., Verde-Star, J., Gámez-González, H., M. Mercado, Villarreal-Rivera, L. & González-Álvarez, M. (2004) Potencial económico de la flora ficológica del estado de Tamaulipas, México. *Revista Internacional de Botánica Experimental* *φYTON* 73: 171-179.

Vilchis, M. I., Dreckmann, K. M., García-Trejo, E. A., Hernández, O. E., & Senties, A. (2018). Patrones de distribución de las grandes macroalgas en el golfo de México y el Caribe Mexicano: una contribución a la biología de la conservación. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(1), 183-192.

Wang, X.L., Xia, B.M., Bottalico, A. & Wang, G.C. (2017) Taxonomic revision of *Gelidium tsengii* and *Gelidium honghaiwanense* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from China based upon molecular and morphological data analyses. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 35: 1442-1453. <http://dx.doi.org/10.1007/s00343-017-5340-1>.

Wang, X. L., Xia, B., Boo, G.H. & Wang, G.C. (2018) *Gelidium sanyaense* sp. nov. and *G. yangmeikengense* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from southern China based on morphology and molecular data. *Phycologia* 57: 41-51. <https://doi.org/10.2216/17-12.1>

Womersley, H.B.S. & Guiry, M.D. (1994) Order Gelidiales Kylin 1923: 132. In: Womersley H.B.S. (ed). The marine benthic flora of southern Australia. Part IIIA. Bangiophyceae and Florideophyceae (Acrochaetiales, Nemaliales, Gelidiales, Hildenbrandiales and and Gigartinales sensu lato), 118-142.

**Table 1.** National and foreign collections (USA) consulted in the present study.

Collections	Acronym
Herbario Nacional de México	MEXU
Herbario de la Facultad de Ciencias	FCME
Colecciones Extranjeras	
Harvard University Herbaria	HUH
Herbario de la Universidad de Harvard	
The University and Jepson Herbaria	BK
National Museum of Natural History	NMNH
Museo Nacional de Historia Natural	

**Table 2.** Names of *Gelidium* species and varieties registered in the Mexican Pacific and Atlantic, nomenclatural and taxonomic situation. V: Valid Species; IN: Invalid species; N: Nomenclatural notes; T: Taxonomic notes; AT: Atlantic; PN: North Pacific; PTM; Mexican tropical Pacific; P: Pacific.

Species	Type locality	Status of name	Basyonim	Homotypic Synonyms	Heterotypic Synonyms	Notes	Distribution
<i>Gelidium americanum</i> (W. R. Taylor) Santelices	Port Antonio, Jamaica	V	<i>Pterocladia americana</i> W. R. Taylor	<i>Pterocladia americana</i> W. R. Taylor	-	-	AT
<i>Gelidium californicum</i> Huerta	-	IN (Illegal Name)	-	-	-	-	PN
<i>Gelidium cartilagineum</i> (Linnaeus) Gaillon	Northern Europe	IN	<i>Fucus cartilagineus</i> Linnaeus	<i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) P.S.Dixon-	-	-	PN
<i>Gelidium cartilagineum</i> var. <i>robustum</i> N. L. Gardner	Near Ensenada, Baja California, Mexico	IN	-	<i>Gelidium robustum</i> (N.L.Gardner) Hollenberg&I.A. Abbott-	-	-	PN
<i>Gelidium coronadense</i> E. Y. Dawson	Los Coronados, Baja California, México	V	-	-	-	-	PN
<i>Gelidium coulteri</i> Harvey	Monterey Península, California, USA	V	-	-	<i>Gelidium venturianum</i> E.Y .Dawson	-	PN
<i>Gelidium corneum</i> Hudson (Lamouroux)	Devonshire, England	V	<i>Fucus Bcorneus</i> Hudson	<i>Fucus corneus</i> Hudson <i>Sphaerococcus corneus</i> (Hudson) Stackhouse <i>Nereidea cornea</i> (Hudson) Stackhouse <i>Gigartina cornea</i> (Hudson) S.F.Gray	<i>Fucuscorneus</i> var. <i>sesquipedalis</i> Clemente <i>Gelidium sesquipedale</i> (Clemente) Thuret	-	AT



Species	Type locality	Status of name	Basyonim	Homotypic Synonyms	Heterotypic Synonyms	Notes	Distribution
<i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon	Ilfracombe, Devonshire, England	V	<i>Fucuscrinalis</i> Hare ex Turner	<i>Capillariacrinale</i> (Hare ex Turner) Stackhouse <i>Fucus crinalis</i> Hare ex Turner <i>Gelidium corneum</i> var. <i>crinale</i> (Turner) Greville Acrocarpuscrinalis (Turner) Kützing	<i>Acrocarpuspinescens</i> Kützing 1843 <i>Gelidium spinescens</i> (Kützing) Trevisan 1845 <i>Acrocarpusdelicatulus</i> Kützing 1868 <i>Gelidium crinale</i> f. <i>spinescens</i> (Kützing) Ardissonne 1875 <i>Gelidium crinale</i> var. <i>spinescens</i> (Kützing) Schiffner 1933	N, T	PM, AT
<i>Gelidium crinale</i> var. <i>luxurians</i> (Collins) Collins ex N.L.Gardner	Pacific Beach, San Diego, California, USA	IN	<i>Gelidium crinale</i> f. <i>luxurians</i>	-	<i>Pterocladiaella luxurians</i> (Collins) Boo & Miller-	-	PN
<i>Gelidium deciduum</i> Dawson	Cabeza Ballena, Baja California, México	V	-	-	-	-	PN
<i>Gelidium decompositum</i> Setchell y Gardner	San Francisquito Bay, Lower California, USA	V	-	-	-	-	PN
<i>Gelidium densum</i> Gardner	-	IN Illegal Name	-	-	-	-	PN
<i>Gelidium floridanum</i> W. R. Taylor	Florida: IndianRiver, USA	V	-	-	-	-	AT
<i>Gelidium galapagense</i> Taylor	Isla Isabela, Galápagos Islands, Ecuador	V	-	-	-	-	PTM

Species	Type locality	Status name	of	Basionim	Homotypic Synonyms	Heterotypic Synonyms	Notes	Distribution
<i>Gelidium gonzalezii</i> Rodríguez, Quiroz-González y Ponce-Márquez	Las Cuatas, Guerrero, México	V		-	-	-	-	PTM
<i>Gelidium johnstonii</i> Setchell y Gardner	San Francisquito Bay, Lower California, USA	V		-	-	<i>Gelidium allanii</i> V.J. Chapman <i>Gelidium koshikianum</i> Shimada, Horiguchi y Masuda	-	PN
<i>Gelidium latifolium</i> Greville (Bornet)	Devonshire, England	IN	Synonym of <i>Gelidium spinosum</i> (S.G.Gmelin) P.C.Silva	<i>Gelidium corneum</i> var. <i>Latifolium</i> Greville	-	<i>Gelidium latifolium</i> var. <i>typicum</i> Feldmann & Hamel	NN	AT
<i>Gelidium macnabbianum</i> (E.Y. Dawson) Santelices	Golfito Bay, near Golfo Dulce, Costa Rica	V		<i>Pterocladia macnabbiana</i> E.Y.Dawson	<i>Pterocladia macnabbiana</i> Dawson	-	-	PM
<i>Gelidium microdentatum</i> E. Y. Dawson	San Blas, Nayarit, México	V		-	-	-	-	PTM
<i>Gelidium microphysa</i> Setchell y Gardner	South Bay, Isla Guadalupe, Pacific Mexico	V		-	-	-	NT	PN
<i>Gelidium musciforme</i> W. R. Taylor (Santelices)	Golfo Dulce, Costa Rica	IN		<i>Pterocladia musciformis</i>	-	-	-	PTM
<i>Gelidium nayaritense</i> Rodríguez, Quiroz-González & Ponce-Márquez	Sayulita, Nayarit, Mexico	V		-	-	-	-	PTM
<i>Gelidium nudifrons</i> Gardner	Ensenada, Baja California, México	V		-	-	-	-	PN

Species	Type locality	Status of name	Basionym	Homotypic Synonyms	Heterotypic Synonyms	Notes	Distribution
<i>Gelidium okamurae</i> Setchell y Gardner	-	IN Synonym of <i>Pterocladie lla capillacea</i> (S.G.Gmelin) Santelices & Hommersand	-	-	-	-	PN
<i>Gelidium papenfussii</i> N. H. Loomis	Palisades, Santa Monica, California, USA	IN Synonym of <i>Gelidium purpurascens</i> N.L.Gardner	-	-	-	-	PN
<i>Gelidium polystichum</i> Gardner	White's Point, near San Pedro, California	IN Synonym of <i>Gelidium purpurascens</i> N.L.Gardner	-	-	-	-	PN
<i>Gelidium pulchrum</i> Gardner	Laguna Beach, Orange County, California	V	-	-	-	-	PN
<i>Gelidium purpurascens</i> Gardner	Moss Beach, San Mateo County, California	V	-	-	<i>Gelidium densum</i> Gardner <i>G. polystichum</i> Gardner <i>G. ramuliferum</i> Gardner <i>G. setchellii</i> Gardne r <i>G. dictichum</i> Loomis <i>G. papenfussii</i> Loomis <i>G. contortum</i> Loomis <i>G. gardneri</i> Loomis	-	PN

Species	Type locality	Status of name	Basionym	Homotypic Synonyms	Heterotypic Synonyms	Notes	Distribution
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	Sidmouth, England	Devon, V	<i>Fucus pusillus</i> Stackhouse	<i>Kalifornia pusilla</i> (Stackhouse) Stackhouse <i>Fucus pusillus</i> Stackhouse <i>Chondria pusilla</i> (Stackhouse) W.J.Hooker <i>Acrocarpus pusillus</i> (Stackhouse) Kützing	<i>Fucus hetaerophyllus</i> Clemente <i>Gelidium repens</i> Okamura	-	PM, AT
<i>Gelidium pusillum</i> var. <i>conchicola</i> Piccone & Grunow	Massawa, Ethiopia	Eritrea, IN Synonym of <i>Pterocliadiella caerulescens</i> (Kützing) Santelices & Hommersand	-	-	-	-	AT
<i>Gelidium pusillum</i> var. <i>cylindricum</i> W. R. Taylor	Bahía San Francisco, Esmeraldas, Ecuador	V	-	-	-	-	-
<i>Gelidium pusillum</i> var. <i>minusculum</i> Weber Bosse	Daram Inlet, east coast of Misoöl Island, Indonesia	IN Synonym of <i>Gelidium minusculum</i> (Weber Bosse) R.E.Norris	-	-	-	-	-
<i>Gelidium pusillum</i> var. <i>mucronatum</i> P.J.L. Dangeard	ND	V	-	-	-	-	-

Species	Type locality	Status of name	Basionim	Homotypic Synonyms	Heterotypic Synonyms	Notes	Distribution
<i>Gelidium pusillum</i> var. <i>pulvinatum</i> (C.Agardh) Feldmann	Cádiz, Spain	V	<u><i>Sphaerococcus</i></u> <u><i>s. corneus</i></u> var. <u><i>pulvinatus</i></u> <u>C.Agardh</u>	<i>Sphaerococcus</i> <i>corneus</i> var. <i>pulvinatus</i> C.Agardh 1822 <i>Acrocarpus</i> <i>pulvinatus</i> (C.Agardh) Kützing 1849 <i>Gelidium</i> <i>pulvinatum</i> (C.Agardh) <u><i>Gelidiella</i></u> <u><i>refugiensis</i></u> <u>E.Y.Dawson</u> 1944	-	-	-
<i>Gelidium refugiense</i> E.Y. Dawson (Santelices)	North shore of Puerto Refugio, Mexico	V	-	<u><i>Gelidiella</i></u> <u><i>refugiensis</i></u> <u>E.Y.Dawson</u> 1944	-	-	PN
<i>G. elidium robustum</i> (N.L.Gardner) Hollenberg & I.A. Abbott	Ensenada, Baja California, Mexico	V	<i>G.</i> <i>cartilagineum</i> var. <i>robustum</i>	-	-	-	PN
<i>Gelidium sanyaense</i> G.C.Wang & X.I.Wang	Xiaodonghai, Sanya, Hainan Island, China	V	-	-	-	-	PTM
<i>Gelidium sclerophyllum</i> Taylor	Bahía San Francisco, Esmeraldas, Ecuador	V	-	-	-	-	PTM
<i>Gelidium sinicola</i> N. L. Gardner	Point Cavallo, San Francisco Bay, California	IN	-	-	-	NT	PN
<i>Gelidium spinosum</i> (S.G.Gmelin) P.C.Silva	"Mare mediterraneum et anglicum"	V	<i>Fucus</i> <i>spinosus</i> <u>S.G.Gmelin</u>	<i>Fucus spinosus</i> <u>S.G.Gmelin</u>	<i>Gelidium</i> <i>corneum</i> var. <i>latifolium</i> Greville <i>Gelidium</i> <i>corneum</i> var. <i>aculeatum</i> Greville <i>Gelidium</i> <i>latifolium</i> (Greville) Bornet	-	AT

<b>Species</b>	<b>Type locality</b>	<b>Status of name</b>	<b>Basionym</b>	<b>Homotypic Synonyms</b>	<b>Heterotypic Synonyms</b>	<b>Notes</b>	<b>Distribution</b>
<i>Gelidium sonorensis</i> Dawson	México, Sonora: near Guaymas: Puerto San Carlos on Bahía de San Francisco	IN Synonym of <i>Pterocladia sonorensis</i>	-	-	-	NT	PN

**Table 3.** Species, collection sites, GenBank accession numbers and references with which the present work was carried out. (–): sequence not found; bold letters: sequence from this study

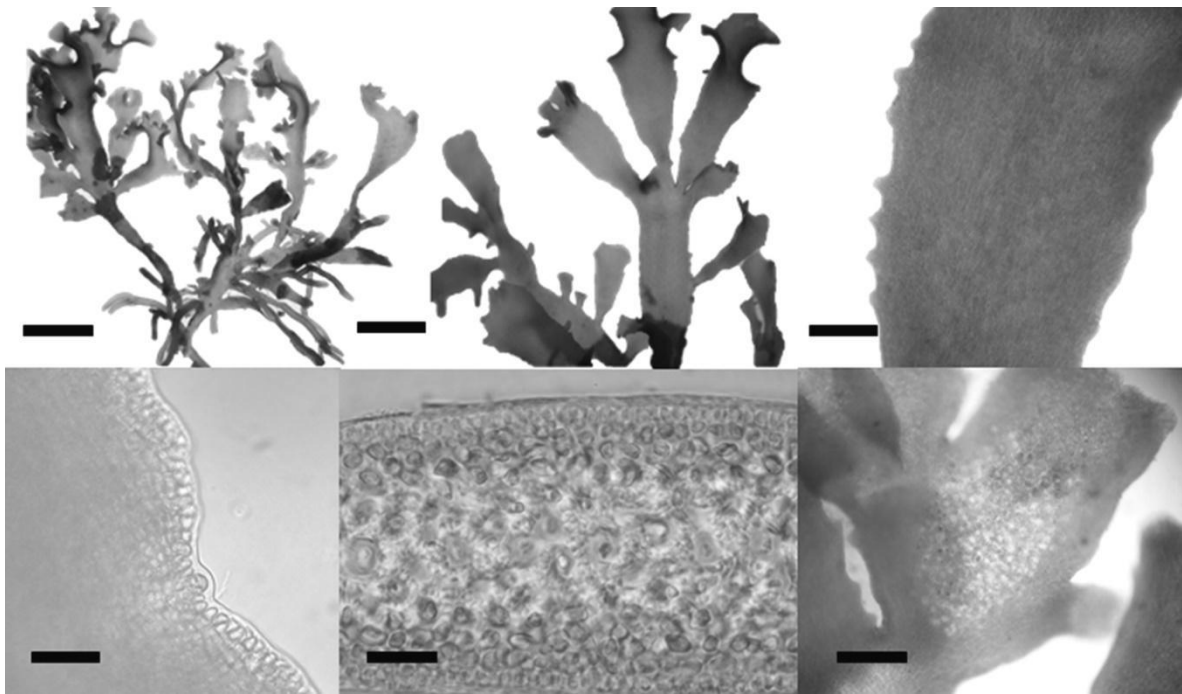
Species	Collection locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
<i>Gelidium abbottiorum</i> R.E. Norris	South Africa, KwaZulu-Natal, Shelly Beach		EF190254/KT920390	Tronchin & Freshwater, 2007
<i>Gelidium capense</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva	South Africa, Cape Peninsula, False Bay/South Africa, Clovelly, False Bay		L22461/HM629858	Freshwater & Rueness, 1994/Kim et al. 2011a, b
<i>Gelidium caulacanthum</i> J. Agardh	New Zealand, Porirua Harbor, N. Island/New Zealand		U00103/HM629860	Freshwater & Rueness, 1994/ Kim et al. 2011a, b
<i>Gelidium carolinianum</i> C.Perrone, D.W.Freshwater, A.Bottalico, G.H.Boo & S.M.Boo	USA, North Carolina, Topsail Sound, Pender Co.		MG272418/MG800613	Perrone et al. 2019
<i>Gelidium coulteri</i> Harvey	USA, California, Yaquina Bay, Oregon/USA, Agate Beach		HQ412495/HM629862	Freshwater et al. 2010/ Kim et al. 2011a, b
	USA, California, Point Cavallo, Marin County		KX423479/NC031840	Boo & Hughey 2019/Boo et al. 2016c
<i>Gelidium coreanum</i> K.M.Kim, I.K.Hwang, H.S.Yoon & S.M.Boo	Korea, Youngjin, Gangreung		JQ340400/JQ340420	Kim et al. 2012
<i>Gelidium corneum</i> (Hudson) J.V. Lamouroux	Morocco		HM629821/HM629861	Kim et al. 2011a, b
<i>Gelidium crinale</i> (Hare ex Turner) Gaillon	Australia, Rottneest Island, Green Island/ United Kingdom, Sidmouth		HQ412493/JX096542	Freshwater et al. 2010/ Kim & Boo, 2012
<i>Gelidium elegans</i> Kützing	South Korea Seogochado, Jindo		HM629829/HM629869	Kim et al. 2011 a, b
<i>Gelidium eucorneum</i> K.M.Kim, I.K.Hwang, J.K. Park & S.M.Boo	South Korea, Hakdong, Geoje		HM629815/HM629854	Kim et al. 2011 a
<i>Gelidium floridanum</i> Taylor	USA, Florida, Indian River Co., Sebastian Inlet		U00107/ -	Freshwater et al. 1995

Species	Collection locality	Georeferences	Gen Bank - <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
	Brazil, Sao Paulo, Itanhaem, Cibratel		- /KT208101	Iha <i>et al.</i> 2015
<i>Gelidium galapagense</i> W. R. Taylor	Ecuador, Banks Bay, Isla Isabela, Galapagos		KX423476/KX423473	Boo <i>et al.</i> 2016c
<i>Gelidium gabrielsonii</i> Hughey & G.H. Boo	USA, California Asilomar, Monterey County/ USA, Hopkins Marine Station, Pacific Grove		MH780748/MG922859	Boo & Hughey, 2019
<i>Gelidium gonzalezii</i> D. Rodríguez, N. Quiroz-González & M. Ponce-Márquez	México Troncones, Guerrero		<b>MN336345/MN336344</b>	Quiroz <i>et al.</i> 2020
	Troncones, Guerrero		- /MN346970	
	Escollera, Ixtapa, Guerrero		- /MN346971	
	Troncones, Guerrero		<b>MN346963/MN346972</b>	
	Escollera, Ixtapa, Guerrero		<b>MN346964/MN346973</b>	
	Escollera, Ixtapa, Guerrero		<b>MN346965/MN346974</b>	
	Escollera, Ixtapa, Guerrero		<b>MN346966/ -</b>	
	Mismaloya, Jalisco		- /MN346975	
	Mismaloya, Jalisco		/MN346976	
	Cuatas, Guerrero		<b>MN346967/ -</b>	
	Cuatas Guerrero		<b>MN346968/MN346977</b>	
	Cuatas, Guerrero		<b>MN346969/MN346978</b>	
	Puerto Peñasco, Sonora		- /MN346979	
<i>Gelidium guimaraesiae</i> Brunelli, Milstein, S.M. Boo & M.T. Fujii	Brazil, Santa Catarina, Florianópolis, Joaquina		MF565763/MF577008	Brunelli <i>et al.</i> 2019b
	Brazil, Espírito Santo, Serra, Capuba Beach		MF565764/MF577009	Brunelli <i>et al.</i> 2019b
<i>Gelidium hommersandii</i> A.J.K. Millar & D.W. Freshwater	Australia, New South Wales		JX891625/JX891599	Millar & Freshwater, 2005
<i>Gelidium indonesianum</i> K.M. Kim, G.S. Gerung & S.M. Boo	Indonesia, Pameungpeuk beach, Java		JF330216/JF330215	Kim <i>et al.</i> 2011b
<i>Gelidium isabellae</i> W.R. Taylor	Ecuador, Pt. Albemarle, Isla Isabela, Galapagos		KX423477/KX427231	Boo <i>et al.</i> 2016c

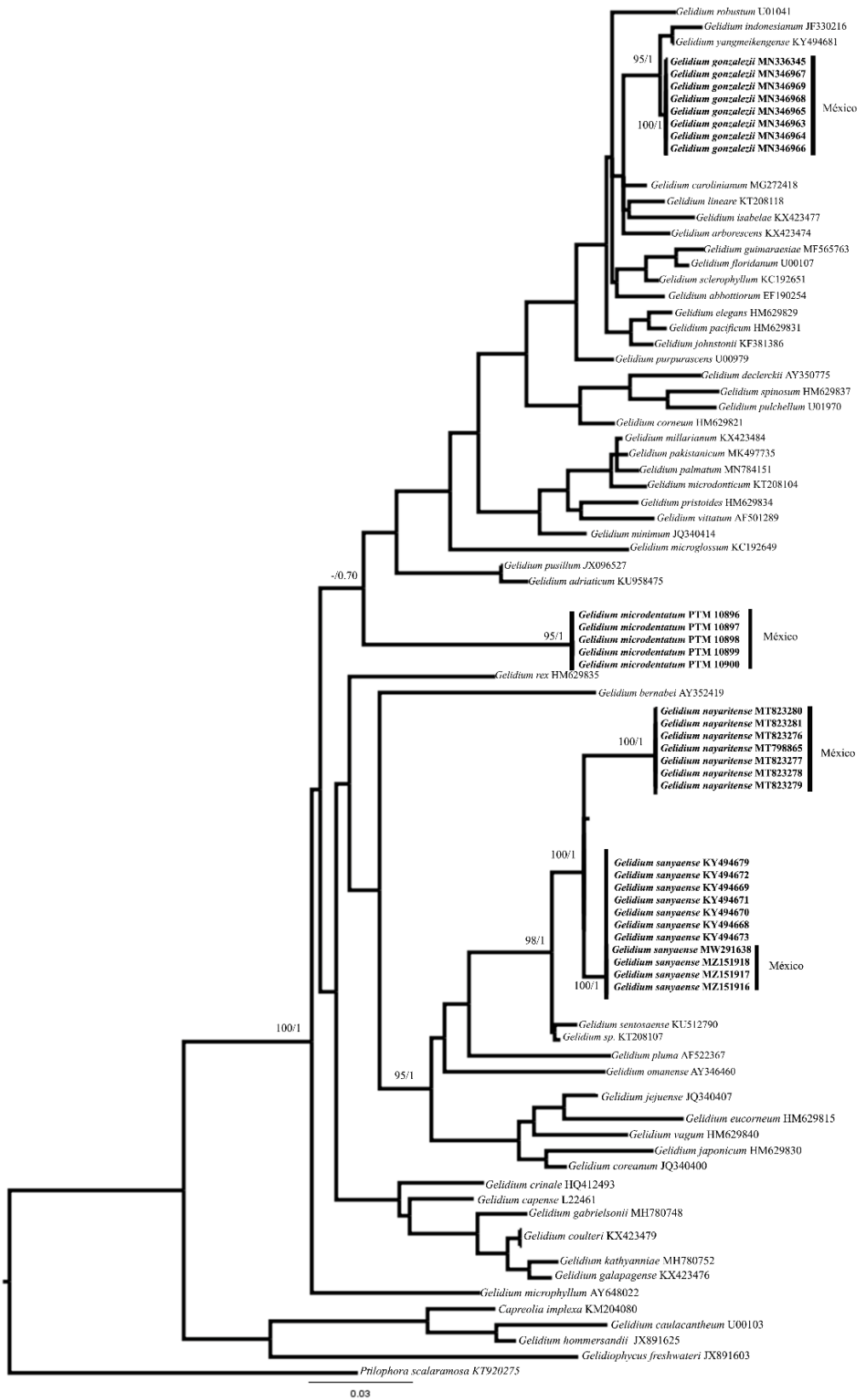


Species	Collection/locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
<i>Gelidium japonicum</i> (Harvey) Okamura	Japan, Choshi, Chiba		HM629830/HM629870	Kim <i>et al.</i> 2011a, b
<i>Gelidium jejuense</i> K.M. Kim, I.K. Hwang, H.S. Yoon & S.M. Boo	Korea, Jongdal, Jeju,		JQ340407/JQ340445	Kim <i>et al.</i> 2012a
<i>Gelidium johnstonii</i> Setchell & N.L. Gardner	South Korea, Jeju, Munseom		KF381386/KF384128	Boo <i>et al.</i> 2014
<i>Gelidium kathyanniae</i> G.H. Boo & Hughey	USA, California, Point Pinos, Pacific Grove, Monterey,		MH780752/MH780746	Boo & Hughey, 2019
<i>Gelidium minimum</i> K.M. Kim, I.K. Hwang, H. S. Yoon & S. M. Boo	Korea		JQ340414/JQ340454	Kim <i>et al.</i> 2012b
<b><i>Gelidium nayaritense sp. nov.</i></b>	Mexico, Nayarit, Sayulita	31°18'23'' N; 113°32'54'' W	<b>MT823276/MT814692</b>	This study
	Nayarit, Sayulita	31°18'23'' N; 113°32'54'' W	<b>MT798865/MT799807</b>	This study/Holotype
	Nayarit, Sayulita	31°18'23'' N; 113°32'54'' W	- / <b>MT814691</b>	This study
	Nayarit, Sayulita	31°18'23'' N; 113°32'54'' W	<b>MT823277/MT814693</b>	This study
	Nayarit, Sayulita	31°18'23'' N; 113°32'54'' W	<b>MT823278/</b> -	This study
	Nayarit, Sayulita	31°18'23'' N; 113°32'54'' W	<b>MT823279/MT814694</b>	This study
	Troncones, Guerrero	17°46'48'' N; 101°43'31'' W	<b>MT823280/MT814696</b>	This study
	Troncones, Guerrero	17°46'48'' N; 101°43'31'' W	<b>MT823281/MT814695</b>	This study
<i>Gelidium microdenticum</i> W.R.Taylor	Brazil, Sao Paulo, Ubatuba, Cigarra		KT208104/ -	Iha <i>et al.</i> 2015
<i>Gelidium pacificum</i> Okamura	Japan, Marine Station, Chiba		HM629831/HM629871	Kim <i>et al.</i> 2011a, b
<i>Gelidium prostratum</i> K.M.Kim, I.K.Hwang, H.S.Yoon & S.M.Boo	Korea, Euihang, Taean		JQ340415/JQ340456	Kim <i>et al.</i> 2012 a
<i>Gelidium pulchellum</i> (Turner) J.V. Lamouroux	Northern Ireland/ United Kingdom, Ilfracombe Harbour		U01970/JX891570	Freshwater & Rueness 1994/ Boo <i>et al.</i> 2012b
<i>Gelidium purpurascens</i> N.L. Gardner	USA, California San Juan Island, Washington/ California, Agate Beach		U00979/HM629873	Freshwater & Rueness 1994/ Kim <i>et al.</i> 2011 a, b
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	United Kingdom, Sidmouth		U00999/JX096551	Freshwater & Rueness 1994 /Kim & Boo 2012

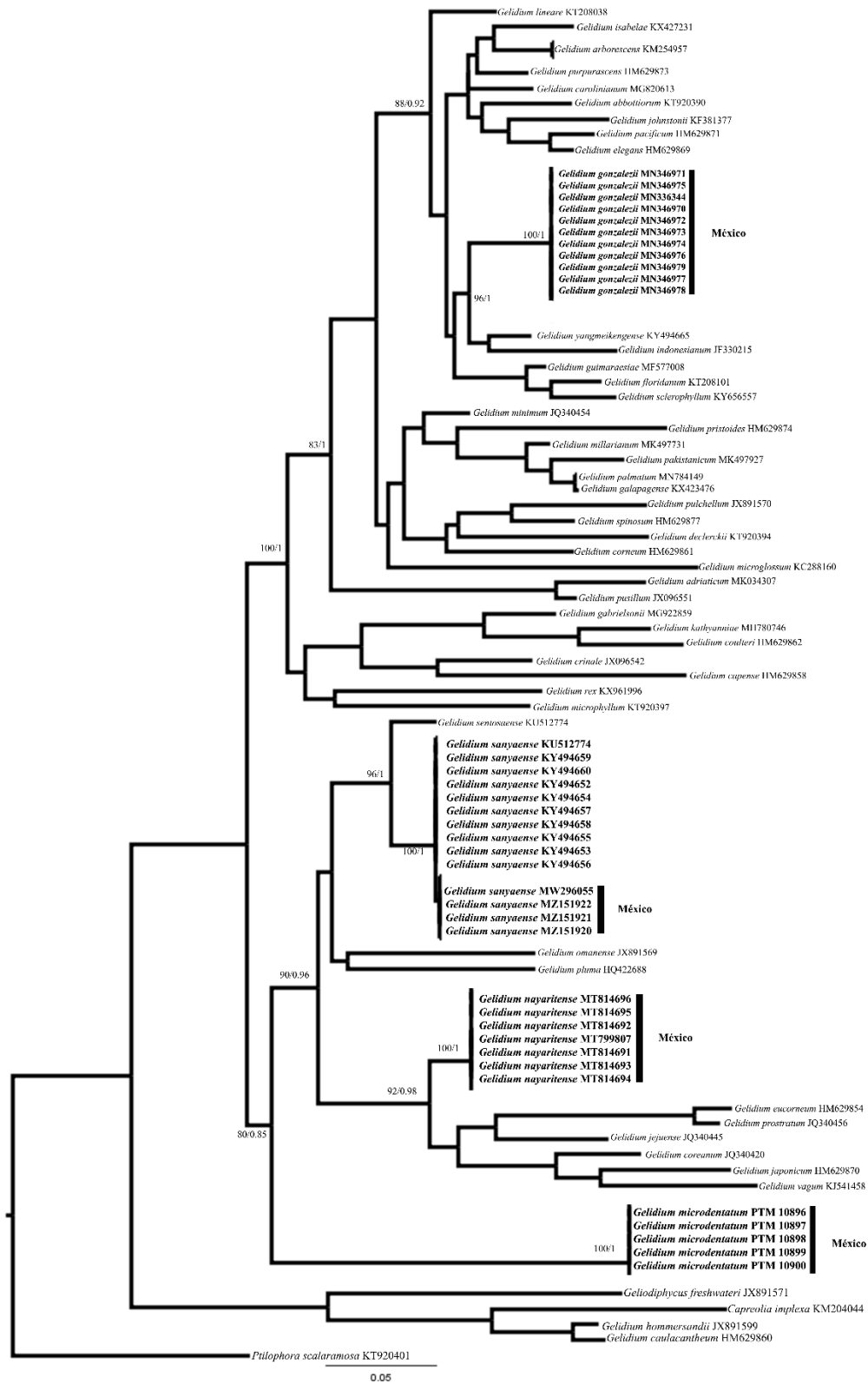
Species	Collection/locality	Georeferences	Gen Bank <i>rbcL</i> / COI-5P	Reference
<i>Gelidium robustum</i> (N.L. Gardner) Hollenberg & I.A. Abbott	USA, California, Orange County, Dana Point/México, B.C.S Natividad island		U01041/HM629876	Freshwater & Rueness 1994/ Kim <i>et al.</i> 2011a, b.
<i>Gelidium sanyaense</i> G.C.wang & X.I.Wang	China, Guaishitan, Guangxi  México, Guerrero, Playa las Gatas Guerrero, Playa las Gatas Oaxaca, La Entrega Oaxaca, La Entrega		KY494679/KY494660  <b>MW296055/ MW291638</b> <b>MZ151922/ MZ151918</b> <b>MZ151921/ MZ151917</b> <b>MZ151920/ MZ151916</b>	Wang <i>et al.</i> 2018  This study This study This study This study
<i>Gelidium sclerophyllum</i> W.R. Taylor	Costa Rica, Guanacaste, Montezuma Ecuador, las Esmeraldas bay		KC192651/KC288159  - /NC031839	Grusz & Freshwater, 2014 Boo <i>et al.</i> 2016c
<i>Gelidium sentosaense</i> G.H.Boo, Y.Cai & S.M.Boo	Singapore, Sentosa Island		KU512790/KU512774	Boo <i>et al.</i> 2016a
<i>Gelidium spinosum</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva	Spain, Muros, A. Coruna		HM629837/HM629877	Kim <i>et al.</i> 2011 b
<i>Gelidium yangmeikengense</i> G.C.Wang & X.L.Wang	China, Yangmeikeng, Shenzhen		KY494680/KY494665	Wang <i>et al.</i> 2018
<i>Capreolia implexa</i> Guiry & Womersley	New Zealand, Ringaringa Beach, Stewart Island		KM204080/KM204044	Boo <i>et al.</i> 2014
<i>Gelidiophycus freshwateri</i> G.H. Boo, J.K. Park & S.M. Boo	Korea, Daecheon, Boryeong,		JX891603/JX891571	Boo <i>et al.</i> 2013
<i>Ptilophora scalaramosa</i> (Kraft) R.E. Norris	Phiippines, Sorsogon Province, Bulusan		KT920275/KT920401	Boo <i>et al.</i> 2016 b



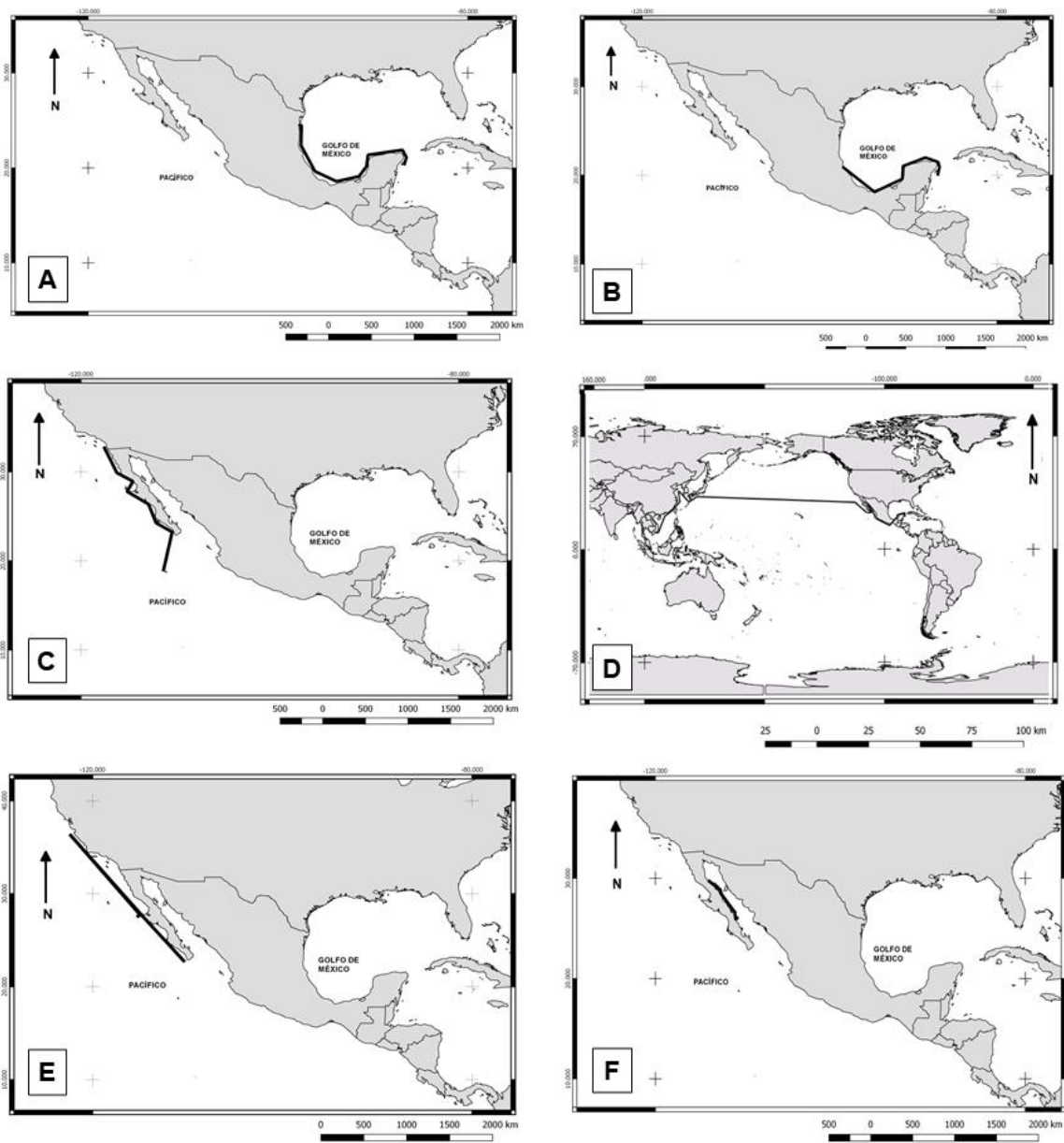
**FIGURE 1.** Vegetative and reproductive features of *Gelidium microdentatum* from Mexico. **A-B** Thallus (FCME) Scale = 0.2 mm. **C.** Margin with teeth Scale = 50  $\mu\text{m}$ . **D.** Apical cell Scale = 40  $\mu\text{m}$ . **E.** Transversal section, with internal rhizoidal filaments. Scale = 25  $\mu\text{m}$ . **F.** Tetrasporangial branch. Scale = 50  $\mu\text{m}$ .



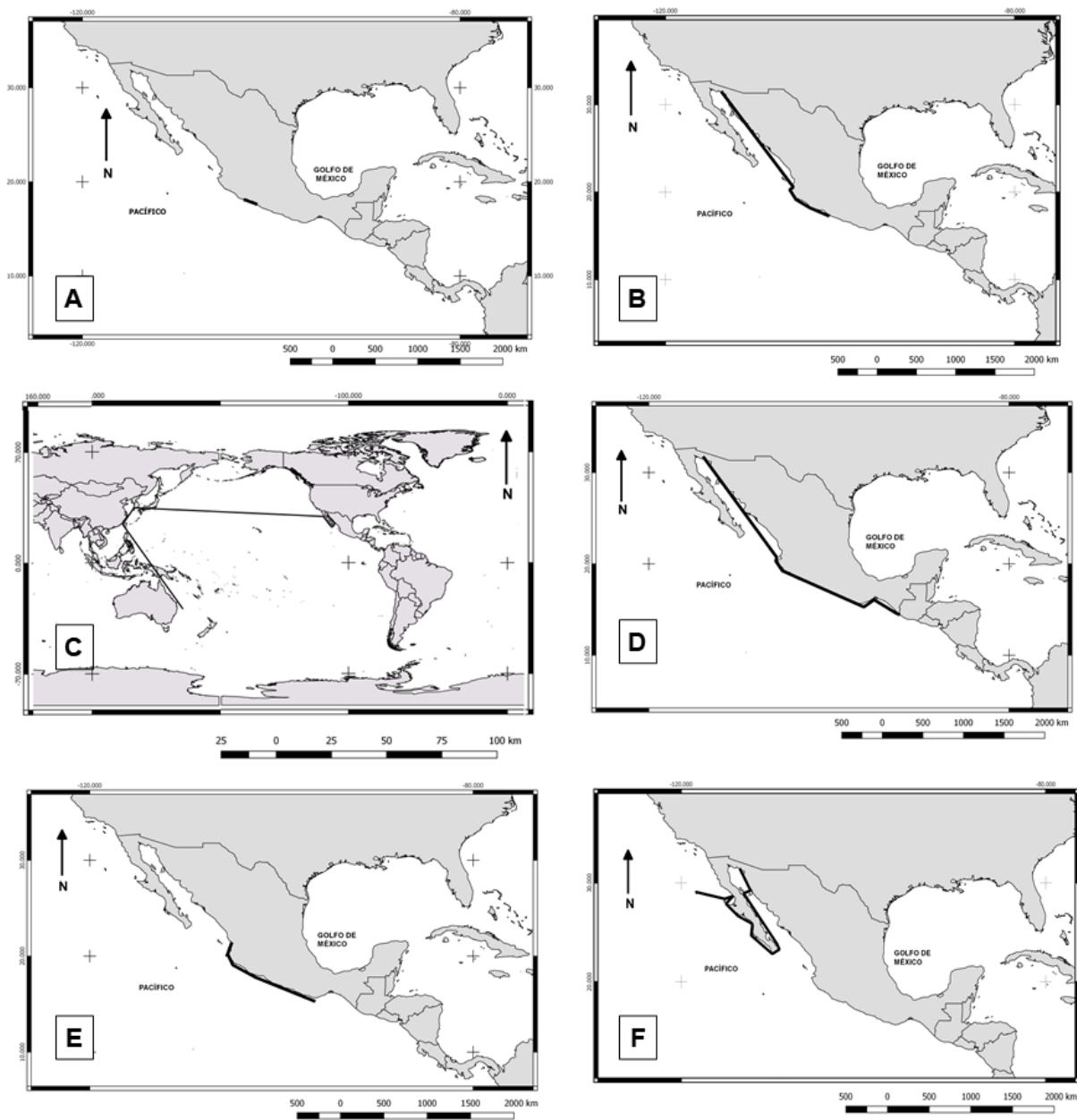
**FIGURE 2.** Maximum-likelihood tree inferred from *rbcL* sequences of *Gelidium*. ML bootstrap and Bayesian posterior probabilities values are shown at branches. Bold letters indicate newly generated sequences in this study. \* indicates the holotype.



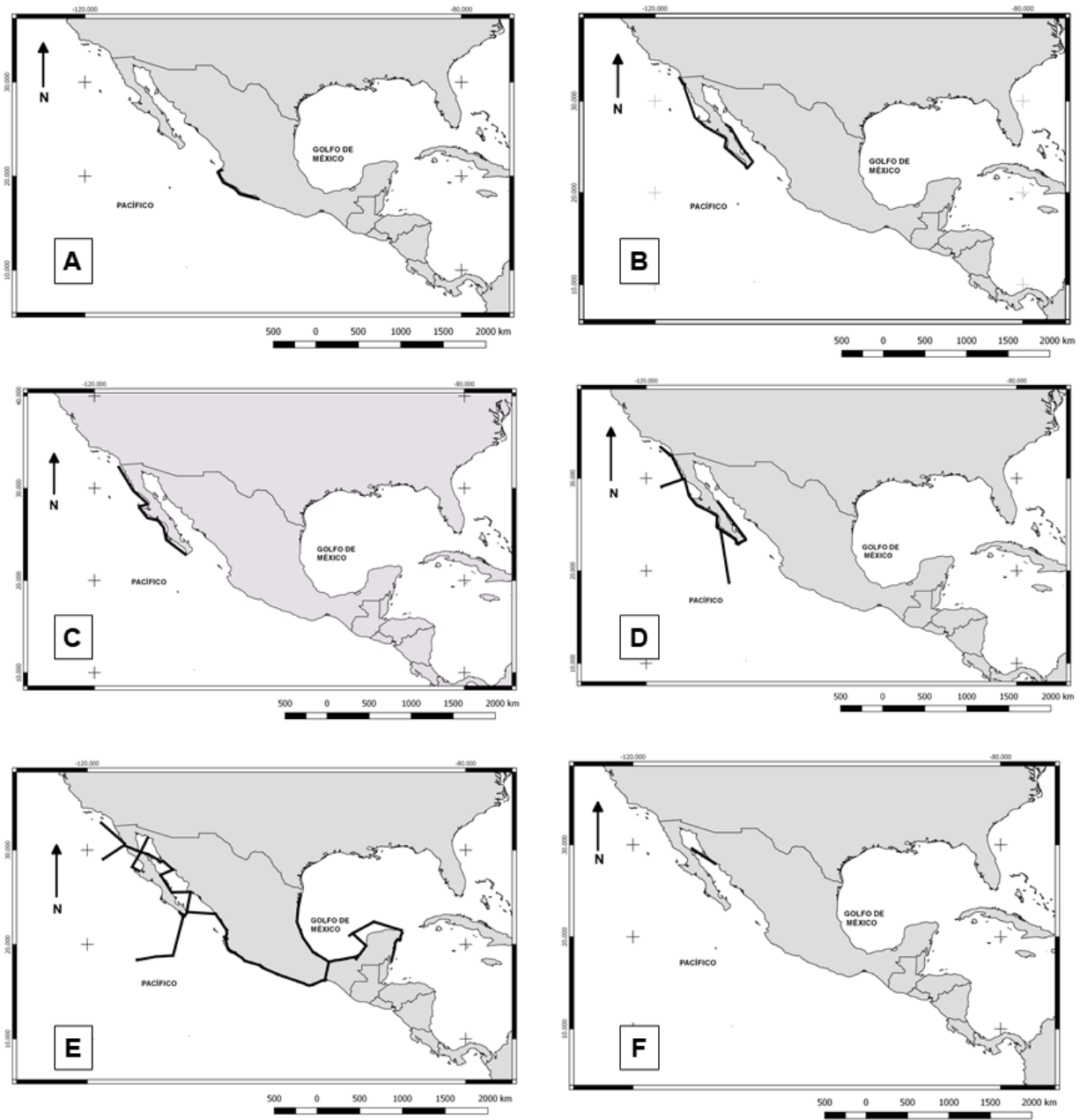
**FIGURE 3.** Maximum-likelihood tree inferred from *COI-5P* sequences of *Gelidium*. ML bootstrap and Bayesian posterior probabilities values are shown at branches. Bold letters indicate newly generated sequences in this study. \* indicates the holotype.



**FIGURE 4.** Individual tracks of *Gelidium* species in Mexico. A. *G. americanum*; B. *G. corneum*; C. *G. coulteri*; D. *G. crinale*; E. *G. deciduum*; F. *G. decompositum*.

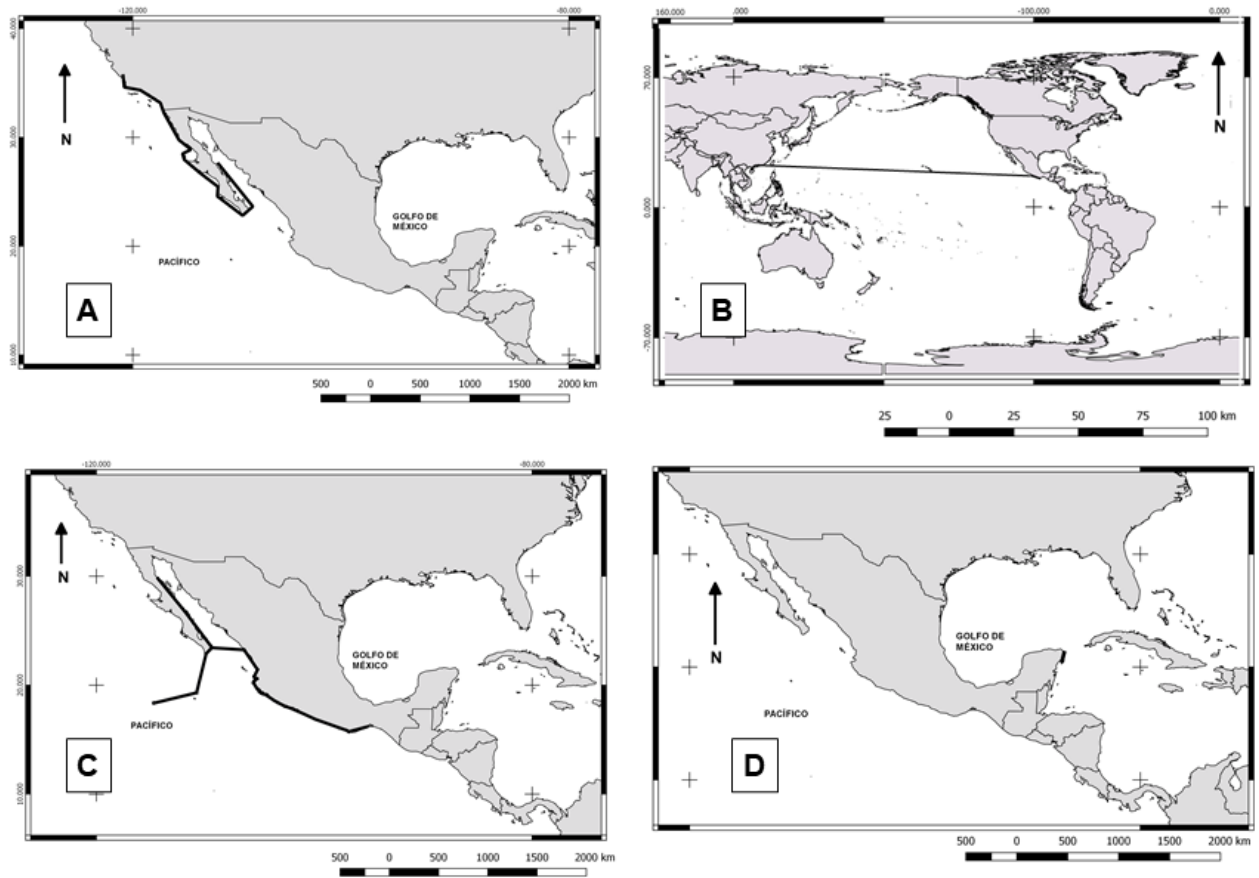


**FIGURE 5.** Individual tracks of *Gelidium* species in Mexico. A. *G. galapagense*; B. *G. gonzalezii*; C. *G. jhonstonii*; D. *G. macnabbianum*; E. *G. microdentatum*; F. *G. microphysa*.



**FIGURE 6.** Individual tracks of *Gelidium* species in Mexico. A. *G. nayaritense*; B. *G. nudifrons*; C. *G. pulchrum*; D. *G. purpurascens*; E. *G. pusillum*; F. *G. refugiente*.





**FIGURE 7.** Individual tracks of *Gelidium* species in Mexico. A. *G. robustum*; B. *G. sanyaense*; C. *G. sclerophyllum*; D. *G. spinosum*.

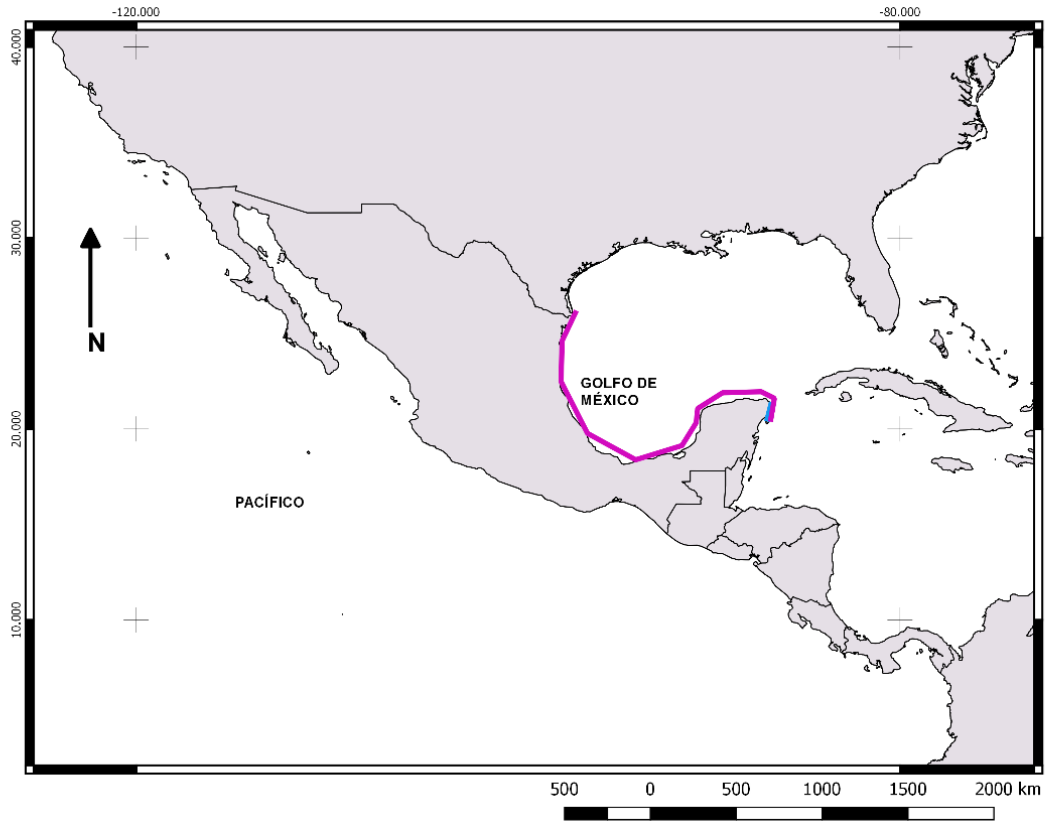


FIGURE 8. Atlantic generalized track to *Gelidium*.

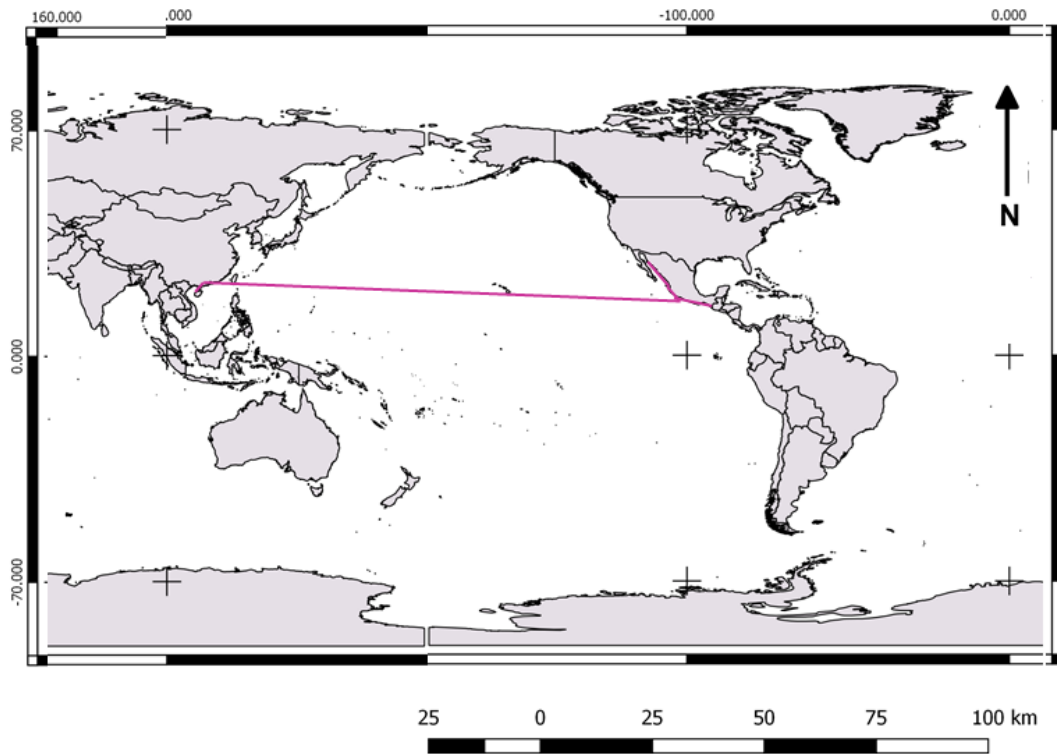
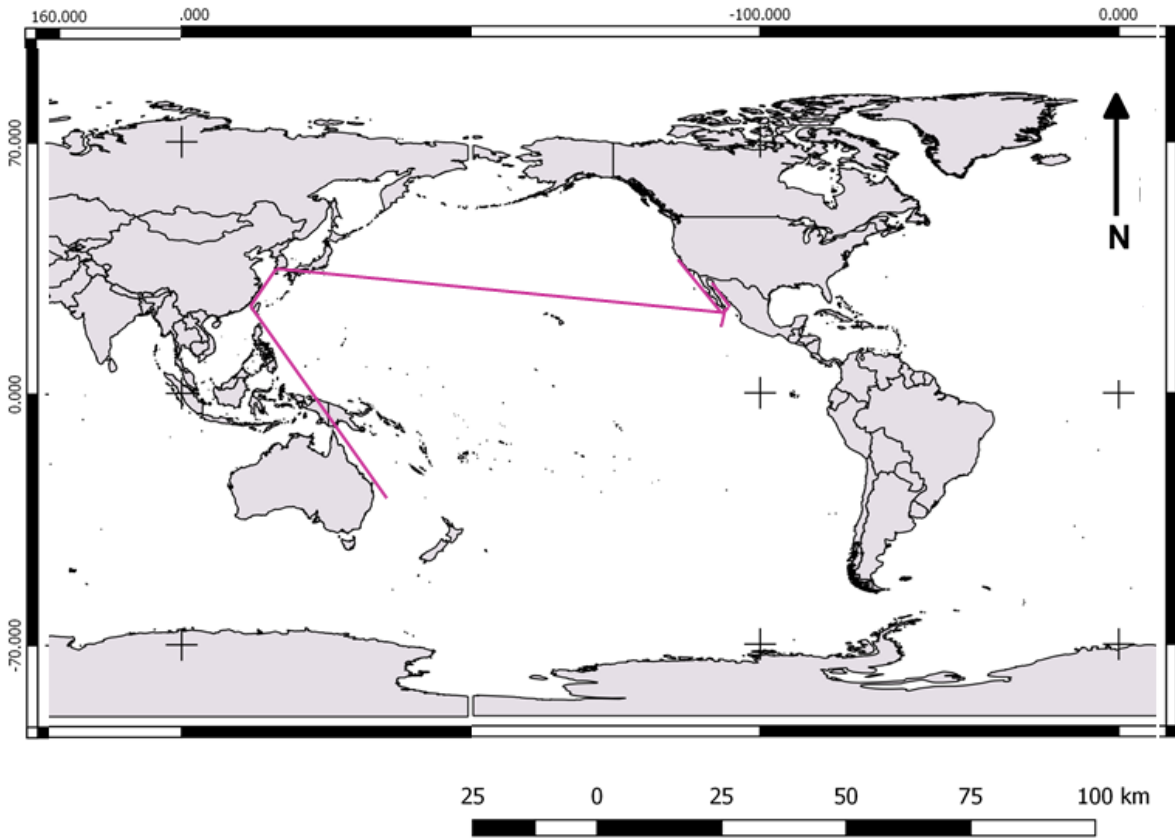


FIGURE 9. Transpacific generalized track to *Gelidium*.



**FIGURE 10.** Amphipacific generalized track to *Gelidium*.

## **7. DISCUSIÓN GENERAL**

En el presente estudio se analizaron morfológica y molecularmente tres especies del género *Gelidium* en las costas del Pacífico tropical Mexicano, dando continuidad a los trabajos realizados por Rodríguez (1989), López (2001), Rodríguez *et al.*, (2008), Ponce-Márquez *et al.*, (2009), Ponce-Márquez (2010) entre otros, cuyo objetivo fue contribuir al conocimiento florístico, morfológico, citogenético y molecular del género *Gelidium* en estas costas mexicanas. Los especímenes analizados aquí fueron recolectados en varios lugares del Pacífico tropical Mexicano, que incluyeron localidades de Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca, donde existían registros previos de estas especies (Dawson, 1953; Mateo-Cid y Mendoza-González, 1992; Rodríguez *et al.*, 2008; Ponce-Márquez, 2010). Inicialmente se determinaron como *Gelidium microdentatum*, *G. pusillum* y *G. sclerophyllum* basados en las características morfológicas y en los trabajos previos de Rodríguez *et al.*, (2008) y Ponce-Márquez (2010).

Las características morfológicas de los especímenes del presente estudio se confrontaron con las de las especies más cercanas filogenéticamente y con aquellas que se han registrado para el Pacífico tropical Mexicano. Las características vegetativas que presentaron mayores variaciones entre las especies fueron la talla, el patrón de ramificación, la forma de la célula apical, la abundancia y ubicación de los filamentos rizoidales. Mientras que de los caracteres reproductivos se destacan la forma y tamaño de los soros tetrasporangiales. Los cistocarpos no se encontraron de manera frecuente por lo que fue difícil emplear sus características para hacer comparaciones entre especies. Estos caracteres han sido señalados por otros autores para indicar variaciones entre especies de *Gelidium* en

distintas partes del mundo (Rodríguez *et al.*, 2008; Kim *et al.*, 2012; Boo *et al.*, 2013; Boo *et al.*, 2016 a, b, c; Brunelli *et al.*, 2019 a, b; Boo y Hughey, 2019).

En el presente trabajo se generaron en total 24 secuencias para el marcador *rbcL* y 27 secuencias de *COI-5P*, es la primera vez que se generan secuencias de estos marcadores para especies de *Gelidium* en México, las contribuciones existentes pertenecen al interespaciador de la RuBisCo y fueron llevadas a cabo por Ponce-Márquez (2010), sin embargo los resultados de este estudio difieren con los presentados por la autora, ya que está no detectó variaciones genéticas entre los individuos de distintas poblaciones.

Los estatus taxonómicos de las especies de *Gelidium* analizadas en el presente trabajo se determinaron empleando comparaciones de las características morfológicas y haciendo un análisis filogenético con los marcadores *rbcL* y *COI-5P* que han demostrado alta efectividad en la determinación de especies de *Gelidium* de acuerdo con otros autores (Freshwater y Rueness, 1994; Freshwater *et al.*, 2010; Kim *et al.*, 2011a; Boo *et al.*, 2014 a; Boo *et al.*, 2016 c; Jamas *et al.*, 2017; Boo y Hughey, 2019; Brunelli *et al.*, 2019 a, b; Perrone *et al.*, 2019; Boo y Kim, 2020; Quiroz-González *et al.*, 2020). Los análisis filogenéticos demuestran que los especímenes mexicanos determinados en este estudio como *G. sclerophyllum* son distintos al holotipo de esta especie cuya localidad tipo es Las Esmeraldas en Ecuador (Taylor, 1945; Boo *et al.*, 2016 c) y a otras secuencias de especímenes Centroamericanos registrados para Costa Rica y el Salvador (Grusz y Freshwater, 2014; Quiroz-González *et al.*, 2020), filogenéticamente se relaciona con tres especies asiáticas, *G. honghaiwanense* y *G. yangmeikengense* descritas para China (Wang *et al.*, 2018) así como *G. indonesianum* descrita para Indonesia (Kim *et al.*, 2011b). Por su parte los talos identificados como *Gelidium pusillum* pertenecientes al morfotipo 1 descrito por López (2001) y Rodríguez *et*

*al.*, (2008) se agruparon en dos clados distintos, las muestras de Nayarit y Guerrero de la localidad Troncones, formaron un clado independiente al del resto de las especies, teniendo como especies hermanas a *G. sentosaense* y *G. sanyaense* descritas para Singapur y China respectivamente (Boo *et al.*, 2016 b; Wang *et al.*, 2018). El resto de los especímenes provenientes de Oaxaca y Guerrero de la localidad Las Gatas, se ubicaron en el clado de la especie asiática *G. sanyaense*.

Otro elemento importante al momento de establecer la variación a nivel intraespecífico e interespecífico son las divergencias nucleotídicas. Los valores presentados por los especímenes de este estudio fueron congruentes con los registrados por otros autores en otras especies de *Gelidium* para estos marcadores (Freshwater *et al.*, 2010; Jamas, 2015; Boo *et al.*, 2016a, b; Boo & Hughey 2019; Brunelli *et al.*, 2019a, b; Perrone *et al.*, 2019).

Los datos morfológicos, el análisis de inferencia filogenética y las divergencias nucleotídicas permitieron establecer dos nuevas especies y un nuevo registro para el Pacífico Mexicano y el Pacífico tropical Oriental. A partir de aquellos especímenes registrados originalmente como *G. sclerophyllum* se propuso a *Gelidium gonzalezii* cuya localidad tipo es las Cuatas en Guerrero, mientras que a partir de las muestras determinadas como *G. pusillum* se describió *G. nayaritense* cuya localidad tipo es Sayulita en Nayarit, otros especímenes registrados como *G. pusillum* se agruparon filogenética y morfológicamente con la especie asiática *G. sanyaense*. *G. microdentatum* fue determinada como una entidad taxonómica independiente, aunque aún es necesario corroborar con el holotipo descrito por Dawson (1960). Adicionalmente todos aquellos especímenes determinados como *G. pusillum* y que carecían de estructuras cistocárpicas no se unieron filogenéticamente con

*Capreolia implexa*, todos se incluyen en el género *Gelidium*, por lo que hasta el momento se descarta la presencia de este género en México.

El análisis de las poblaciones de *G. gonzalezii* y *G. microdentatum* llevado a cabo con 36 secuencias del Interespaciador de la RuBisCo mostró la presencia de haplotipos para ambas poblaciones, incluso de dos haplogrupos para *G. gonzalezii*, con un número muy alto de pasos mutacionales entre estos lo que podría evidenciar un proceso de estructuración genética, sin embargo es importante corroborar esta información con otro marcador como el interespaciador *cox2-3* el cual ha demostrado eficacia al momento de revelar variación poblacional en algas rojas. En el caso de *Gelidium* otros autores han utilizado el marcador *Cox 1* (Kim *et al.*, 2012) obteniendo buenos resultados, sin embargo, en este estudio no fue posible obtener el número de secuencias mínimo para la comparación. La formación de haplotipos y los bajos valores de diversidad nucleotídica en *G. microdentatum* podrían indicar que esta especie ha pasado recientemente por procesos de expansión poblacional después de un episodio de reducción en sus poblaciones, por lo que es necesario aumentar el número de muestras para Zipolite y para otras poblaciones de Nayarit donde se ha registrado la especie.

El análisis de todos los nombres de *Gelidium* registrados para México, arrojó 34 nombres de especies y siete variedades, de los cuales 24 nombres son válidos en la actualidad. Dichos nombres han respondido a sinonimizaciones como sucede con *Gelidium okamurae* o *Gelidium musciforme* ambos reasignados a otros géneros como *Pterocladia* (Santelices, 1991; Boo *et al.*, 2016c) o como sucede con *G. densum*, *G. papenfussi* y *G. polysitchum* que, aunque se registraron como especies en algún momento, ahora se sabe que son sinónimos de *G. purpurascens*. Estos cambios junto con las propuestas de nuevas especies llevadas a cabo

en este estudio han modificado los datos que se conocían previamente gracias a los trabajos de otros autores como Rodríguez *et al.*, (2008).

Adicionalmente se llevó a cabo un análisis de trazos con los datos de distribución de todas las especies mexicanas de *Gelidium* válidas, de este análisis se obtuvieron 24 trazos individuales, de los cuales se consideraron 22 para elaborar los trazos generalizados ya que *G. crinale* tiene una distribución cosmopolita aun con variación morfológica y molecular a nivel intraespecífico tal como señalan Kim y Boo (2012), mientras que *G. pusillum* posee una situación taxonómica que requiere de revisión y del uso de herramientas moleculares (Freshwater y Rueness, 1994; Kim y Boo, 2012). Los trazos generalizados coinciden con lo propuesto para otros organismos marinos como mamíferos, quetognatos, peces, tiburones e incluso otras algas como *Macrocystis pyrifera* (Stone, 1969; Moser, 1996; Rodríguez-Jaramillo *et al.*, 1996; Aguilar-Aguilar y Contreras-Medina, 2001; Martínez-Castro, 2014; Macaya *et al.*, 2016; Vilchis-Alfaro, 2018). La distribución transoceánica demostrada por los trazos Anfiocéfico y Transpacífico podría tener una de sus explicaciones en la dispersión por rafting, existe evidencia de algunas especies de *Gelidium* como *G. chilense*, *G. lingulatum* y *G. rex*, emplean a especies de algas pardas como *Durvillaea antarctica*, *Fucus vesiculosus* y *Macrocystis pyrifera* como balsas, logrando de esta manera su dispersión a largas distancias (Macaya *et al.*, 2016 López *et al.*, 2017).



## **8. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS**

Los especímenes analizados en el presente trabajo que previamente se identificaron como *Gelidium sclerophyllum* empleando caracteres morfológicos, no representan la misma entidad taxonómica que el holotipo descrito por Taylor para Las Esmeraldas en Ecuador, esto basado en las evidencias moleculares y morfológicas presentadas en este estudio, lo que ha permitido proponer a una especie nueva denominada *Gelidium gonzalezii*. Es indispensable revisar material del estado de Oaxaca para corroborar si la distribución de esta especie nueva llega hasta este sitio. No se descarta la posibilidad de certificar molecularmente a *Gelidium sclerophyllum* en las costas de México, pero se requiere la revisión de más especímenes.

Los especímenes descritos como *Gelidium pusillum* para las costas del Pacífico tropical Mexicano, no se relacionaron filogenéticamente con el holotipo de *G. pusillum* descrito para Inglaterra. El material revisado de los estados de Nayarit, Guerrero y Oaxaca se ubicó en dos clados filogenéticamente relacionados. Con base en la evidencia morfológica y molecular proporcionada en este trabajo se propuso una nueva especie llamada *Gelidium nayaritense* cuya distribución incluye los estados de Nayarit y Guerrero, y además se llevó a cabo el primer registro de la especie asiática *G. sanyaense* para Guerrero y Oaxaca.

Se estableció una importante relación entre las especies mexicanas *Gelidium gonzalezii* y *G. nayaritense* con especies descritas en localidades de Asia principalmente, China, Indonesia y Japón, que incluyen a *G. honghaiwanense*, *G. yangmeikengense*, *G. indonesianum*, *G. sentosaense* y *G. sanyaense*, esta última registrada en este estudio para las costas de Guerrero y Oaxaca. Ambos grupos de especies se relacionan filogenéticamente y gracias al análisis de trazos fue posible establecer un patrón biogeográfico entre Asia y el

Pacífico Mexicano, que se sustentó con los datos presentados para otra especie con este patrón que es *G. jhonstonii*. Es muy importante llevar a cabo estudios filogeográficos que puedan explicar los procesos que llevaron a esta relación filogenética entre especies asiáticas y mexicanas, además es necesario ahondar en los procesos de dispersión involucrados.

Los especímenes identificados como *Gelidium microdentatum* coinciden plenamente con las características descritas para el holotipo de esta especie, las filogenias realizadas con los datos obtenidos para los marcadores *rcbL* y *COI-5P* demuestran que los individuos de este estudio no se agrupan con ninguna secuencia conocida hasta el momento. Sin embargo, para dar cuenta de que efectivamente es la misma entidad taxonómica que el holotipo, es indispensable tener datos moleculares y morfológicos de este, ya que el material con el que se cuenta es de una localidad aledaña a la localidad tipo, pero no está como tal, impidiendo la topotipificación. Hasta el momento no existe evidencia que sustente la presencia del género *Capreolia* en el Pacífico tropical Mexicano, ninguno de los especímenes analizados se ubicó en este género.

Los datos proporcionados por el interespaciador de la RuBisCo muestran seis haplotipos para *Gelidium gonzalezii*, con la formación de dos haplogrupos, entre estos se muestra un elevado número de pasos mutacionales. Las poblaciones de *G. microdentatum* se dividieron en tres haplotipos. Estos datos junto con los valores de divergencia nucleotídica y haplotídica requieren una corroboración exhaustiva con otro marcador y es importante aumentar el muestreo de poblaciones e individuos.

Se han registrado 34 nombres de especies de *Gelidium* para México, de las cuales 24 se consideran válidos hasta el momento, estos cambios han respondido a modificaciones nomenclaturales, sinonimizaciones, invalidaciones o descripción de nuevas especies, algunos

de estos cambios son producto del uso de herramientas moleculares. 13 de las 24 especies requieren una revisión morfológica actualizada, así como de una evaluación con herramientas moleculares.

En análisis biogeográfico de las especies de *Gelidium* en México muestra la formación de tres trazos generalizados, a los que se les ha denominado Trazo generalizado de Atlántico, Trazo Transpacífico y Trazo Anfipacífico, estos últimos sustentan aún más la relación señalada anteriormente para las especies de *Gelidium* mexicanas y asiáticas.

El género *Gelidium* representa un elemento importante de las comunidades litorales en todo el país y especialmente en las costas del Pacífico tropical Mexicano, donde se le ve frecuentemente formando céspedes sólo o con otras especies de algas, formando asociaciones importantes con otros organismos como moluscos, equinodermos y crustáceos, es parte importante de la flora ficológica de la región y por ello requiere que su estudio siga siendo exhaustivo y que las preguntas que el presente estudio deja sobre la mesa sean resueltas en un futuro cercano.

## **9. REFERENCIAS**

1. Akatsuka, I. (1978) Hair and cuticle as special structure of frond surface of Gelidiaceous algae. *New Algology* N.S. 13:349-358.
2. Akatsuka, I. (1981) Comparative morphology of the outermost cortical cells in the Gelidiaceae (Rhodophyta) of Japan. *Nova Hedwigia* 35: 452-463.
3. Bailey, C. & Freshwater, D. W. (1997) Molecular systematics of the Gelidiales: inferences from separate and combined analyses of plastid rbcL and nuclear SSU gene sequences. *European Journal of Phycology* 32:4:343-352.
4. Barnwell, F. H. y Thurman, C. L. (1984). Taxonomy and biogeography of the fiddler crabs Ocypodidae: Genus *Uca* of the Atlantic and Gulf coasts of eastern North America. *Zoological Journal of the Linnean Society* 811: 23-87.
5. Boo, G.H., Park, J.K. & Boo, S.M. (2013) *Gelidiophycus* (Rhodophyta: Gelidiales): A new genus of marine algae from East Asia. *Taxon* 62:1105-1116.
6. Boo, G., Mansilla, A., Nelson, W., Bellgrove, A. & Boo, B. (2014) Genetic connectivity between trans-oceanic populations of *Capreolia implexa* (Gelidiales, Rhodophyta) in cool temperate waters of Australasia and Chile. *Aquatic Botany* 119: 73-79.
7. Boo, G. H., Kim, K. M., Nelson, W. A., Riosmena-Rodríguez, R., Yoon, K. J., & Boo, S. M. (2014) Taxonomy and distribution of selected species of the agarophyte genus *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta). *Journal of applied phycology* 26: 1243-1251.
8. Boo, G., Legall, L., Miller, K., Freshwater, D.W., Wernberg, T., Terada, R., Yoon, K. & Boo, S. (2016 a) *Molecular Phylogenetics and Evolution* 101:359-372.
9. Boo, G., Cai, Y. & Boo, S. (2016 b) Molecular identification of gelidioid algae

- (Gelidiales, Rhodophyta) from Singapore with a description of *Gelidium sentosaense* sp. nov. *Phycologia* 55: 247-256.
10. Boo, G., Hughey, J., Miller, K. & Boo, S. (2016 c) Mitogenomes from type specimens a genotyping tool for morphologically simple species: ten genomes of agar-producing red algae. *Scientific Reports* 6: 1-13
  11. Boo, G.H. & Hughey, J. (2019) Phylogenomics and multigene phylogenies decipher two new cryptic marine algae from California, *Gelidium gabrielsonii* and *Gelidium kathyanniae* (Gelidiales, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 55: 160-172. DOI: <https://doi.org/10.1111/jpy.12802>
  12. Boo, G. H. & Kim, K. M. (2020) A new species of marine algae from Korea based on morphology and molecular data: *Gelidium palmatum* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta). *Algae* 35: 33-43. DOI: <https://doi.org/10.4490/algae.2020.35.3.6>
  13. Bouza, N., Caujapé-Castells, J., González-Pérez, M. & Sosa, P. (2006) Genetic structure of natural populations in the red algae *Gelidium canariense* (Gelidiales, Rhodophyta) investigated by random amplified polymorphic ADN (rapd) markers. *Journal of Phycology* 42: 304-311.
  14. Brunelli, B. (2017) Filogeografía de *Gelidium floridanum* e *Pterocladia capillacea* (Gelidiales, Rhodophyta) e espécies relacionadas no Atlântico ocidental, com ênfase no Brasil, com base em dados morfológicos e moleculares (Doctoral dissertation, Instituto de Botânica).
  15. Brunelli, B., Jamas, M., Milstein, D., Boo, S. & Fujii, M.T. ( 2019a) *Gelidium brasiliense* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta): a diminutive agarophyte from Brazil. *Journal of Applied Phycology* 31: 951-958. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1678-9>.

16. Brunelli, B., Milstein, D., Boo, S. & Fujii, M. T. (2019b) *Gelidium guimaraesiae* sp. nov. (Gelidiaceae, Rhodophyta) from the Western Atlantic segregated from *G. floridanum* by morphological and molecular evidence. *Phytotaxa* 388: 275-286. DOI:<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.388.4.3>.
17. Caujapé-Castells, J. (2006) Brújula para botánicos desorientados en la genética de poblaciones. Exegen. 8a Ed. 133 pp.
18. Cavalcanti MJ & Gallo V. (2008) Panbiogeographical analysis of distribution patterns in hagfishes (Craniata: Myxinidae), *Journal of Biogeography* 35: 1258-1268
19. Cianciola E., Popolizio T., Schneider C. & Lane C. (2010) Using molecular-assisted alpha taxonomy to better understand red algal biodiversity in Bermuda. *Diversity* 2: 946-958.
20. Craw, R. C. Grehan, J. R. & Heads, M. J. (1999) *Panbiogeography: Tracking the history of life*. New York, Oxford: Oxford University Press.
21. Dawson, E. Y. (1953) Marine red algae of Pacific Mexico Part 1: Bangiales to Corallinoideae. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 17:1-239.
22. Dixon P.S. (1958) The structure and development of the thallus in the British species of *Gelidium* and *Pterocladia*. *Annals of Botany* 22: 353-368.
23. Dixon P.S. & Irvine L.M. (1977) Seaweeds of the British Isles. Rhodophyta, Part 1 Introduction Nemaliales, Gigartinales. British Museum (Natural History). London 25pp.
24. Escalante, T., Noguera-Urbano, E. A., & Corona, W. (2018) Track analysis of the Nearctic region: Identifying complex areas with mammals. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 56: 466-477.
25. Fan (1961) Morphological studies of the Gelidiales. Univ. Calif. Publ. Bot. 32: 315-368.

26. Feldmann, J. & Hamel, G. (1936) Floridees de France. VII. Gelidiales. *Revue Algologique* 9: 85-140.
27. Freshwater, W. (1993) Molecular systematics of the gelidiales based upon *rbcL* sequence analysis. Ph. D. (Univ. of North Carolina, Chapel, Hill). 56 pp.
28. Freshwater, W. & Rueness J. (1994) Phylogenetic relationships of some European *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) species based on *rbcL* nucleotide sequence analysis. *Phycologia* 33: 187-194.
29. Freshwater, D.W., Fredericq, S. & Hommersand, M. (1995) A molecular phylogeny of the Gelidiales (Rhodophyta) based on analysis of plastid *rbcL* nucleotide sequence. *Journal of Phycology* 31: 616-632.
30. Freshwater, W., Tudor, K., O'shaughnessy, K. & Wysor, B. (2010) ADN barcoding in the red algal order Gelidiales: comparison of COI with *rbcL* and verification of the "barcoding gap". *Cryptogamie, Algologie* 31: 435-449.
31. García E. & Falcón, Z. (1979) Nuevo Atlas Porrúa de la Republica Mexicana. Ed. Porrúa. México. 197 pp.
32. García-Rodríguez, L.D., Riosmena- Rodríguez, R., Kim, S.Y., López-Meyer, M., López-Vivas J.J.M. & Boo, S.M. (2013) Recent introduction of *Gracilaria parvispora* (Gracilariales, Rhodophyta) in Baja California, Mexico. *Botanica Marina* 56: 143-150
33. Gardner, N.L. (1927) A new species of *Gelidium* on the Pacific coast of North America. Univ. of Calif. *Publications in Botany* 13: 273-318.
34. Guiry, M. & Guiry, D. (2022) AlgaeBase. <http://www.algaebase.org>. Consultado: August 23, 2021.
35. Guiry, M. & Womersley, H. (1993) *Capreolia implexa* gen. et sp. nov. (Gelidiales,

- Rhodophyta) in Australia and New Zealand; an intertidal mat-forming alga with an unusual life history. *Phycologia* 32: 266-277
36. Grusz, A. L. & Freshwater, D. W. (2014) Studies of Costa Rican Gelidiales (Florideophyceae). II. Two Pacific Taxa Including *Gelidium microglossum*, n. sp. *Pacific Science* 68: 97-110. <http://dx.doi.org/10.2984/68.1>
37. Hernández, O. E., Dreckmann, K. M., Núñez Resendiz, M. L. & Senties, A. (2021) Patrones de distribución de la familia Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) en México. *Acta Botanica Mexicana* 128: e1994. <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1994>
38. Jamas, M., Iha, C., Oliveira, M., Guimaraes, S. & Fujii, M. (2017) Morphological and molecular studies on Gelidiaceae and Gelidiellaceae (Gelidiales, Rhodophyta) from Brazil with description of the new species *Gelidium calidum*. *Phytotaxa* 314: 195-218.
39. Kim K. M., Hwang I. K., Park J. K. & Boo S. M. (2011) A new agarophyte species, *Gelidium eucorneum* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta), based on molecular and morphological data. *Journal of Phycology* 47: 904-910. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01005.x>
40. Kim, K.M., Gerung, G.S. & Boo, S.M. (2011b) Corrigendum [Two-gene sequences and morphology of *Gelidium zollingeri* (Kützing) comb. nov. (Gelidiales, Rhodophyta)]. *Algae* 26:33-40.
41. Kim, K., Hoarau, G. & Boo, S. (2012) Genetic structure and distribution of *Gelidium elegans* (Gelidiales, Rhodophyta) in Korea based on mitochondrial *cox1* sequence data. *Aquatic Botany* 98: 27-33. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.12.005>
42. 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 Phycology* 49: 179-196.
43. León-Álvarez, D., Candelaria-Silva, C., Hernández-Almaraz, P. & León-Tejera, H. (2007) Géneros de algas marinas tropicales de México (Tomo I. Algas verdes). 1a ed. México: Las prensas de Ciencias.
44. Lin, S. M., Liu, L. C., Guiry, M. D., Ang Jr, P., & Hsueh, H. J. (2018) A reassessment of *Gelidium divaricatum* G. Martens (Gelidiaceae, Rhodophyta) from Hong Kong, including *Gelidiophycus hongkongensis* sp. nov. *Phytotaxa* 348: 49-55.
45. López, N. (2001) Variabilidad fenotípica e implicaciones taxonómicas en especies de algas submareales de Playa la Ropa, Zihuatanejo, Gro. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 177 pp.
46. Loomis, N.L. (1949) New species of *Gelidium* and *Pterocladia* with notes on the structure of the thalli in these genera. *Allan Hancock Foundation Publications Occasional Papers*: 6:1-30.
47. Macaya, E. C., López, B., Tala, F., Tellier, F., & Thiel, M. (2016) Float and raft: role of buoyant seaweeds in the phylogeography and genetic structure of non-buoyant associated flora. In *Seaweed phylogeography* (pp. 97-130). Springer, Dordrecht.
48. Martínez-Melo, A., Solís-Marín, F. A., Buitrón-Sánchez, B. E., & Laguarda-Figueroa, A. (2015) Taxonomía y biogeografía ecológica de los equinoideos irregulares Echinoidea: Irregularia de México. *Revista de Biología Tropical*: 59-75.
49. Mateo-Cid, L. E. y A. C. Mendoza-González. 1992. Algas marinas bentónicas de la costa sur de Nayarit, México. *Acta Botanica Mexicana* 20: 13-28. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm20.1992.653>

50. McDevit, D. C. & Saunders, G. W. (2009) On the utility of ADN barcoding for species differentiation among brown macroalgae (Phaeophyceae) including a novel extraction protocol. *Phycological Research* 57: 131-141.
51. Millar, A. J., & Freshwater, D. W. (2005) Morphology and molecular phylogeny of the marine algal order Gelidiales (Rhodophyta) from New South Wales, including Lord Howe and Norfolk Islands. *Australian systematic botany* 18: 215-263.
52. Montalva, S. & Santelices, B. (1981) Interspecific interference among species of Gelidium from Central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 53:77-88.
53. Morrone, J. J. (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782 1: 001-110.
54. Morrone, J. J., Gailis, M., & Kalnins, S. (2010) *Evolutionary biogeography: principles and methods*. Biogeography: Nova Science Publishers, Inc, 1-62.
55. Norris, R. (1992) The marine red algae of Natal, South Africa. Order Gelidiales (Rhodophyta) Soft cover: ISBN 1-874907-01-3.
56. Norris, J. N. (1973) Marine Algae from the 1969 Cruise of *Makrele* to the Northern Part of the Gulf of California. *Boletin de la Sociedad Botanica de Mexico* 32: 1-30.
57. Núñez-Reséndiz, M., Dreckmann, K., Senties, A., Díaz-Larrea, J. & Zuccarello, G. (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.
58. Oliger, P. & Santelices, B. (1981) Physiological ecology studies on Chilean Gelidiales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 53:65-75.

59. Okamura, K. (1934) On *Gelidium* and *Pterocladia* of Japan. Jour. Fish.Inst. (Tokyo Fisheries Univ.) 29:47-67.
60. Peña, C. (2011) Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología*, 18: 265-267.
61. Ponce-Márquez, E., Rodríguez, D. López, N., Alba-Lois, L. & Aguilar, M. (2009) Estudio citogenético de poblaciones mexicanas de *Gelidium sclerophyllum* (Gelidiales, Rhodophyta) *Hidrobiológica* 19: 85-93.
62. Ponce-Márquez, E. (2010) *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) del Pacífico tropical Mexicano: variación genética inter e intra específica. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., 142 pp.
63. Quiroz-González, N., Ponce-Márquez, M.E., Fernández-García, C. & Rodríguez, D. (2020) *Gelidium gonzalezii* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from the Mexican tropical Pacific based on molecular and morphological evidence. *Phytotaxa* 459: 124-138. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.459.2.4>.
64. Reuscher, M. G. & Shirley, T.C. (2014) Diversity, distribution, and zoogeography of benthic polychaetes in the Gulf of Mexico. *Marine Biodiversity*, 444, 519-532.
65. Reyes-Bonilla, H. & Cruz-Piñón, G.C. (2000) Biogeografía de los corales ahermatípicos Scleractinia del Pacífico de México. *Ciencias Marinas* 263: 511-531.
66. Rodríguez, D. (1989) Gelidiales-Rhodophyta: Una Contribución a la Flora Tónica del Pacífico tropical Mexicano. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 196 pp.
67. Rodríguez, D. & Collado-Vides, L. (1996) Architectural models for apical patterns in *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta): hypothesis of growth. *Phycological Research* 44:

- 95-100. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.1996.tb00381.x>
68. Rodríguez, D. & Rivas, G. (1997) *Gelidium sclerophyllum* (Gelidiales: Gelidiaceae) Evaluación de caracteres para la segregación intergenérica. *Revista de Biología Tropical* 44: 305-310.
69. Rodríguez, D. & Santelices, B. (1987) Patterns of apical structure in the genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Gelidiaceae, Rhodophyta). *Hydrobiologia* 151:199-203.
70. Rodríguez, D. & Santelices, B. (1988) Separation of *Gelidium* and *Pterocladia* on vegetative characters. *Taxonomy of Economic Seaweeds* 2: 115-125.
71. Rodríguez, D. & Santelices, B. (1995) Temporal variation of apical architecture of two species of *Gelidium* from Central Chile. In Abbott, I. A. (Ed.) Taxonomy of economic seaweed with reference to some Pacific and Caribbean species, vol. V. California Sea Grant College Program, La Jolla, California, pp. 147-59.
72. Rodríguez, D. & Santelices, B. (1996) Medullary structure differences in *Gelidium* and *Pterocladia* (Gelidiales, Rhodophyta): taxonomic meaning. *Phycological Research* 44: 223-232.
73. Rodríguez, D., López, N. & González-González, J. (2008) Gelidiales (Rhodophyta) en las costas del Pacífico Mexicano con énfasis en las especies tropicales. En: Monografías Ficológicas Vol. 3. (Eds.) Senties, A. y Dreckmann, K. Universidad Autónoma Metropolitana. 27-74 pp.
74. Santelices, B. (1974) Gelidioid Algae. A brief resume of the pertinent literature. Technical report No. 1. Marine Agronomy Program of the University of Hawaii.
75. Santelices, B. (1976) Taxonomic and nomenclatural notes on some Gelidiales (Rhodophyta). *Phycologia* 15:165-173.

76. Santelices, B. (1977) A taxonomic review of Hawaiian Gelidiales (Rhodophyta). *Phycologia. Pacific Science* 31(1):61-84.
77. Santelices, B. (1983) Algas marinas bentónicas como recursos renovables en Chile. In: Arana (ed). *Proceedings of International Conference of marine Resources of the Pacific*, 269-278.
78. Santelices, B. (1990) New and old problems in the taxonomy of the Gelidiales (Rhodophyta). *Hydrobiologia* 204/205:125-135.
79. Santelices, B. (1991) Intergeneric differences in cystocarp structure in *Gelidium Pterocladia*. *Hydrobiologia* 221:1-17.
80. Santelices, B. (1991) Variations in cystocarp structure in *Pterocladia* (Gelidiales: Rhodophyta). *Pacific Science* 45: 1-11.
81. Santelices, B. & Abbott, A. I. (1985) *Gelidium rex* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from central Chile. In Abbott I. A. & J. N. Norris (eds), *Taxonomy of Economic Seaweeds. With Reference to Some Pacific and Caribbean Species*. University of California, La Jolla, pp. 33-36.
82. Santelices, B. & Hommersand, M. (1997) *Pterocладиella*, a new genus in the Gelidiaceae (Gelidiales). *Phycologia* 36:114-119.
83. Saunders, G. (2005) Applying ADN barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360: 1879-1888.
84. Shimada, S., Horiguchin, T. & Masuda, M. (2000) Two new species of *Gelidium* (Rhodophyta, Gelidiales), *Gelidium tenuifolium* an *Gelidium koshikianum* from Japan. *Phycological Research* 48: 37-46.

85. Silva, P.C., Basson, P.W. & Moe, R.L. (1996) Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. *University of California Publications in Botany* 79:1-1259.
86. Silberfeld, T., Bittner, L., Fernández-García, C., Cruaud, C., Rousseau, F., Reviers, B., Leliaert, F., Payri, F. & De Clerck, O. (2013) Species diversity, phylogeny and large scale biogeographic patterns of the genus *Padina* (Phaeophyceae, Dictyotales). *Journal of Phycology* 49: 130-142.
87. Sohrabipoor, J. (2013) Taxonomy of Gelidiales in Malaysia based on molecular and morphological studies. Tesis doctoral. Universidad de Malasia. Kuala Lumpur, Malasia. 277 pp.
88. Stewart, J. (1968) Morphological variation in *Pterocladia pyramidale*. *Journal of Phycology* 4:76-84.
89. Stewart, J.G. (1976) Family Gelidiaceae. In Abbott, I.A., Hollenberg G.J. (eds.), *Marine Algae of California*, Stanford University Press, California, USA: 340-342.
90. Tamayo, J. (1980) Geografía moderna de México. 9ed. Trillas. México.
91. Thomas, D. & Freshwater, D. (1999) Phylogenetic relationships of Gelidiales species in Costa Rica. *Journal of Phycology* 14: 66-71.
92. Tronchin, E.M., Freshwater, D.W., Bolton, J.J. & Anderson, R.J. (2002) A reassessment and reclassification of species in the genera *Onikusa* Akatsuka and *Suhria* J. Agardh ex Endlicher (Gelidiales, Rhodophyta) based on molecular and morphological data. *Botanica Marina* 45:548-555.
93. Tronchin, E.M. & Freshwater D.W. (2007) Four Gelidiales (Rhodophyta) new to southern Africa, *Aphanta pachyrrhiza* gen. et sp. nov., *Gelidium profundum* sp. nov.,

- Pterocladia caerulescens* and *P. psammophila* sp. nov. *Phycologia* 46: 325-348.  
<http://dx.doi.org/10.2216/06-73.1>
94. Vega, C., Hernández-Guerrero, C. J. & Cruz-Barraza, J. A. (2012) Biogeografía de esponjas marinas phylum Porifera; estudios en el Pacífico oriental. *CICIMAR Oceanides* 27.1: 35-50.
95. Vilchis, M. I., Dreckmann, K.M., García-Trejo, E. A, Hernández, O. y Sentíes, A. (2018) Patrones de distribución de las grandes macroalgas en el golfo de México y el Caribe Mexicano: una contribución a la biología de la conservación. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 183-192.
96. Womersley, H.B.S. & Guiry, M.D. (1994) Order Gelidiales Kylin 1923: 132. In: Womersley H.B.S.(ed). The marine benthic flora of southern Australia. Part IIIA. Bangiophyceae and Florideophyceae (Acrochaetiales, Nemaliales, Gelidiales, Hildenbrandiales and Gigartinales sensu lato): 118-142.
97. Wang, X.L., Xia, B.M., Bottalico, A. & Wang, G.C. (2017) Taxonomic revision of *Gelidium tsengii* and *Gelidium honghaiwanense* sp. nov. (Gelidiales, Rhodophyta) from China based upon molecular and morphological data analyses. *Chinese Journal of oceanology and Limnology* 35: 1442–1453.<http://dx.doi.org/10.1007/s00343-017-5340>
98. Wang, X.L., Xia, B., Boo, G.H. & Wang, G.C. (2018) *Gelidium sanyaense* sp. nov. and *G. yangmeikengense* sp. nov.(Gelidiales, Rhodophyta) from southern China based on morphology and molecular data. *Phycologia* 57: 41–51. <https://doi.org/10.2216/17-12.1>
99. Yow Y.Y., Lim P.E. & Phang S.M. (2011) Genetic diversity of *Gracilaria changaii* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from west coast, Peninsular Malaysia based on mitochondrial *cox1* gene analysis. *Journal of Applied Phycology* 23: 219-226.

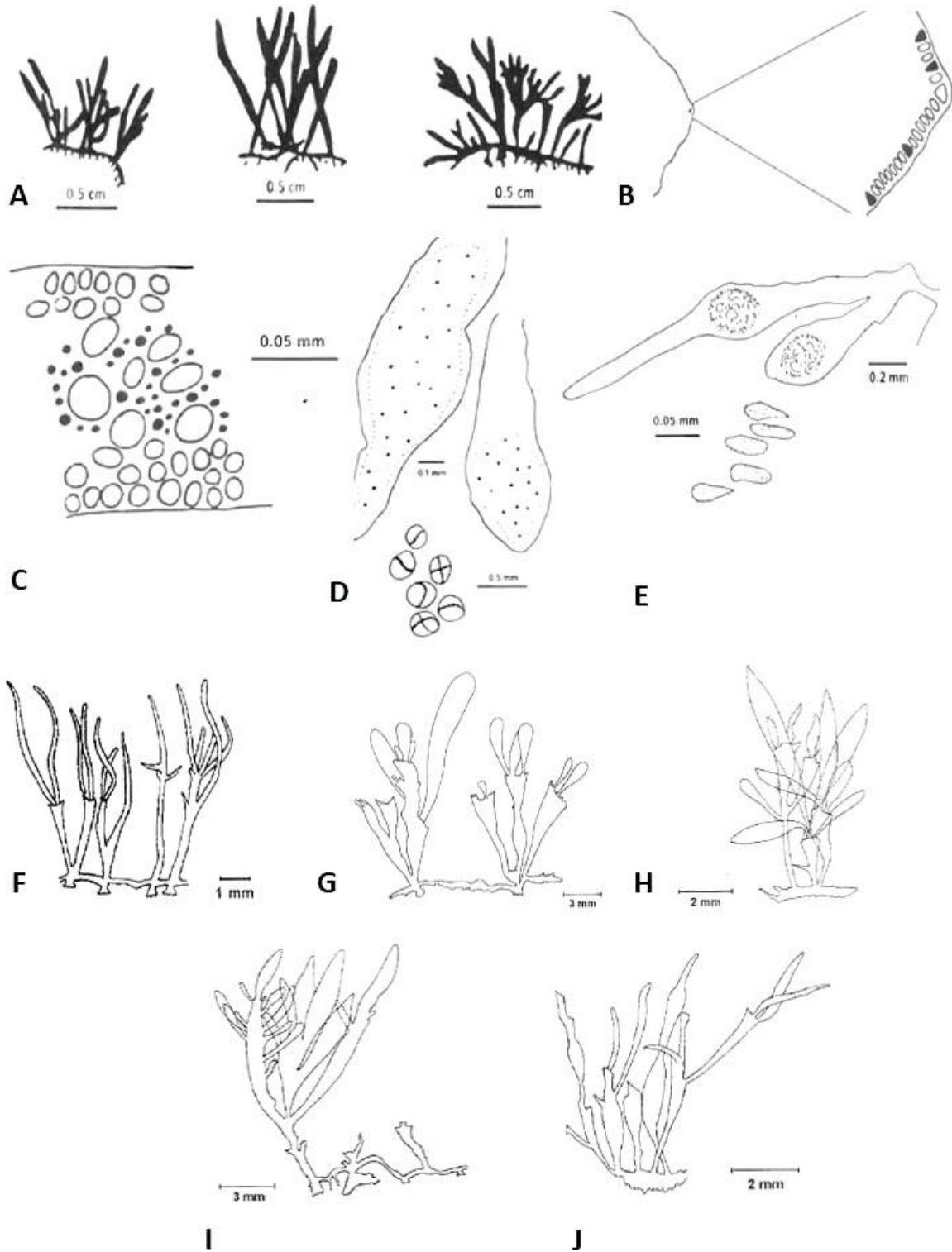
## 10. ANEXOS

Anexo 1. Caracteres vegetativos de los morfos de *Gelidium pusillum* distribuidos en el Pacífico tropical Mexicano (López-Gómez, 2001).

Característica	Morfo 1	Morfo 2	Morfo 3	Morfo 4	Morfo 5
<b>Forma del eje principal</b>					
<b>Porción inferior</b>	Cilíndrico	Cilíndrico (corto)	Cilíndrico (largo)	Cilíndrico (corto y largo)	Cilíndrico (corto y largo)
<b>Porción media</b>	Cilíndrico o subcilíndrico	Complanado	Cilíndrico-subcilíndrico	Complanado	Complanado o subcilíndrico
<b>Porción superior</b>	Cilíndrico o subcilíndrico	Complanado	Complanado	Complanado	Complanado
<b>Forma general</b>	Ensanchamiento gradual (longilineo)	Ensanchamiento gradual o abrupto (hasta 5 veces)	Ensanchamiento gradual (2-3 veces)	Ensanchamiento abrupto o gradual (3-5 veces)	Ensanchamiento abrupto o gradual
<b>Margen</b>	Liso	Irregular	Irregular	Liso	Liso
<b>Ápice</b>	Agudo-ligero	Redondeado o agudo con o sin atenuación	Agudo ligero a agudo	Redondeado, agudo ligero	Agudo ligero-agudo
<b>Ramificación</b>					
<b>Ejes simples</b>	Subcilíndrico acintillados	Acintillados amplios	-	Acintillados-estrechos	Acintillados
<b>Porción inferior</b>	Irregular	Irregular (opuesta-alterna)- cilíndrica + múltiple	Irregular (alterna) - cilíndrica	Sin	Sin (muy ocasionalmente unilateral) o irregular (opuesta-alterna)
<b>Porción media</b>	Irregular	Irregular (opuesta-alterna)-complanada	Múltiple-complanada	Irregular o múltiple	Múltiple
<b>Porción superior</b>	Múltiple	Múltiple-complanada	Múltiple-complanada	Múltiple	Múltiple



Anexo 2. Características vegetativas y reproductivas del talo de *Gelidium pusillum*. A. Talo de *G. pusillum*; B: Célula apical; C: Corte transversal, se observan las rizinas señaladas con flecha; D. Ramas tetrasporangiales y tetrasporas; E. Ramas cistocárpicas; F. Morfo 1; G. Morfo 2; H. Morfo3; I. Morfo 4; J. Morfo 5. Tomado de Rodríguez *et al.*, (2008).



### Anexo 3. Código para la elaboración de trazos individuales en R

```
##### G_spinosum
library (fossil)
library (readr)
library (maptools)
read.csv(file="G_spinosum.csv",sep="," ,header=T)->Gelspi
Gelspi[1:2,2:3]->Gelspi2
earth.dist(Gelspi2)->ek
fdata.mst<-dino.mst(ek,random.search = TRUE)
plot(coordinates(Gelspi2))
mstlines(fdata.mst,coordinates(Gelspi2))
shape.mst<-msn2Shape(fdata.mst,Gelspi2)
write.shapefile(shape.mst, "Gelspi", arcgis="TRUE")
data(wrld_simpl)
plot(wrld_simpl, xlim=c(-180,180), ylim=c(-90,90), axes=TRUE,col="light yellow")
points(coordinates(Gelspi2), col="orange", pch=20, cex=0.75)
mstlines(fdata.mst, coordinates(Gelspi2),col="red")
```

Anexo 4. Sitios segregantes entre los haplotipos de *Gelidium gonzalezii*.

Haplotipos	16	33	90	95	96	108	135	147	153	160	172	173	204	210	216	224	233	268	270	288	311
<b>R1</b>	C	A	A	T	C	G	T	G	A	T	A	A	T	A	A	T	T	A	G	A	A
<b>R2</b>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.
<b>R3</b>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.
<b>R4</b>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>R5</b>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.
<b>R6</b>	T	T	T	G	A	A	A	A	T	C	G	T	C	G	.	C	G	G	.	T	G

Anexo 5. Sitios segregantes entre los haplotipos de *G. microdentatum*.

Haplotipo	82	99	249	292	320
R1	C	T	A	T	G
R2	.	.	G	C	T
R3	T	C	.	.	.