



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE
BAJA CALIFORNIA SUR

ÁREA DE CONOCIMIENTO DE CIENCIAS DEL MAR
DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE BIOLOGÍA MARINA
POSGRADO EN CIENCIAS MARINAS Y COSTERAS

TESIS

PROCESOS, MECANISMOS, Y PATRONES FILOGEOGRÁFICOS DEL GÉNERO
Sargassum DEL GOLFO DE CALIFORNIA Y PACÍFICO ESTE.

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
DOCTORA EN CIENCIAS MARINAS Y COSTERAS
CON ORIENTACIÓN EN BIOLOGÍA MARINA

PRESENTA

M. en C. GABRIELA ANDRADE SORCIA

DIRECTOR

DR. RAFAEL RIOSMENA RODRÍGUEZ

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MARZO, 2014

VOTO APROBATORIO



BIOLOGÍA MARINA
CIMACO

Posgrado en Ciencias Marinas y
Costeras
PNP

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR

Fecha: 03-marzo-2014

DR. ENRIQUE A. GÓMEZ GALLARDO UNZUETA
JEFE DEL DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE BIOLOGÍA MARINA
PRESENTE.

Los abajo firmantes, Miembros de la Comisión Revisora del trabajo de tesis completamente terminado, titulado:

Mecanismos, Procesos y Patrones Filogeográficos del género *Sargassum* (Agardh 1820) en el Golfo de

California y Pacífico Este.

que presentó:

Gabriela Andrade Sorcia

Otorgamos nuestro voto **aprobatorio** y consideramos que dicho Trabajo está listo para su defensa, a fin de obtener el **Grado de Doctor** en Ciencias Marinas y Costeras, con Orientación en Biología Marina.

Comisión Revisora:

Dr. Rafael Riosmena Rodríguez

Titular
Director


Firma

Dr. Sung Min Boo

Asesor


Firma

Dr. Juan Manuel López Vivas

Asesor


Firma

Dr. Gerardo González Barba

Asesor


Firma

Dra. Raquel Muñiz Salazar

Asesor


Firma

c.c.p Expediente del alumno (CIMACO)

DEDICATORIA

A mi familia de sangre y a mi familia elegida (Juan José Zamora Centurión),

A mis amigos,

A mis colegas

Rendirse no es una opción,
caerse y levantarse es un deber,
amar lo que haces es vivir,
No cabe la palabra trabajo, cuando lo que haces,
lo haces con esfuerzo, tenacidad y amor.

GRACIAS...

Agradezco a mis padres, ya que sin el esfuerzo que han hecho desde hace muchos años, yo no hubiera llegado hasta donde estoy, ellos han sido mi primer grandioso regalo. A mis hermanos por que reír con ellos es de los mejores regalos que me ha dado la vida.

Agradezco haber aprendido que hay situaciones más difíciles que terminar una tesis, porque con él aprendí que comunicar la ciencia de forma divertida y sencilla es la mejor forma de que las personas ajenas a la ciencia, conozcan lo que hacemos, gracias Juan José.

Agradezco a mis amigos que sin saberlo, me dieron los mejores recuerdos, y que cuando los necesitaba, recurría a ellos. Gracias a Jutarat Wiriyadamrikul por ser mi amiga, confidente y complice en tierras lejanas.

Agradezco a la Dra. María Mónica Lara Uc, por ayudarme y enseñarme que siempre es posible mejorar y al Dr. Rafael Riosmena Rodríguez por haberme dado la oportunidad de hacer tangible mi sueño.

Agradezco al Dr. Rafael Riosmena Rodríguez, Dr. Juan Manuel López Vivas, Dr. Jorge Manuel López Calderón, Dra. María Mónica Lara Uc, (c) Dr. Alvin Noé Suarez Castillo, M. en C. Carmen Mendez Trejo, M. en C. Betzabé Moreno Dávila, por todo el material colectado para el desarrollo de esta tesis, y a Atzcalli Ehécatl Hernández Cisneros por el apoyo y enseñanzas en el mundo de los fósiles.

Agradezco a mis asesores-revisores: Dr. Rafael Riosmena Rodríguez, Dr. Juan Manuel López Vivas, Dr. Gerardo Gonzalez Bárba, Dra. Raquel Muñoz Salazar, Dr. Sung Min Boo por el esfuerzo, guía y apoyo dado para el desarrollo de este documento.

Al Dr. Sung Min Boo por el apoyo otorgado para la realización de estancias de investigación en la Universidad de Chungnam en Corea del Sur, con el fin de realizar la sección de análisis molecular.

A cualquier persona que tenga tiempo o interés de leer el documento.

ÍNDICE

VOTO APROBATORIO	II
DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
ÍNDICE	VI
LISTA DE FIGURAS	1
LISTA DE TABLAS	4
LISTA DE ANEXOS	4
GLOSARIO	6
I. INTRODUCCIÓN	12
II. OBJETIVOS	42
III. HIPÓTESIS	43
IV. MATERIAL Y MÉTODOS	43
V. RESULTADOS	65
VI. DISCUSIÓN	109
VII. CONCLUSIONES	131
IX. BIBLIOGRAFÍA	132
X. ANEXOS	155

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Carácter taxonómico que se observa y sus estados de carácter.

Figura 2. Secciones de un talo del género *Sargassum* para realizar observaciones y evaluaciones.

Figura 3. Intercambios posibles entre bases de nucleótidos que se generan en una sustitución.

Figura 4. Estructura del talo del género *Sargassum* de acuerdo con Agardh (1820).

Figura 5. División del Golfo de California generada por procesos geológicos; tomado de Álvarez-Borrego (2010), modificado para el presente trabajo: (a) cuencas, (b) tectónica y división actual del Golfo de California.

Figura 6. Localidades de colecta en el Golfo de California, periodo 2010-2013.

Figura 7. Zonas de colecta en el Pacífico Este.

Figura 8. Subcuenca del Plioceno de Palma Sola (P) en Isla San José. Tomado de Ruiz-Geraldo 2005 y modificado para el presente trabajo

Figura 9. A) *Sargassum herporhizum* talo (escala 1 cm). B) morfología de filoide con margen liso a serrado; C) Aerocistos en la base del filoide (escala 1 cm). D) Sujetador en forma de rizoma (escala 5 mm).

Figura 10. A) *Sargassum horridum* talo (escala 1.5 cm). B) Sujetador y espinas en ramas basales (escala 1 cm). C) Aerocisto, estructura accesoria o corona (cabeza de flecha) (escala 5 mm), D) variedad morfológica de filoides.

Figura 11. A) *Sargassum johnstonii* talo (escala 2 cm). B) Filoides (flecha) y aerocistos (cabeza de flecha) sobre la rama (escala 1 cm). C) ramillete de aerocistos con ápice extendido o foliar (cabeza de flecha) (escala 0.5 cm).

Figura 12. A) *Sargassum lapazeanum* talo (escala 1 cm). B) variedad morfológica de filoides (escala 0.5 cm). C) variedad morfológica de aerocistos, margen alado del aerocisto con forma foliada (flecha) (escala de la barra 0.5 cm); D) Sujetador discoidal (escala 1 cm).

Figura 13. A) *Sargassum sinicola* talo (escala 2 cm). B) filoides serrados y aerocistos con margen liso sobre pedicelo en la ramificación (cabeza de flecha) (escala 1 cm).

Figura 14. A) *Sargassum ulixem* sp. nov. talo (escala 1 cm). B) Filoides sésiles (cabeza de flecha), aerocistos (flecha negra) y receptáculos creciendo sobre la ramificación (flecha gris) (escala 2 mm). C).corte transversal (arriba) de filoide: a) células axiales, m) células medulares, corte longitudinal de filoide: a) células axiales, m) células medulares. D) sujetador, E) morfología de receptáculos. F) corte transversal de receptáculo, c) cigoto.

Figura 15. A) *Sargassum howellii* talo (escala 1 cm) B) Filoides con base asimétrica (cabeza de flecha) ápice romo (flecha).

Figura 16. A) *Sargassum liebmanii* talo, B) morfología de filoides, márgenes lisos a poco serrados, C) aerocisto (círculo).

Figura 17. A) *Sargassum templetonii* talo, B) morfología de filoides.

Figura 18. A) *Sargassum pacificum* talo, filoides con base simétrica y ápice romo.

Figura 19. A) *Sargassum palmerii* talo. B) filoides con margen liso y base simétrica, pedicelo corto.

Figura 20. A) *Sargassum brandegeei* del Pacífico Este Tropical (escala 1 cm), filoides con margen serrado (cabeza de flecha gris), sujetador (cabeza de flecha negra) (escala 1 cm). B) aerocistos (flecha).

Figura 21. Árbol de máxima similitud de *Sargassum* obtenido de las secuencias de ITS2. Valores de bootstrap están señalados por ML/MP al superar 50%. El asterisco señala el tipo de cada sección, mientras que dos asteriscos señalan el tipo de cada subgénero.

Figura 22. Árbol de máxima similitud de *Sargassum* obtenido de las secuencias de *cox1*. Valores de bootstrap están señalados por ML/MP al superar 50%. El asterisco señala el tipo de cada sección, mientras que dos asteriscos señalan el tipo de cada subgénero.

Figura 23. Árbol de máxima similitud de *Sargassum* obtenido de las secuencias de *cox3*. Valores de bootstrap están señalados por ML/MP al superar 50%. El asterisco señala el tipo de cada sección, mientras que dos asteriscos señalan el tipo de cada subgénero.

Figura 24. Árbol de Máxima similitud combinado de ITS2+*cox1*+*cox3* (ML+MP+BPP); (n) número de secuencias utilizadas.

Figura 25. Árbol evolutivo de Máxima similitud de *cox3* (ML+BPP), cálculo de My (tasa evolutiva= 0.10).

Figura 26.A) Haplotipo de *Sargassum horridum*; B) haplotipo de *Sargassum pacificum*.

Figura 27. Registro fósil: *Paleohormophysa dowsonii* sp. nov: eje principal, estructuras foliares. A) morfología: (e) eje central, (r) reminiscencia de rama, filoide (cabeza de flecha), posible estructura reproductora (flecha); B) filoide (cabeza de flecha) rama (flecha), (e) eje principal, (r) reminiscencia de rama.

Figura 28. *Hormophysa triquetra*, modificado y tomado de Papenfuss (1967) para mostrar la morfología.

Figura 29. Propuesta de proceso de dispersión del género *Sargassum* al interior del Golfo de California, mapa modificado y tomado de Ledesma-Vázquez y Carreño (2010). A) Canal que divide la zona norte del Proto-Golfo de la zona sur (flecha roja), dirección de posible dispersión del género *Sargassum* (flecha continua) Representación de orientación de corriente oceánica (flecha negra discontinua). B) Zona Sur del Proto-Golfo en formación. Dirección de posible dispersión del género *Sargassum* (flecha punteada). Representación de orientación de corriente oceánica (flecha negra continua).

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Características utilizadas para la reevaluación morfológica para las especies de *Sargassum* del Golfo de California.

Tabla 2. Localidades de muestreo 2010-2013 y localidades registradas previas al estudio.

Tabla 3. Caracteres taxonómicos utilizados para la identificación de especies del género *Sargassum* del Pacífico Este.

Tabla 4. Lista de cebadores y temperaturas de recocido correspondiente a los tres marcadores evaluados en el estudio actual.

Tabla 5. Reevaluación de la nomenclatura de Secciones del género *Sargassum* en el Golfo de California.

Tabla 6. Comparación de la información genética obtenida de los tres marcadores utilizados para el análisis molecular del género *Sargassum* del Golfo de California

Tabla 7. Información genética obtenida del marcador molecular *cox 3* en *Sargassum* del Pacífico Este.

Tabla 8. Nomenclatura utilizada desde 1924 para las especies del género *Sargassum* del Pacífico Este.

Tabla 9. Estructura Filogeográfica de las especies determinadas en el presente estudio.

LISTA DE ANEXOS

Figura 30. *Sargassum johnstonii* f. *gracile*. A) Talo; B) filoide (cabeza de flecha), aerocisto (flecha); C) Sujetador.

Figura 31 -30. Historia de vida del género *Sargassum*, basado en Van den Hoek 1998 para las Fucales.

Tabla 10. Códigos de acceso de GenBank a los taxa utilizados para la reconstrucción del árbol de filogenia para el género *Sargassum* del Golfo de California.

Tabla 11. Información de colección de Taxa para las secuencias de ITS-2, *cox-3* y *cox-1*.

Tabla 12. Resultados de la evaluación de Tajima comparando distintas secuencias con 831 pb.

Tabla 13. Ejemplares integrados al Herbario Ficológico de Baja California Sur.

GLOSARIO

Alopátrico: poblaciones, especies o grupos taxonómicos que ocupan áreas geográficas diferentes y separadas.

Abaxial: Lado opuesto de la hoja, lo que se encuentra más alejado, externo o mirando hacia afuera del eje de un órgano u organismo, en una hoja es el envés.

Acervo alélico: conjunto de los alelos presentes en cada uno de los loci y sus respectivas frecuencias

Acervo gamético: conjunto de los grupos de alelos a razón de un alelo por locus, observados en la población y sus respectivas frecuencias.

Adaxial: órgano próximo al eje, haz de la hoja, cara superior del limbo de la hoja de una planta, no posee estomas, tiene una cutícula gruesa y posee menor abundancia de tricomas.

Alelo: cualquiera de las formas distintas de un gen que ocupan la misma posición en cromosomas homólogos y que pueden mutar uno en otro.

Análisis bayesiano: es una variación del ML; en vez de buscar el árbol que maximiza la similitud de los datos observados, busca los árboles con la mejor similitud que den los datos. En vez de generar un solo árbol, este análisis genera un set de árboles con las similitudes más robustas. Como resultado, la frecuencia de un clado en cualquier set de árboles, es virtualmente idéntico a la probabilidad de que exista el clado. Por lo que el “bootstrapping” no es necesario para evaluar la confianza en la estructura del árbol.

Apomórfico: estado de carácter que evolucionó directamente de un estado anterior.

Autoapomorfía: estado de carácter apomórfico que se encuentra en un solo taxón.

Bootstrap: valor de estimación de la confiabilidad del árbol filogenético.

Carácter: es un atributo que es invariable en un linaje terminal o un grupo monofilético.

Cladograma: Diagrama de ramificación que representa las relaciones entre caracteres o estados de caracteres, a partir de las cuales se pueden hacer inferencias filogenéticas. Diagrama de las representaciones evolutivas de un linaje a lo largo de su divergencia de la familia ancestral.

Ecotipo: población adaptada localmente; raza o grupo infraespecífico que posee caracteres distintivos que son resultado de las presiones selectivas del ambiente local.

Ecotono: frontera o zona de transición entre comunidades o biomas adyacentes; zona de tensión.

Especiación: formación de especies nuevas; división de un linaje filogenético; adquisición de mecanismos reproductivos que producen discontinuidades entre poblaciones.

Especie biológica: población o serie de poblaciones de organismos de cruzamiento libre, aisladas, en cuanto a la reproducción, de otras poblaciones similares.

Especie cladística: entidad delimitada en el tiempo por eventos de especiación sucesivos, originada mediante la especiación sucesivos, originada mediante la especiación de una especie ancestral y que existe hasta que se divide en dos nuevas especies hijas; se representa como la distancia entre dos puntos de ramificación sucesivos en un cladograma.

Especie críptica: entidades extremadamente similares en apariencia (morfología, fisiología, comportamiento, pero que se hallan reproductivamente aisladas entre sí.

Especie evolutiva: Linaje que evoluciona de manera separada de otros y que posee su propio papel unitario y tendencia evolutivas; sucesión evolutiva distinta de poblaciones ancestrales y descendientes; equivale a una especie biológica vista con la perspectiva del tiempo evolutivo.

Especie filogenética: taxón menos inclusivo reconocible en una clasificación cuyos organismos se agrupan debido a la evidencia de monofilia (usualmente sinapomorfías).

Especie genética: reservas de genes en las que estos se reproducen asexualmente durante la replica del ADN y generan fenotipos (organismos) que pueden reproducirse sexualmente para producir nuevas combinaciones de genes.

Especie morfológica: (morfoespecie) se basa sólo en caracteres morfológicos sin tomar en consideración otros factores biológicos.

Especie no dimensional: no existe cruzamiento de las poblaciones locales coexistentes; las poblaciones simpátricas que no se cruzan son consideradas como especies distintas y aquellas poblaciones que sí se cruzan y que, como resultado, tienen formas morfológicamente intermedias se consideran pertenecientes a la misma especie.

Filogenético: Referente a las relaciones evolutivas dentro y entre grupos.

Filogenia: La historia evolutiva de un grupo o linaje.

Filopátrico: que presenta una tendencia a permanecer en su localidad nativa; especies o grupos que presentan poca capacidad para propagarse o dispersarse e individuos que tienden a permanecer en, o regresar a, sus áreas de hogar o domicilios.

Gameto: Célula reproductiva madura (normalmente haploide) que se fusiona con otro gameto del sexo opuesto para formar un cigoto (generalmente diploide).

Gene: Unidad básica de la herencia que comprende una sucesión específica de nucleótidos en la cadena del ADN que desarrolla una función específica y ocupa un lugar específico en un cromosoma; las formas alternas de un gen se llaman alelos.

Genealogía: estudio y seguimiento de la ascendencia y descendencia de un organismo.

Genotipo: Constitución hereditaria o genética de un individuo; todo el material genético contenido en una célula.

Grupo externo: taxón que está directamente vinculado con el grupo monofilético de taxa cuyas relaciones se encuentran en estudio; idealmente, el grupo externo debe ser el grupo hermano del interno.

Haplotipo: Las especies incluidas en un género al momento de su designación, convirtiéndose en el tipo de especies de un género.

Heurístico: en ciencia incluye la elaboración de medios auxiliares, principios, reglas, estrategias y programas que facilitan la búsqueda de vías de solución a problemas. Arte o técnica o procedimiento práctico o informal, para resolver problemas.

Híbrido: progenie de un cruce entre individuos genéticamente diferentes; en taxonomía en frecuencia el nombre se restringe a la progenie resultado de cruces interespecíficos.

Homoplasia: parecido estructural debido a paralelismo o evolución convergente más que a una ascendencia común, similitud homoplásica.

Locus: posición fija en un cromosoma.

Máxima similitud: análisis que busca el árbol, que bajo algún modelo evolutivo maximise la similitud de los datos observados. ML frecuentemente genera un árbol único, algunos programas pueden generar 3. La ventaja es que se conoce el valor de similitud.

Mecanismo: proceso cuya principal característica es la producción regula de cierto comportamiento.

Modelo de Henning: la inferencia filogenética como un esquema de argumentos que involucran descendientes jerárquicos y evolución de caracteres, con condiciones que constituyen el enlace entre patrones de distribución y relaciones de descendiente.

Monofilético: derivado del mismo taxón ancestral; grupo que comparte el mismo antepasado común.

Nucleótido: subunidad de moléculas de ADN y ARN, que comprende fosfato, una base de purina o pirimidina y ribosa o desoxiribosa.

Parapátrico: poblaciones cuyas zonas geográficas son contiguas, aunque no sobrepuestas de forma que el flujo de genes entre ellas es posible.

Parsimonia máxima: análisis que busca el árbol de los árboles con el número mínimo de cambios. Se da el caso en que existen varios árboles, que sólo poco difieren, que son consistentes con el mismo número de eventos, y que son entonces iguales en parsimonia.

Patrón: organización no aleatoria y repetitiva, que es causado por procesos evolutivos.

Plesiomórfico: estado de carácter que evolucionó más tempranamente y luego originó al estado apomórfico.

Plurangia: estructura reproductiva plurilocular que puede soportar tanto gametos como esporangios (Ocrophyta).

Población panmíctica: población con entrecruzamiento aleatorio.

Polimorfismo: coexistencia de dos o más formas segregantes discontinuas, determinada genéticamente, en una población en donde la frecuencia del tipo más raro no se mantiene por mutación.

Proceso evolutivo: continua transformación de las especies a través de cambios producidos en sucesivas generaciones.

Rasgos: atributos que se presentan en algunos pero no todos son representativos de un linaje o un grupo monofilético.

Simpátrico: especies o taxones que están juntos en la misma área geográfica; las poblaciones pueden ocupar el mismo hábitat (simpatría biótica) o distintos hábitats (simpatría de vecindad) dentro de la misma área geográfica.

Simplesiomorfía: estado de carácter plesiomórfico que se encuentra en dos o más taxones.

Subespecie: grupo de poblaciones naturales de cruzamiento que difieren taxonómicamente y con respecto a sus características de reserva genética. Con frecuencia se hallan aisladas geográficamente de otros grupos semejantes dentro de una especie biológica y tienen cruzamientos positivos con estos grupos cuando sus zonas se traslapan.

Subespecie politópica: subespecie que comprende dos o más poblaciones ampliamente separadas pero fenotípicamente idénticas.

Tocogenético: relación genética entre individuos.

Topología: aspecto del árbol filogenético.

Transición: en replicación o transcripción, un error en el que una purina es sustituida por otra o una pirimidina por otra.

Transversión: (molecular) sustitución de una purina por una pirimidina o viceversa. Sólo puede revertirse con una reversión espontánea. Ya que este tipo de mutación cambia la estructura química dramáticamente, las consecuencias de este cambio tienden a ser más drástico que aquellos generados por las transiciones. La transversión puede ser causada por ionización radiación y agentes alcalinos.

Variación: divergencia de las características estructurales y funcionales dentro de un grupo, en particular de las características que no se atribuyen a diferencias en edad, sexo o etapa de historia de vida.

I. INTRODUCCIÓN

1. ¿Qué es la Filogeografía?

Considerada una rama de la Biología, la filogeografía se encarga de estudiar y comprender los principios y procesos que contribuyen a la distribución geográfica de los linajes, apoyándose en estudios taxonómicos, moleculares, biogeográficos y geológicos (fósiles) para reconstruir la historia evolutiva de los organismos. Por lo que enmarca procesos históricos que pudieron ser responsables de la distribución geográfica actual de los organismos. De tal forma que al final de la información obtenida del espacio, tiempo y del organismo en estudio se indague sobre la evolución del organismo. La filogeografía permite investigar los efectos que tienen los eventos geológicos sobre la evolución de los organismos, generando información sobre la evolución geológica y biológica de alguna región (Avice 1998; Lanteri y Confalonieri 2003; Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez 2009; Rutgers 2013).

En sus inicios la filogeografía utilizaba únicamente marcadores moleculares de la mitocondria, para hacer inferencias en genética poblacional buscando explicar la distribución geográfica de los linajes. Actualmente, las comparaciones entre las diferentes genealogías de las diversas especies, son posibles, utilizando ADN mitocondrial, ADN del cloroplasto o ADN nuclear, en combinación con estudios de distribución geográfica y en algunos casos, los registros fósiles existentes, por lo que el cladograma obtenido se considera un filograma, ya que las diferentes longitudes de las ramas expresan la cantidad de cambio evolutivo (Avice 1994; Lanteri y Confalonieri 2003; Rutgers 2013).

La biogeografía ha intervenido durante el desarrollo de la filogeografía, ya que comprende y enfatiza el estudio de las distribuciones geográficas de las especies, considera estudios sobre biología, geografía, geología, paleontología y ecología, para poder reconstruir la historia, proyectando en una escala espacial a la diversidad de especies que han ocupado un lugar determinado de forma alopátrica o simpátrica, asociando las distribuciones de los taxa con regiones separadas de los continentes y

océanos, la zonación en la distribución de los organismos y el estudio de las relaciones entre especies (Golikov *et al.* 1990; Garbary 2001; Morrone 2004; Briggs 2007).

Existen dos modelos utilizados en el estudio e interpretación de la distribución: (1) la dispersión tradicional de Darwin-Wallace, que involucra para los taxa un centro de origen delimitado por su capacidad física de desplazarse desde ese punto a otro y (2) la panbiogeografía, que explica el desarrollo de los taxa por vicarianza o alopatría sobre una región sin dar lugar a un centro de origen. La Panbiogeografía se ha utilizado como herramienta para el análisis de las distribuciones de macrófitas y peces arrecifales (Heads 2005).

La historia de la tierra, delimita el tiempo en el que se definen los sucesos panbiogeográficos, biogeográficos o los filogeográficos, por lo que el registro fósil aporta un conjunto de evidencias que pueden mostrar la distribución pasada y/o el cambio morfológico de los organismos, para lograr comprender su evolución, especiación o distribución actual. Para hacer la reconstrucción histórica, se utilizan los fósiles como herramienta guía para delimitar la línea de costa antigua entre otros eventos geológicos (De Renzi 1995; Carreño y Helenes *et al.* 2002). De tal forma que, la filogeografía también apoya sus estudios en la paleobiología, ya que la presencia de fósiles depende de cualquier entidad preexistente con características similares a las de los organismos actuales, por lo que cada entidad que se ha conservado es el resultado de algún ancestro, y sus caracteres están organizados para durar en condiciones pasadas y presentes (Fernández 1989; Ledesma-Vázquez y Carreño 2010; Fraser *et al.* 2009; Chan *et al.* 2011).

Dichos caracteres se observan en la morfología de los organismos, la que a su vez se integra a la taxonomía, las unidades estructurales que sufren cambios en su forma, son las que integran la morfología de los talos sujetos a diferentes factores ambientales (Foote 1992). Así, la filogeografía se apoya en los estudios taxonómicos de los organismos para hacer uso de la nomenclatura correcta de especies e indagar sobre la especiación morfológica, ya que esta especiación requiere de tiempo, de condiciones bióticas y abióticas específicas para su ocurrencia. Además de ello, la

propuesta de especies endémicas, invasoras o en peligro de extinción, deberá tener una nomenclatura sin problemas taxonómicos (Golikov *et al.* 1990).

Teniendo una nomenclatura estable, es posible entonces, realizar un mapa de distribución geográfica, mapas de haplotipos e inferir sobre las relaciones filogenéticas con mayor firmeza. Al conjuntar las diferentes herramientas que aplica la filogeografía, esta tiene un soporte bastante sólido para reconstruir la historia evolutiva de los organismos (Dawson *et al.* 2006; Lanteri y Confalonieri 2003), al final de los estudios, existe una retroalimentación entre las diversas áreas de investigación, para delimitar especies, distribuciones geográficas y otras resoluciones (Dominguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez 2009).

El concepto de especie se considera un modelo generado por los procesos evolutivos bajo diferentes condiciones, los diversos enfoques de “especie” tratan de explicar cómo las variaciones fenéticas se compartimentalizan (Winston 1999), es por ello que en algas es necesario considerar caracteres morfológicos, fisiológicos, ecológicos y moleculares para definir especies. Por lo que, el término *especie* debe delimitarse con un enfoque ficológico; para este trabajo se ha utilizado el concepto propuesto por Davis y Nixon (1992), que describe a una población específica basándose en dos principios (a) todos los individuos de una población local son considerados como pertenecientes de la misma especie y (b) los individuos que comparten caracteres idénticos provenientes de dos poblaciones diferentes que muestran evidencias de conespecificidad.

1.1. Procesos evolutivos

La transformación continua de algo, es a lo que llamamos proceso, un proceso evolutivo es entonces, la continua transformación de las especies a través de cambios que se producen en sucesivas generaciones a lo largo del tiempo. Estos procesos dan estructura a una población y refleja interacciones en un hábitat (Hufbauer y Roderick 2005). Saber ¿qué tan rápido cambian?, ¿cuáles son los cambios que se han generado?, ¿Se ha afectado la población por los cambios progresivos de las especies?, ¿Existen nuevas poblaciones?, ¿Se han desplazado

las poblaciones?, ¿Existió una separación de la población tiempo atrás?, son preguntas que hacen referencia a los procesos evolutivos ocurridos a los organismos, dichas cuestiones se han logrado responder de forma hipotética con herramientas moleculares, taxonómicas o paleontológicas, entre otras. Los procesos evolutivos que se han involucrado a lo largo de la historia evolutiva de los organismos son: especiación, dispersión, diferenciación y aislamiento (simpátrico, alopátrico).

Los procesos evolutivos:

- ☞ Especiación.
- ☞ Dispersión.
- ☞ Diferenciación.
- ☞ Aislamiento (Simpátrico, Alopátrico).

La especiación se considera como el origen de las especies, es uno de los procesos evolutivos que más cautiva la atención, ya que está directamente relacionado con la diversidad de la vida y se considera como una consecuencia de una divergencia genética (Mayr 1963; Gavrillets 2003; Wiley 2011).

Al paso del tiempo la búsqueda por espacios de reproducción, alimentación o crecimiento, genera un movimiento de dispersión de los organismos, este proceso también contribuye a una divergencia o convergencia de poblaciones, lo que conlleva a una diferenciación a nivel genético o morfológico de los organismos. Existen organismos que tienen la capacidad individual de dispersarse, sin embargo, otros organismos dependen de condiciones ambientales o factores físicos que facilitan la realización del proceso de dispersión, este proceso también trae consigo cambios en el comportamiento de los distintos organismos. La capacidad de dispersión de los organismos determina la existencia o extinción de las poblaciones, dicha dispersión puede ser a cortas distancias o a grandes distancias, en el caso de organismos marinos, la escala de dispersión se considera global, ya que existen organismos que tiene una gran capacidad de dispersión (Palumbi 1992; Palumbi 1994; Graham y Wilcox 2000).

En algunos casos, la capacidad de dispersión de los organismos genera un aislamiento y separación de una población en subpoblaciones, además existen barreras que son generadas por eventos geológicos que también intervienen en la separación de dichas agrupaciones (alopatría), también, los organismos pueden ser separados aun estando en la misma área geográfica, siendo la barrera de lograr reproducirse la que separe a niveles específicos, es decir dos especies distintas no podrán reproducirse aunque ocupen el mismo espacio y tiempo (simpatria), ambas cuestiones someten a los organismos a diferentes mecanismos de presión generando una diferenciación genética y/o morfológica que pueden reflejar una estructura filogeográfica (Stebbins 1950; Hufbauer y Roderick 2005; Briggs 2007; Morrone 2007; Xu *et al.* 2010).

1.2. Mecanismos

El conjunto de procesos producen comportamientos regulares, a esto se le llama mecanismo, los mecanismos evolutivos reflejan patrones de los organismos (Lincoln *et al.* 2009). La razón para analizar los mecanismos evolutivos, es entender cómo las poblaciones u organismos han cambiado a lo largo del tiempo, por lo que debemos conjuntar la observación de la morfología del organismo y analizar su estructura molecular ya que ambas se encuentran sujetas a los mecanismos evolutivos, mostrando pequeños o grandes cambios (Stebbins 1950; Hall 2003).

En los mecanismos evolutivos se consideran las interacciones de los individuos de la misma especie, la interacción de los individuos de diferentes especies y la interacción de los organismos con su hábitat o ambiente (Hall 2003), por lo que debemos considerar un escenario interactivo y no individual, es decir, debemos entender las interacciones de un sistema, para poder indagar el papel que tiene la especie o especies en ese sistema y que están sujetas a los mecanismos evolutivos.

Los mecanismos evolutivos:

- ☞ Selección natural (adaptación).
- ☞ Migración (flujo genético).
- ☞ Tamaño poblacional (deriva génica).

- ☞ Reproducción sexual (mutación, variabilidad genética).

Selección Natural

La selección natural o adaptación, es una de las fuerzas o mecanismos evolutivos que se encarga de mantener o eliminar a las diversas especies o poblaciones. La sobrevivencia o extinción de los individuos en un ambiente natural es determinado por las cualidades con una naturaleza compleja similar (Stebbins 1950; Millstein 2002).

Esta fuerza, actúa de forma directa sobre los fenotipos existentes generando como resultado la posibilidad o eliminación de reproducirse en los ambientes. Por lo que debemos considerar dentro de este mecanismo: la historia de vida, el desarrollo y las relaciones ecológicas de los organismos, para poder observar la capacidad de adaptación de los organismos, basándose en sus características distintivas (Stebbins 1950; Millstein 2002).

La selección natural muestra dos niveles de variación:

- * La variación entre individuos de una población con entrecruzamiento.
- * La variación entre poblaciones en espacio y tiempo, respecto a sus frecuencias genéticas, la nueva variabilidad no es generada únicamente por las mutaciones.

Este mecanismo se caracteriza por la acumulación de los cambios genéticos y por actuar sobre el fenotipo, ya que las mutaciones individuales al generar nuevas características o no, son importantes en la evolución, pero sobre todo en relación a las otras características que la población ya presenta. Por lo que es factible decir que ocurre una vez que haya variabilidad, herencia y reproducción diferenciada, además no debemos considerar a todas las características, de los organismos, como una adaptación (Stebbins 1950; Schlichting y Smith 2002; Hall 2003).

Migración

Cuando una porción de la población o la población completa se desplazan de un punto a otro está realizando un mecanismo de migración, los objetivos de migración

pueden ser varios, buscar nuevos sitios de alimentación, otras poblaciones para entrecruzamiento (genera variabilidad genética), lugares para poblar, son algunos de los motivos por los que una población migra.

A lo largo de la historia de los organismos, han ocurrido migraciones que han ayudado a que las poblaciones habiten nuevos lugares, al paso del tiempo, las modificaciones genéticas las hacen diferentes a la población original de la que se separaron o son diferentes genéticamente y fenológicamente en comparación al inicio de su migración. La migración colectiva es un fenómeno a nivel grupal, pero es un mecanismo que remarca mecanismos que están a nivel individual. Esta respuesta individual se refleja en la capacidad de un organismo de responder a un gradiente o algún otro indicador externo, mostrando la dirección correcta de la migración, la capacidad de socializar del individuo, especialmente para atraer y ser atraído por los miembros del grupo que está migrando (Druehl 1981; Simpson y Sword 2010).

Algunas de las poblaciones de macroalgas pueden migrar, lo que las hace menos vulnerables a la extinción en comparación con algas que tienen una forma de distribución restrictiva. La migración puede ser de un sitio a otro (stepping stone) o con ayuda de las corrientes marinas mientras flotan, la forma en que migran pueden ser como esporas o con un talo capaz de flotar (Graham y Wilcox 2000), ejemplo de ello es el orden Fucales tiene especies que presentan estructuras de flotación, otros vectores conocidos son las embarcaciones o las tortugas marinas, sobre los caparazones de tortugas se han encontrado macroalgas de las divisiones Chlorophyta, Rhodophyta y Ochrophyta (Báez *et al.* 2002; Báez *et al.* 2005), mientras que los talos macroscópicos son considerados también vectores de dispersión, ya que son sustrato para talos microscópicos, al romperse el dosel de un talo reproductivo y comenzar a flotar, lleva consigo los nuevos talos de la población. La temperatura del mar también influye en la migración de talos, ya que los talos son expuestos a temperaturas frías, cálidas o templadas a lo largo del año (Graham y Wilcox 2000) y se distribuyen en diferentes latitudes o profundidades, dependiendo de la temperatura en la que logran desarrollarse, favorecerá su migración, sin embargo la

fijación del talo a un sustrato diferente no es garantizado, lo que genera una interrogante sobre el tamaño poblacional que podrá tener el nuevo manto.

De tal forma que para comprender la capacidad de dispersión, las formas de dispersión y que tan efectivo es el mecanismo de migración en macroalgas, es necesario comprender tanto la fase plantónica como la fase bentónica, ya que la mayor parte de su historia de vida es bentónica, mientras que una pequeña parte de esa historia de vida es plantónica (Druehl 1981; Schiel y Foster 2006).

Tamaño Poblacional

El tamaño poblacional influencia en la fluctuación de la frecuencia genética, de tal forma que es un mecanismo que se encuentra muy relacionado con la selección natural, la migración y la reproducción, siendo estos mecanismos los que controlen el tamaño poblacional (Stebbins 1950).

Los factores físicos, químicos, biológicos o dinámicos, influyen en la dispersión de los organismos y en el tamaño poblacional, ya que son factores que conforma el hábitat de los talos, dentro de los que desarrollan su historia de vida, sometiéndose a los cambios que el espacio de crecimiento les presente. De tal forma que a lo largo de un año podemos encontrar diferentes géneros o especies en un área compitiendo por un área para mantener su población lo que refleja patrones de distribuciones verticales o latitudinales (Dawson 1996).

La evidencia sobre colonizaciones de algas en nuevos sustratos, actualmente se ha visto incrementada con el registro de especies invasoras (*S. muticum*, *S. filisinum*, *Caulerpa taxifolia*, *Acanthophora spicifera*), ya estas especies desplazan a poblaciones nativas de las zonas, cambiando la dinámica del hábitat. Estas colonizaciones dada por la capacidad de dispersión, genera nuevos puntos de crecimiento poblacional para algunas especies y disminuyendo la población de otras.

Para entender a una población y lo que afecta al tamaño poblacional, es necesario conocer la historia de vida de las especies, lo que incluye la morfología, citología, fases reproductivas y el ambiente en el que se desarrollan y cómo responden a este. Las algas se ven afectadas en su fase de gametos y/o esporas, ya que son estos

quienes deben competir por un sustrato y un espacio adecuado para establecer la población, realimentándose de los talos ya existentes con reproducción vegetativa y el asentamiento de otras macroalgas (Schiel y Foster 2006; Viejo *et al.* 2011).

Reproducción Sexual

La reproducción en macroalgas puede ser sexual o asexual, ambos generando individuos que incrementan el tamaño poblacional, sin embargo, sólo la reproducción sexual genera individuos con una carga genética variable, es un mecanismo efectivo para crear una variabilidad. Los gametos pueden ser muy parecidos a las células vegetativas en apariencia o completamente diferentes dependiendo del grupo de plantas marinas u Ochrophytas que estemos estudiando. En macroalgas existe reproducción sexual isogámica, anisogámica y oogámica. (Lobban y Winne 1981; Graham y Wilcox 2000).

- * Anisogamia: los dos gametos móviles son de diferente tamaño o el comportamiento de su pareja es diferente.
- * Oogamia: uno de los gametos no se puede mover debido a que no tiene flagelo pero se fusiona con su par que tiene flagelo y es capaz de moverse.
- * Isogamia: se refiere a que los gametos son móviles y tienen la casi la misma forma y tamaño.

Recordemos que, la reproducción sexual, sólo es una parte de la historia de vida de las especies de macroalgas, el concepto de historia de vida en macroalgas está basado en la evidencia que se ha generado a través del tiempo. La historia de vida considera la morfología y la citología. Algunas familias de macroalgas generan dos fases morfológicas a lo largo de su historia de vida, una fase microscópica con una forma diferente a la fase macroscópica a esto se le llama alternancia de generaciones heteromórfica o incluso el talo femenino y masculino son diferentes, en otras familias de macroalgas no hay distinción entre fases de la historia de vida así que la alternancia de generaciones es isomórfica (Dawson 1966; Graham y Wilcox 2000).

Se conocen tres tipos de historia de vida:

- * Haplóntica: el cigoto es la única célula diploide.
- * Diplónica: los gametos son las únicas células haploides.
- * Diplohaplóntica: existe una alternancia de una fase diplóntica y una fase vegetativa haplóntica.

En Ochrophytas la habilidad de entrecruzarse o hibridar depende de la competencia exitosa de cinco estados de la reproducción sexual:

- * Reconocimiento de feromonas.
- * Reconocimiento de gametos.
- * Plasmogamia (fusión de gametos).
- * Crecimiento del cigoto en esporofito.
- * Meiosis del esporofito.

Los cigotos en Ochrophytas se desarrollan con la repetición de mitosis y citoquinesis para generar un esporofito multicelular. Los plurangios pueden presentarse en los esporofitos de algunas algas Ochrophytas. Estos plurangios generan zoosporas flageladas que se desarrollan en esporofitos similares a los padres, o desarrollan talos pequeños talos. También pueden desarrollarse esporangios uniloculares (unisporangios, meioesporas o uniloculares, uniangios), los uniangios no se presentan en talos de generación gametofítica. (Dring 1982; Graham y Wilcox 2000).

El talo de *Sargassum* es un esporofito diploide, que puede reproducirse de forma vegetativa, la reproducción vegetativa se realiza por fragmentación del dosel o fronda del talo, de tal forma que inicia una vida flotante. La reproducción sexual en *Sargassum* es oogámica e involucra la fusión de un gameto masculino móvil con un gameto femenino no móvil. Las esporas germinan dentro de un esporangio que produce gametos. Los órganos sexuales se producen dentro de una cavidad llamada conceptáculo y los conceptáculos están ubicados en los receptáculos (Anexo: Fig. 31) (Norton 1981; Gillespie y Critchley 2001).

1.3. Patrones Filogeográficos

Una organización no aleatoria y repetitiva que es causada por procesos evolutivos, son los patrones filogeográficos (Lincoln *et al.* 2009). Estos patrones pueden ser de distribución por temperaturas, distribución por profundidades, patrones de morfología o patrones genéticos, patrones de comportamiento, entre otros (Berminham y Moritz 1998; Hu *et al.* 2011; Matschner *et al.* 2013; Swenson 2013;).

La descripción de patrones en algunos grupos ha llevado a pensar que no es posible proponer un centro de origen como lo planteó Darwin en su trabajo, sin embargo se han logrado realizar inferencias sobre las posibles relaciones existentes entre los organismos, sobre todo utilizando los patrones moleculares.

Recordemos que podemos considerar dos niveles de patrones (a) el que existe entre especies y (b) el que involucra diferentes especies de un género o mayores taxa, por lo que se requiere definir el concepto de subespecie para diferenciar los patrones, en algas la variabilidad morfológica dentro de una especie, en ocasiones, no ayuda a determinar a la especie misma, sin embargo podemos definir claramente ecotipos y subespecies; actualmente la herramienta de análisis molecular puede discernir entre ecotipo y especie, considerando que el ecotipo sólo es la expresión del organismo a una reacción al ambiente pudiendo mostrar o no una diferencia morfológica marcada, se considera entonces sólo un término ecológico a diferencia del concepto de subespecie, que conlleva una expresión morfológica y molecular evidente y que además están geográfica e históricamente definidas (Stebbins 1950; Rocap *et al.* 2003; Rodríguez *et al.* 2005). Esta información molecular proveniente del ácido desoxirribonucleico (ADN), como ejemplo se considera el de la mitocondria, ha abierto la posibilidad de inferir sobre las distribuciones de los organismos utilizando un patrón molecular que es variable pero constante. Los patrones morfológicos son en ocasiones sencillos de delimitar, sin embargo la plasticidad morfológica con la que cuentan algunas macroalgas hace difícil considerar el factor morfológico como un generador de patrones a nivel especie, pero es posible hacerlo a nivel familia o género. Los patrones de distribución pueden referirse a temperaturas, salinidades, profundidades o incidencia de luz.

El estudio de patrones, ayuda a comprender las posibles relaciones entre los organismos, no sólo de una especie, sino a nivel multi-específico. Además, apoyarse en el estudio de los mecanismos y los procesos de estos patrones, podrá generar la historia filogeográfica de los organismos y proponer una teoría evolutiva. Ya que es posible analizar material fósil y comparar los patrones morfológicos existentes hace millones de años con los patrones morfológicos existentes en la actualidad, es posible realizar una relación con las ubicaciones geográficas o de distribución histórica y actual. Por lo que, comprender que es un patrón, es necesario, ya que, es lo que se va a observar, tanto en el campo como en lo experimental.

Debido a que ha existido una discusión a lo largo del tiempo sobre que patrón corresponde a la biogeografía ecológica o biogeografía histórica, en este trabajo, se hace un enfoque conjunto, ya que las escalas que ambas biogeografías utilizan están entrelazadas (Morrone y Crisci 1995; Parenti y Humphries 2004; Ebach 2004).

2. ¿Qué es la Taxonomía y Filogenia?

2.1. Taxonomía

Una de las primeras confusiones que surge cuando se pregunta ¿qué es la taxonomía?, es responder que es sólo el clasificar a los organismos, lo cual es parcialmente verdadero, ya que la clasificación es parte de la taxonomía, sin embargo la taxonomía es aquella rama de la ciencia biológica que se encarga de analizar la información disponible de las descripciones, clasificaciones e historia de cualquier taxón, para conocer la clasificación más cercana a lo natural y nombrar lo observado.

La taxonomía es un ejercicio que realizamos todos los días, involucra observar, analizar, entender, clasificar y nombrar. Por lo que es inevitable hacer esto en la cotidianidad, además es una actividad que no sólo se le atribuye a las ciencias biológicas, también existen otras áreas en donde se requiere de este tipo de acciones. Es una actividad científica básica que a su vez depende de otros conocimientos científicos como de citología, genética, ecología, anatomía comparada,

palinología, paleobotánica, biogeografía, entre otras ciencias (Silva 2004; Andrade-Sorcía y Riosmena-Rodríguez 2012).

Desempeñar la taxonomía como ciencia conlleva una responsabilidad social, ya que los taxónomos deben realizar el análisis de la información histórica y actual para poder generar una clasificación que sea lo más cercano posible a lo natural, existen dos aproximaciones que se consideran en la taxonomía, (1) la aproximación empírica que se basa en la observación de los hechos de los caracteres distribuidos, resultando en una clasificación básica; (2) una aproximación interpretativa, que es la mejora de esa clasificación básica perfilada hacia una interpretación evolutiva o de filogenia (Marradi 1990; Winston 1999; Silva 2004).

Los estudios de taxonomía involucran el análisis de la información que ya se tiene registrada de los organismos, esta información no sólo es descriptiva, sino que integra la información de diversas ciencias aplicadas. Este análisis conlleva a realizar observaciones de los caracteres morfológicos, anatómicos o moleculares, ya que son estos los que van a ser constantes o variables entre las especies. Esta constancia o variabilidad de los caracteres está sujeta al ambiente en el que se desarrollan los organismos (Hanisak y Yoshida 1992), por lo que valorar los estados de los caracteres que se utilizan para lograr una clasificación taxonómica estable se hace necesaria, ya que el resultado de este trabajo, será entonces una clasificación taxonómica estable.

2.1.1. Carácter y tipos de carácter

Se considera carácter a una marca, condición o estructura que da forma a un objeto o individuo, mientras que las variaciones que no afectan la forma de esa condición o estructura se consideran estados de carácter. Los caracteres taxonómicos pueden ser de forma, fisiológicos, reproductivos, moleculares o de comportamiento, sin embargo, debe determinarse desde el inicio del estudio, qué tipo de caracteres taxonómicos serán utilizados para definir rangos taxonómicos (Quicke 1993; Winston 1999).

Los caracteres taxonómicos que observamos pueden ser determinantes, descriptivos o inválidos, esta escala cualitativa de clasificación de caracteres se obtiene después de haber realizado la evaluación de caracteres. En algunos casos, los caracteres que se están evaluando son morfométricos y para algunos organismos pueden ser caracteres determinantes, sin embargo en el grupo de algas, la morfometría es altamente variable (hasta en el mismo individuo), ya que las tallas de los organismos están sujetas a los factores físicos de la zona en donde habitan (Taylor 1984).

Todo lo que observamos en un objeto posee un conjunto de caracteres, llamados características, que lo diferencia de otros en su entorno, sin embargo cada carácter que se observa, posee diferentes estados, dichos estados son los que diferencian a los individuos que pertenecen al mismo grupo (Silva 2004) (Fig. 1).

Existen tres categorías de caracteres taxonómicos (Silva 2004):

- 1) Discriminante o determinante: son aquellos caracteres que separan a los especímenes en categorías específicas llamadas taxón, estos caracteres se presentan en el 100% del individuo observado. El total de los organismos queda separado en agrupaciones diferenciadas y contrastantes.
- 2) Descriptivo: son aquellos caracteres que únicamente forman parte de la descripción del taxón, ya que no ayudan a separar a niveles específicos, pero sí a complementar la descripción del organismo, estos caracteres pueden presentarse en todos los ejemplares que se estén evaluando, no marcan una diferencia para lograr una agrupación, estos caracteres se presentan en un 50-99% en el individuo observado y menos del 99 % de los individuos observados se logran agrupar, por lo que esta agrupación no logra ser contrastante.
- 3) Indeterminante o Inválido: son aquellos caracteres que se observan en cualquiera de los ejemplares, son inconsistentes y no ayudan a realizar una agrupación, se presenta en menos del 50% del individuo observado y menos del 50% de los individuos que se observan se logran separar con estos caracteres.













Carácter				
Estado del carácter	 	 	 	 
EJEMPLAR 1	X			
EJ.2				X
EJ.3		X		
EJ.4			X	
EJ.5				X
EJ.6			X	
EJ.7				X
EJ.8		X		

Figura 1. Carácter taxonómico que se observa y sus estados de carácter.

En el caso de macroalgas, los talos o individuos como los del género *Sargassum* se dividen en tres secciones, para realizar la observación: bajo, medio, alto (apical), que en su totalidad forman el 100 % del individuo (Silva 2004) (Fig. 2).

2.2. Filogenia

Se entiende por filogenética como la ciencia que estima el pasado evolutivo más aproximada a lo natural, entre los taxones, sin embargo, en el caso de la filogenia molecular, esa estimación utiliza las secuencias nucleotídicas de los organismos. Los individuos que observamos poseen un genotipo que genera la información requerida para caracterizar a nivel especie, esta información es proveniente del ácido desoxirribonucleico (ADN) que se encuentra en distintos orgánulos de la

célula eucariota. Esta información puede ser conservativa o variable, está sujeta a una combinación, replicación, almacenaje, expresión y variación por mutación (Klug y Cummings 1999; Vandamme 2009).

Existen dos formas de reconstruir la historia evolutiva, una es con técnicas no paramétricas y la segunda es con técnicas paramétricas, esta última se basa en la información molecular que hace posible la reconstrucción de árboles de filogenia. Utilizando modelos matemáticos que comparan las secuencias de ADN hasta lograr una estimación, realizando sustituciones entre las bases de nucleótidos, midiendo esta tendencia de intercambios con el uso del grado de similitud química que tienen las bases, si la similitud es mayor entre bases, es más probable encontrar una sustitución de bases (Fig. 3) (Baldauf 2003; Whelan *et al.* 2001; Verbruggen y Theriot 2008).

Tipos de sustitución de bases:

- Transición: sustitución ocurrida entre purina ↔ purina o pirimidina ↔ pirimidina.
- Transversión: sustitución ocurrida entre purina ↔ pirimidina.

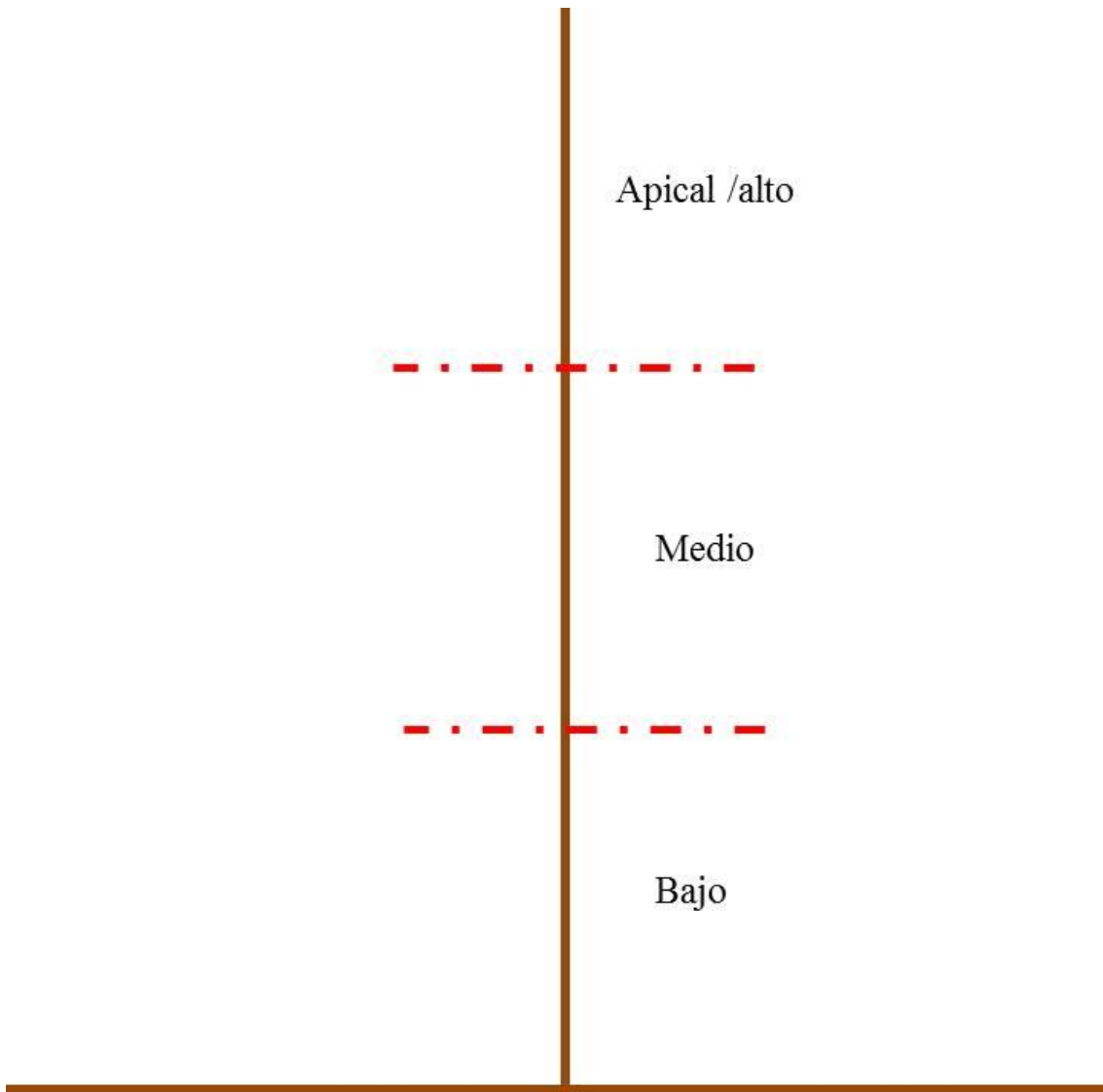


Figura 2. Secciones de un talo del género *Sargassum* para realizar observaciones y evaluaciones.

Los análisis filogenéticos actuales utilizan análisis como la máxima similitud (ML), el vecino más cercano (NJ), análisis de inferencia bayesiana (BI), máxima parsimonia (MP), sin embargo, el modelaje de los datos siendo no exacto, pero sí cercano a la realidad, se escoge el mejor posible que represente a los datos y sus posibles relaciones a través del tiempo, por lo que cada árbol obtenido es la representación de una hipótesis. (Verbruggen y Theriot 2008; Wiley y Lieberman 2011).

Para realizar estos árboles, es necesario tener secuencias moleculares con las que se logre hacer una comparación con nuestros datos. Escoger un modelo acorde al comportamiento de los datos (tipo de sustituciones que ocurren en su mayoría) y realizar el modelaje utilizando diversos métodos, actualmente es sencillo con el uso de diversos software libres. Sin embargo se debe tener cuidado con el manejo de

los datos que se están analizando, ya que insertar o borrar espacios, nucleótidos o no alinear las secuencias oscurece el análisis molecular, independiente mente del modelo que se quiera utilizar para la aproximación (Holder y Lewis 2003; Baldauf 2003).

Las secuencias moleculares de macroalgas se obtienen de 3 orgánulos: núcleo, mitocondria y cloroplasto. De estos, se han logrado obtener diversos marcadores moleculares para entender la evolución de las algas.

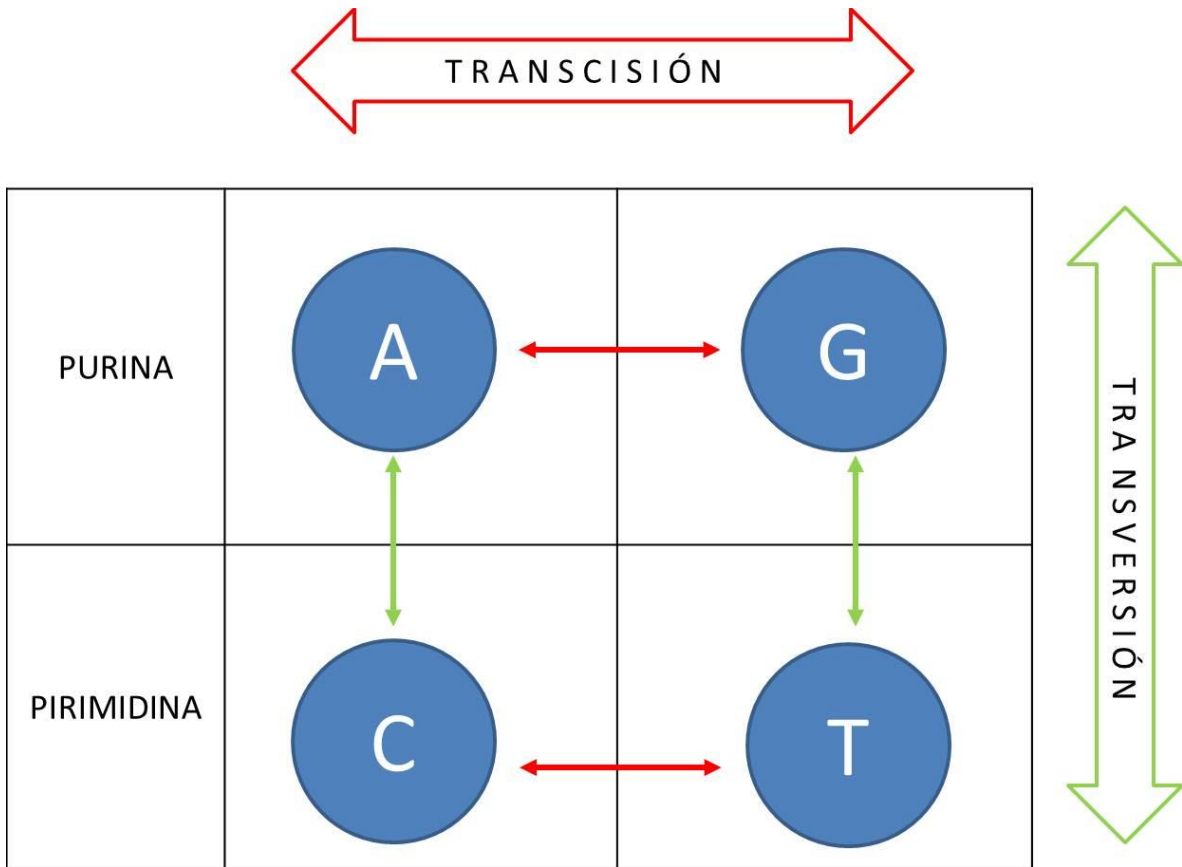


Figura 3. Intercambios posibles entre bases de nucleótidos que se generan en una sustitución.

3. Phylum Ochrophyta = Heterokontophyta

3.1. Filogeografía

El filum Ochrophyta está integrado por diversos organismos, desde unicelulares hasta pluricelulares, considera organismos autótrofos y heterótrofos, este grupo también es conocido como Stramenopiles, uniéndose a los nombres de Chrysophyta, Heterokonta y Cromista, haciendo referencia a los tres flajelos presentes en la forma unicelular, las heterokontophytas (Heterokonta) poseen plástidos adquiridos vía endosimbiosis secundaria de un alga roja, las algas café o Phaeophyceae son consideradas organismos autótrofos pluricelulares de color pardo que llegan alcanzar tallas de hasta 15 m y formar bosques marinos o mantos marinos (Dawson, 1966; Graham y Wilcox, 2000; Cavalier-Smith y Chao, 2006; Canovás 2011) que conforman un hábitat cuya importancia y relevancia puede variar de lo ecológico hasta lo económico (Mouritsen 2013).

Así como en otros grupos de algas, la Filogeografía de Ochrophytas ha iniciado su desarrollo apoyándose en los trabajos de biogeografía, fisiología, ecología y fenología principalmente del género *Fucus* utilizando como marcador molecular ITS1 e ITS2, posteriormente se utilizaron marcadores mitocondriales y microsatélites para comprender la relación entre poblaciones o la existencia de hibridación entre las especies de *Fucus* (Coyer *et al.* 2002; Yoon *et al.* 2001). Al paso del tiempo, se integró el conocimiento biogeográfico a la investigación molecular, desarrollando teorías de los orígenes de las especies o desplazamiento de las poblaciones, incluyendo especies de los géneros *Ectocarpus*, *Macrocystis*, *Sargassum* o *Lessonia*, hoy en día se han estudiado las diversas especies, géneros, familias e inclusive los reinos que se comprenden (Bolton *et al.* 2004; Bolton *et al.* 2010; Hu *et al.* 2011; Martin, 2011), siendo uno de los mecanismos a los que se les ha atribuido el proceso de especiación entre taxones del pacífico y el atlántico, la vicarianza (Wares *et al.* 2001).

Incursionar en el estudio de las Ochrophytas ha llevado a plantear una perspectiva evolutiva separada al de las Chlorophytas y Rhodophytas, generando interrogantes sobre su respuesta morfológica ante el medio ambiente, sobre la interacción entre las

poblaciones, su importancia en el océano o su contribución en co-evolución con otros organismos, llevando así la investigación de este grupo hasta la filogeografía, reflejando a su vez, la importancia que tiene este grupo.

Sin embargo, el desarrollo en estudios moleculares ha sido menor que en otros grupos debido a su composición química, pero esto no ha rezagado el generar información sobre aspectos evolutivos. En 1997 Miklaussen publicó la idea de que las plantas terrestres tenían su origen en las algas pardas, basándose únicamente en su morfología, en la actualidad esta idea ha sido refutada por diversos trabajos (Coyer *et al.* 2004; Bolton 2010; Martin 2011), los trabajos evolutivos actuales consideran la información morfológica, fisiológica, histológica, taxonómica, biogeográfica y filogeográfica como estudios integrales al análisis del árbol de la vida.

3.1. Taxonomía y Filogenia

El filum Ochrophyta = Heterokontophyta ha tenido numerosas modificaciones en su clasificación debido a las evaluaciones taxonómicas y análisis de filogenia, este filum perteneciente al reino Chromista. Se considera un grupo natural que incluye diversos organismos unicelulares y multicelulares, estos últimos en algunos casos con formas complejas (van den Hoek *et al.* 1995).

Los organismos del filum Heterokontophyta reciben su nombre a la presencia de células con flagelos heterocontos, a pesar de que presentan clorofila a y c, su principal pigmento es la fucoxantina, mientras que su material de reserva es el crisolaminarén, un polisacárido que se forma dentro de las vacuolas fuera del cloroplasto, es importante recordar (referido a este filum) que el cloroplasto muestra un ADN circular (Medlin *et al.* 1997; van den Hoek *et al.* 1998), estos caracteres han sido utilizados para separar al filum de forma taxonómica.

Los análisis de filogenia en este grupo utilizan marcadores moleculares de ADN nuclear, del cloroplasto y de la mitocondria, a pesar de la existencia de diversos marcadores moleculares, actualmente los más utilizados en este filum son: ITS (ITS1;

ITS2), *cox1*, *cox3*, *psbA*, *rbcL*; Mt 23S rDNA, mt23S-tRNA Lys, SSU rDNA, LSU rDNA, *TufA*, *Rubisco*, etc.(Phillips *et al.* 2005; Phillips y Fredericq 2000; Coyer *et al.* 2001; Coyer *et al.* 2002; Coyer *et al.* 2006; Mattio *et al.* 2010).

Los taxa de este filum, también conocidos como Stramenopiles, han sido evaluados en morfología y filogenia molecular, mostrando no sólo una consistencia, sino un aumento en taxa picoplanctónico, también se ha sugerido que todos estos taxa poseen un ancestro común del que divergió primero un heterótrofo y posteriormente un autótrofo, esta conclusión es resaltada después de obtener un árbol filogenético de máxima similitud concatenado de LSU+SSU, que a su vez muestra la reciente divergencia de varios grupos del filum Heterokontophyta (Ali *et al.* 2002), siendo esta la teoría filogenética que mejor ha logrado explicar las relaciones entre sus taxa (Van de Peer *et al.* 1996; Sorhannus 2001).

4. Fósiles en macroalgas pardas.

Los fósiles de macroalgas pardas, son llamados icnofósiles, debido a su característica de origen, ya que fueron organismos cuyo tejido era completamente orgánico, dejando sólo impresiones en rocas sedimentarias, por lo que es fácil confundir entre registros de Rhodophytas o con pseudofósiles. Algunos de los icnofósiles que se han descrito presentan estructuras similares a aerocistos, filoides, láminas o ramificaciones, algunos icnofósiles son del Cámbrico temprano del suroeste de China, del Ordovícico tardío de Canadá o del Devónico tardío de Sudáfrica, sin embargo los registros con mayor número de ejemplares son del Mioceno de la formación de Monterey en California (Taylor *et al.* 2009).

Los registros fósiles en algas pardas son muy pocos a nivel mundial, antes de que Parker y Dawson (1965) registraran fósiles de América en la formación Monterey de California, los reportes mostraban un gran número de especímenes del Cenozoico, calcáreos, bentónicos, pero de algas verdes y rojas en su mayoría. Los fósiles del taxon Heterokontophyta registrados por Parker y Dawson (1965), fueron 22 ejemplares representativos de la flora del Mioceno del sur de California, algunos son:

Julescraneia grandicornis, *Paleohalidrys dendrítica* o *Cystoseirites ornata*. En la época del Mioceno (23-5.3 millones de años) existía un clima templado y cabía la posibilidad de que bosques marinos existieran, sin embargo se ha propuesto que en la época del Plioceno (5.3-1.8 ma) existió un mayor auge de los kelps y pastos, supuesto que está basado en la simulación de escenarios con paleoclimas y paleocorrientes adicionando el comportamiento fisiológico de los kelps (Graham *et al.* 2010).

Actualmente existe un registro fósil referente a *Sargassum*, pertenece al Eoceno tardío de los Carpates (cadena montañosa: Bratislava, Cracovia, Bucarest y Belgrado), es descrito como la morfología más cercana a las formas de talos de *Sargassum*, el registro muestra fragmentos de un pez fósil, *Lepidopus isopleurus* descrita como fauna típica del Oligoceno (~33 - 23~ Ma) (Jerzmanska y Kotlarczyk 1976).

5. El género *Sargassum*

Un género representativo del orden Fucales es *Sargassum*, este género, descrito por Agardh en 1820, incluye talos que presentan un sujetador, estipe, ramificaciones, filoides, aerocistos y receptáculos (Fig. 4). Se ha observado una plasticidad morfológica amplia, y su estructura anatómica no muestra la misma plasticidad, generando dificultades al identificar y clasificar a los talos (Stiger *et al.* 2000; Stiger *et al.* 2003; Abdel-Kareem 2009; Mattio *et al.* 2009; Dixon *et al.* 2012) Estos talos forman mantos ubicados en el intermareal o submareal aproximadamente a 15 m de profundidad. Crecen sobre sustrato orgánico (conchas u otros talos de *Sargassum*) o sustrato rocoso.

Los mantos de *Sargassum* son considerados sumideros de carbono (Muraoka 2004), alimento o refugio de algunos vertebrados e invertebrados, así como generadores de biomasa, su capacidad de flotar contribuye a un desplazamiento dependiente de la corriente a lo largo de la costa sirviendo de refugio y/o alimento

(Kendrick 1993; Hay y Fenical, 1996; Jompa y McCook 1998). Una de las áreas en el mundo que es objeto de estudio, es el mar de los sargazos, son talos flotantes que no requieren un sustrato rocoso para desarrollarse, este bosque flotante, es refugio para vertebrados (tortugas o peces) o invertebrados, al igual que los bosques que están en un sustrato rocoso (Witherington *et al.* 2012; Hoffmayer *et al.* 2005).

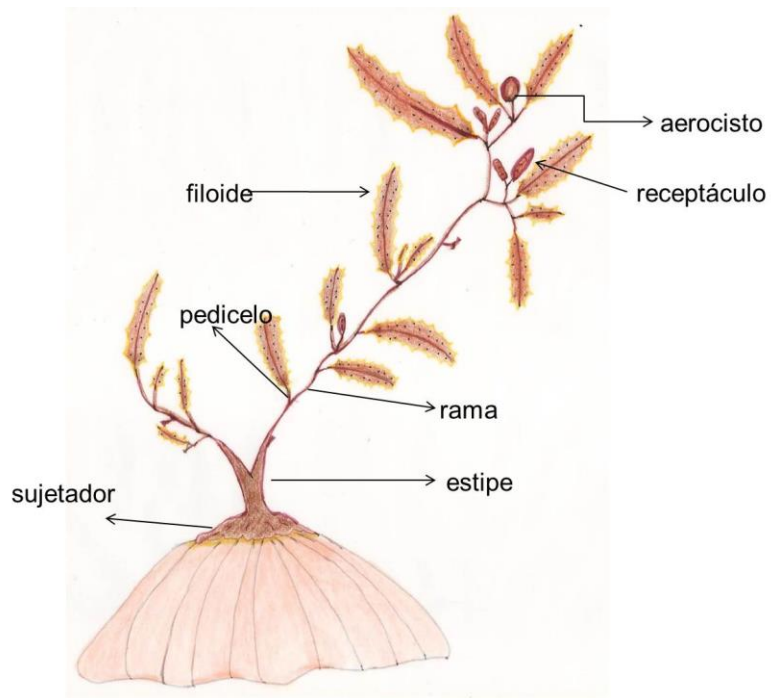
Problemas taxonómicos

Agardh (1989) divide en un inicio el género *Sargassum* en cinco subgéneros: *Phyllotricha*, *Schizophycus*, *Bactrophycus*, *Arthrophyucus* y *Eusargassum*, utilizando los caracteres morfológicos del estipe y los filoides, desde entonces, las modificaciones a niveles infragénero han tendido a la reducción o ampliación de nomenclaturas, diversos autores han propuesto utilizar: subgéneros, secciones, subsecciones y series (Phillips 1995).

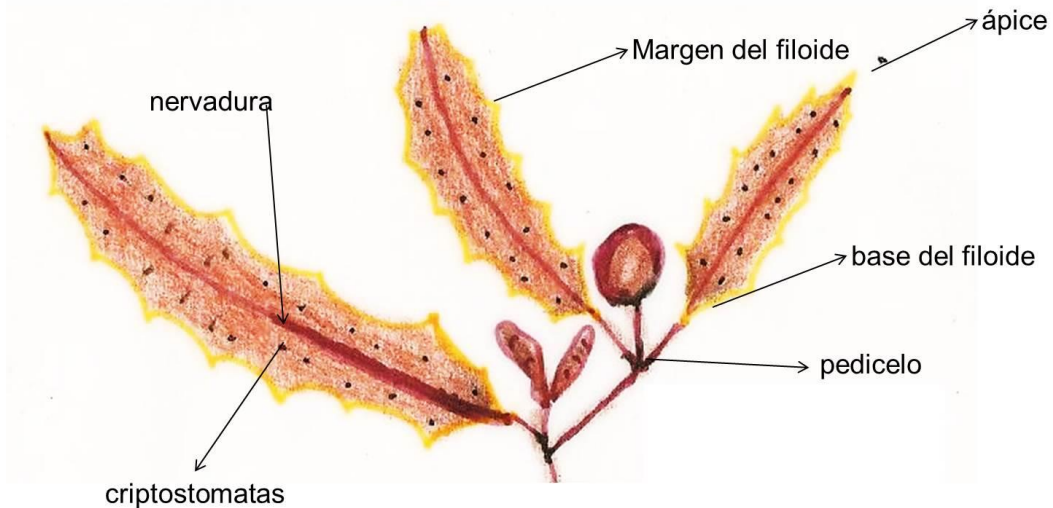
Actualmente el género *Sargassum* se encuentra dividido en los subgéneros: *Sargassum* y *Bactrophycus*, el subgénero *Phyllotricha* fue elevado a género después de una reevaluación morfológica y un análisis molecular (Dixon *et al.* 2010).

Uno de los problemas taxonómico del género *Sargassum* radica en su morfología, a pesar de que existen especies que son sencillas de identificar, existen otras, en su mayoría, que son muy similares o que su morfología va cambiando de acuerdo al tiempo y/o profundidad en la que se desarrolla el talo (Phillips *et al.* 2005; Ajisaka 2006; Noiraksar y Ajisaka 2009).

En su mayoría los caracteres que se utilizaban para diferenciar entre especies son: color, textura, talla del filoide, talla de aerocisto o talla de receptáculos, lo que genera confusión durante la identificación de ejemplares, por lo que las reevaluaciones taxonómicas se hacen necesarias, ya que las delimitaciones específicas pueden tender a errar (Dawson 1944; Norris 2010).



A



B

Figura 4. Estructura del talo del género *Sargassum* de acuerdo con Agardh (1820).

En 1924 Setchel y Gardner contribuyen al trabajo descriptivo de Agardh (1820) al incluir 15 especies nuevas para el género *Sargassum*, la descripción de algunas de las especies son completas y detalladas, sin embargo otras hacen referencia a la falta de estructuras para poder describir la morfología. En 1937 Setchell realiza otra aportación de nueve especies y tres formas, Dawson (1944) realiza una evaluación de ambos trabajos y sugiere utilizar únicamente 12 nombres para el Golfo de California agrupados en secciones: Sinicola, Lapazeanum, Johnstonii y Herporhizum, Taylor (1945) realiza la descripción de 14 especies y una forma de los ejemplares provenientes del Pacífico tropical, sus registros describen a dos de las especies que se encontraban ya reportadas para el Golfo de California, por lo que hace referencia a la posibilidad de encontrarlos en esa área. Las reevaluaciones más recientes se hicieron a las especies propuestas por Dawson (1944). Estas reevaluaciones incluyeron los complejos Sinicola (Paúl-Chávez 2005) y Lapazeanum (Andrade-Sorcía *et al.* 2008), mientras que el trabajo realizado por Norris (2010) únicamente para el norte del Golfo de California es considerado una recopilación del trabajo de Dawson (1944).

En el Pacífico Este, los registros del género *Sargassum* inician en 1930 en Panamá, siendo *S. liebmanii* y *S. agardhianum* de las primeras especies reportadas para esta zona, hasta el día de hoy se tienen reportadas las morfologías de: *S. filicinum*, *S. howellii*, *S. liebmannii*, *S. muticum* y *S. palmeri*, *S. templetonii*, estos reportes han utilizado las descripciones de Taylor (1945) propuestas para el Pacífico Este.

Los trabajos aquí mencionados, hacen referencia a la necesidad de reevaluar los caracteres utilizados para separar las morfologías específicas y sus variedades, integrando información de otro tipo de estudios.

Avances en Filogenia molecular.

Phillips (1995) realiza uno de los primeros estudios sobre filogenia molecular en *Sargassum* del Golfo de México, sus resultados muestran cinco de los subgéneros que se han utilizado: *Malococarpicae*, *Acanthocarpicae*, *Zygocarpicae*, *Bactrophycus* y *Arthropycus*, sin embargo, la problemática sobre cómo identificar a las especies persistía. Sugiriendo que las especies se agrupan por regiones: Asia, Australia,

Europa-América, de tal forma que se sugiere que lo propuesto por Agardh (1889) sobre separar en subgéneros, no era lo más adecuado para *Sargassum*, por lo que se requería de estudios que conjuntaran análisis morfológicos y moleculares (Phillips *et al.* 2005).

Durante el desarrollo de la reconstrucción filogenética de *Sargassum* existieron diversos problemas, uno de ellos fueron las extracciones de ADN, ya que la existencia de taninos y minerales hacían poco exitosas las extracciones, posteriormente los marcadores moleculares que se comenzaron a utilizar no mostraban una resolución para determinar unidades taxonómicas o especies, lo que generaba más confusión en la taxonomía del género, ya que aumentaban el número de especies en algunas regiones y en otras disminuía. Se han utilizado diversos marcadores moleculares para lograr resolver la filogenia del género, siendo los marcadores moleculares más utilizados ITS (ITS1, ITS2), *cox1*, *cox3* y *rbcL* (Phillips 1995; Phillips *et al.* 2005; Mattio y Payri 2010).

Utilizando la combinación de marcadores moleculares y análisis de los caracteres morfológicos se ha logrado elevar a nivel género a *Phyllotricha* (Dixon *et al.* 2012), después de los trabajos de filogenia que se han realizado, se ha logrado ubicar de forma clara al grupo de *Bactrophycus* y *Sargassum* (Ho *et al.* 1995; Oak *et al.* 2002; Mattio y Payri 2010).

Sin embargo los estudios que se han realizado, han logrado el análisis de forma regionalizada sobre filogenia y biogeografía, integrando el análisis morfológico se ha avanzado en gran parte sobre el subgénero *Bactrophycus*, distribuido en Asia y el Indo Pacífico, mientras que el trabajo sobre el subgénero *Sargassum* ha tenido su auge desde el año 2000 (McCourt 1984; Stiger *et al.* 2000; Goldber y Huisman 2004; Mattio *et al.* 2008; Noiraksar y Ajisaka 009; Mattio y Payri 2010; 2011; Endo *et al.* 2013; Mattio *et al.* 2013).

6. El Pacífico Mexicano, Pacífico tropical del Este y El Golfo de California.

Las características geológicas del Golfo de California muestra una división que ha sido delimitada por los procesos geológicos: (1) la moderna subaerea Salton Through

que no está cubierta por agua actualmente, (2) el norte del Golfo de California, (3) la región central, (4) el sur del Golfo, y (5) la boca del Golfo (Fig. 5).

En el Oligoceno tardío la península de Baja California estaba unida a la parte continental mexicana, y la sedimentación continental dominó la región del Pacífico mexicano. Los fenómenos ocurridos en esta región, dejaron depósitos marinos, algunos ejemplos son las formaciones del Valle de San Joaquín, el Cien-San Juan de la Costa, La Purísima y La Paz. De acuerdo a los estudios estructurales e ígneos para la datación del Golfo de California se ha propuesto que la extensión marina del norte se formó antes que la extensión sur (Stock y Hodges 1989; Helenes y Carreño 1999; Ledesma-Vázquez y Carreño 2010).

La ruptura continental es uno de los procesos tectónicos considerado como un mecanismo, ya que la completa ruptura de un continente necesita de una progresión conocida desde una fisura continental hasta la completa ruptura que involucra una expansión hacia el océano modificando los cuerpos de agua y patrones de corrientes (Umhoefer 2011), la ruptura de la masa continental mexicana que dio lugar a la península de Baja California es considerado como uno de los fenómenos que han evolucionado de forma rápida, la separación inició hace ~6 -10 Ma, posterior a la formación de la placa oblicua divergente que ocurrió 12-12.5 Ma antes (Dixon *et al.* 2000; Umhoefer 2011).

El Golfo de California es un cuerpo de agua marginal localizado entre la masa continental mexicana y la península de Baja California, actualmente tiene una longitud de 180 km de ancho en donde se abre, con un área de aproximadamente 210,000 km², existen 37 islas dentro de este golfo. Oceanográficamente, el límite sur es una línea que conecta a Cabo corrientes Jalisco y Cabo San Lucas Baja California Sur. Del lado Oeste del Golfo de California, la saliente es generalmente rocosa y angosta, con afilados taluds entre 80 y 100 m; mientras que la saliente Este es amplia, esta costa tiene más lagunas costeras que la costa Oeste como consecuencia del número de ríos que drenan dentro del Golfo desde la Sierra Madre Occidental que se encuentra en la masa continental (Álvarez-Borrego 2010).

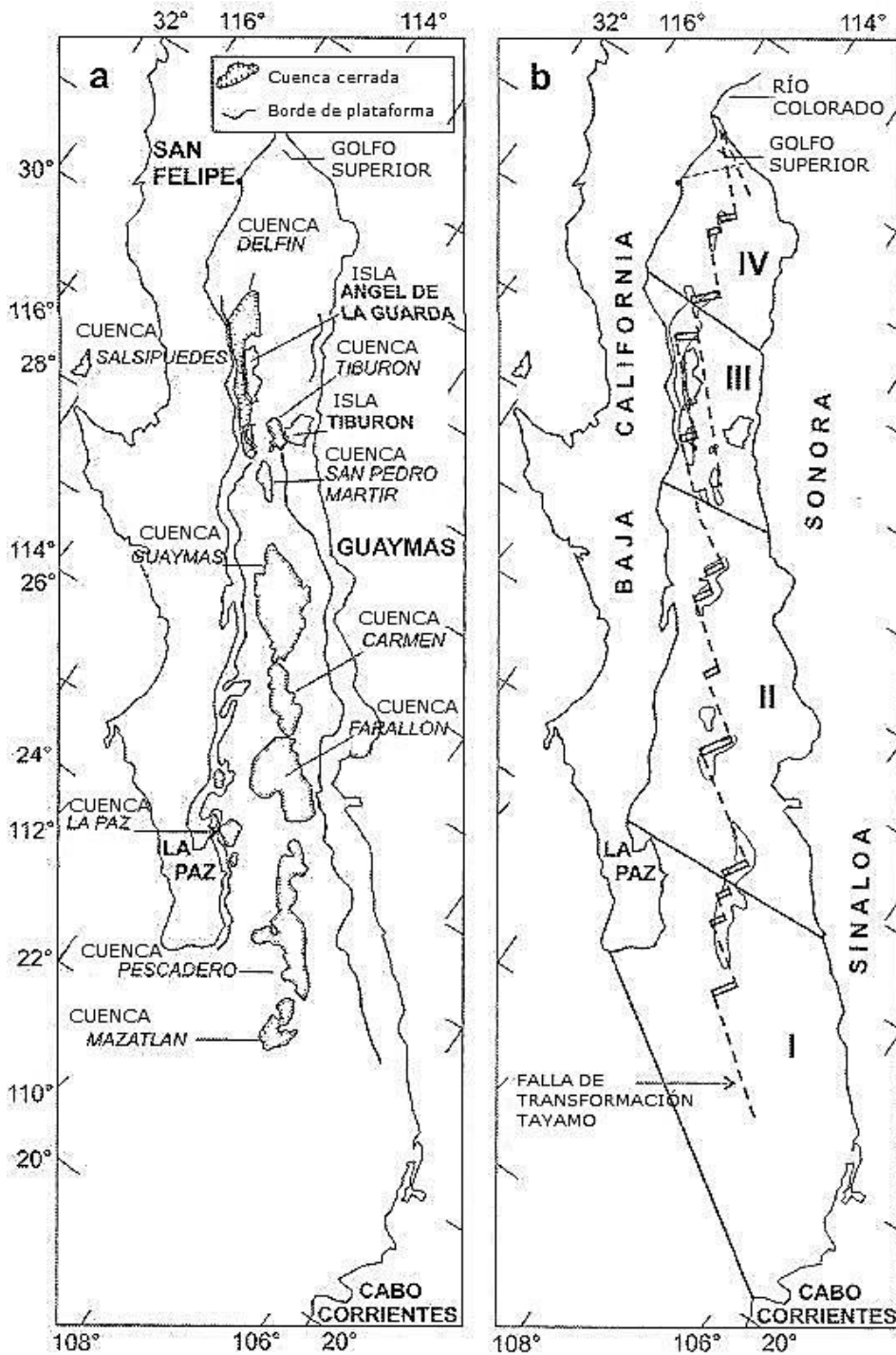


Figura 5. División del Golfo de California generada por procesos geológicos; tomado de Álvarez-Borrego (2010), modificado para el presente trabajo: (a) cuencas, (b) tectónica y división actual del Golfo de California.

El Golfo de California se originó por un proceso de separación durante el Mioceno Medio y tardío, de forma continua y hasta la actualidad existe una deformación transtensional. Este proceso de separación del continente, generó una diversidad biológica que ha estado sujeta a procesos de dispersión, eventos de aislamiento, eventos de especiación y extinciones (Stock y Hodges 1989; Delgado Argote 2008; Ledesma-Vázquez y Carreño 2010).

Hasta el momento, los estudios generados sobre el origen del Golfo de California han resuelto que durante el Oligoceno (~30Ma) la península aún se encontraba adherida a la sección del continente perteneciente a México, durante el Mioceno temprano (~22 Ma) un desplazamiento hacia el Este sucedió en la costa del Pacífico generando una subducción de la costa continental y durante el Plioceno la conformación del protogolfo llegaba a su forma actual (Ledesma-Vázquez y Carreño 2010), lo que ha generado cambios en los patrones de corrientes oceanográficas o modificaciones en los niveles de nutrientes, además los organismos dependientes de los sustratos rocosos se vieron sujetos a los cambios de la línea de costa o modificaciones en los tipos de sustrato disponible (Backus *et al.* 2009).

Las corrientes del Este fluyen hacia el ecuador como consecuencia de los giros subtropicales que pasan entre la costa de los giros en el Este y Centro, y son marcados por las contracorrientes que fluyen desde el polo a lo largo del continente, los tres grandes giros son la corriente nor-ecuatorial, la contracorriente nor-ecuatorial y la corriente sur-ecuatorial (Pennington *et al.* 2006)

El Pacífico mexicano y de centro américa está controlado por los efectos atmosféricos y solares que se encuentran en el aire superficial y que modifican las corrientes o temperaturas superficiales, se considera como zona templada, las aguas superficiales están carentes de hierro y en ocasiones de nitratos, por lo que la existencia de termoclinas que generen surgencias, modifican la concentración de nutrientes disponibles en la columna de agua superficial mejorando los niveles de clorofila, además el giro de Ekman contribuye a que la contracorriente nor-ecuatorial que presenta una franja de concentración de nitratos cerca de la superficie, incrementa la producción, ya que la baja de hierro genera pocos nitratos que

disminuyen los niveles de clorofila (Ralph y Niiler 1999; Kessler 2006; Lavin *et al.* 2006).

El Pacífico mexicano se extiende desde la isoterma de 25°C, abarca el límite sur del Golfo de California hasta la frontera sur de México, este punto se considera la frontera del Pacífico Tropical del Este de Centro América, mientras que la contra corriente ecuatorial que cubre las costas con altas salinidades y bajos nutrientes, avanza hacia el norte por la Corriente Costera de Costa Rica (Domo de Costa Rica) que se caracteriza por su baja salinidad. (Trasviña *et al.* 1999)

Las corrientes que se encuentran en el Pacífico Este mexicano y de Centro América son la Corriente de California, la corriente Ecuatorial y la Corriente Costera de Costa Rica, dichas corrientes se ven influenciadas por el viento y temperaturas superficiales a lo largo del año. Estas corrientes no sólo afectan al Golfo de California, también modifican el cuerpo de agua del Golfo de Tehuantepec ubicado en Oaxaca y Chiapas, y al Golfo Papagayo en Nicaragua, ya que en ambos entra la Corriente Costera de Costa Rica de igual manera se ven afectados por las temperaturas superficiales. Las temperaturas templadas que se registran en el cuerpo de agua llegan a >27.5 °C, se conecta a lo largo del Pacífico Este hasta la latitud 7°N, marcando un límite con el ecuador (Fiedler y Talley 2006; Svendsen *et al.* 2006)

II. OBJETIVOS

1. Objetivo General

Determinar si los patrones filogeográficos de las especies del género *Sargassum* del Pacífico Este y Golfo de California están relacionados a patrones y mecanismos evolutivos.

2. Objetivos particulares

(a) Determinar las especies del género *Sargassum* dentro del Golfo de California y el Pacífico Este a través de una identificación morfológica y anatómica de ejemplares

de colectas recientes y herborizados, para comparar entre morfologías encontradas del género utilizando la morfología, anatomía y análisis molecular.

(b) Determinar las relaciones filogeográficas entre el Golfo de California y otras áreas en el Pacífico Este por medio de marcadores moleculares.

(c) Determinar si el origen de las especies fue por mecanismos de dispersión o vicariánticos

III. HIPÓTESIS

En el Golfo de California, el Pacífico mexicano y el Pacífico tropical existe un número menor de especies del género *Sargassum* de las que se encuentran registradas, y que además se encuentran sujetas a mecanismos de dispersión.

IV. MATERIAL Y MÉTODOS

De la colecta y proceso morfológico

Golfo de California

En cada localidad visitada durante los años 2010-2013, se colectaron de 5-10 talos por morfología observada en los mantos. Se realizó un nuevo muestreo en 30 localidades (Fig. 6), obteniendo un total de 250 muestras nuevas, las muestras se obtuvieron con buceo libre, snorkeling y en caminatas sobre la plataforma rocosa durante mareas bajas, los talos, se colectaron con sujetador, estipe y fronda.

Se utilizaron 150 herborizaciones resguardadas en el Herbario Ficológico de Baja California Sur (HFBCS) con años de registro de 1979 a 2011, como material histórico, en total considerando las colectas recientes y los registros históricos, se revisó un total de 41 localidades con ejemplares para el presente estudio. Además, se revisaron ejemplares de los herbarios: Universidad de California en Berkeley (UC) y del Herbario Nacional del Instituto Smithsonian.

La reevaluación de caracteres taxonómicos, a nivel específico, consistió en construir una matriz de datos (Tabla 1) basada en descripciones de la literatura generada desde 1927 hasta 2010 y se examinó el material tipo disponible. De acuerdo a

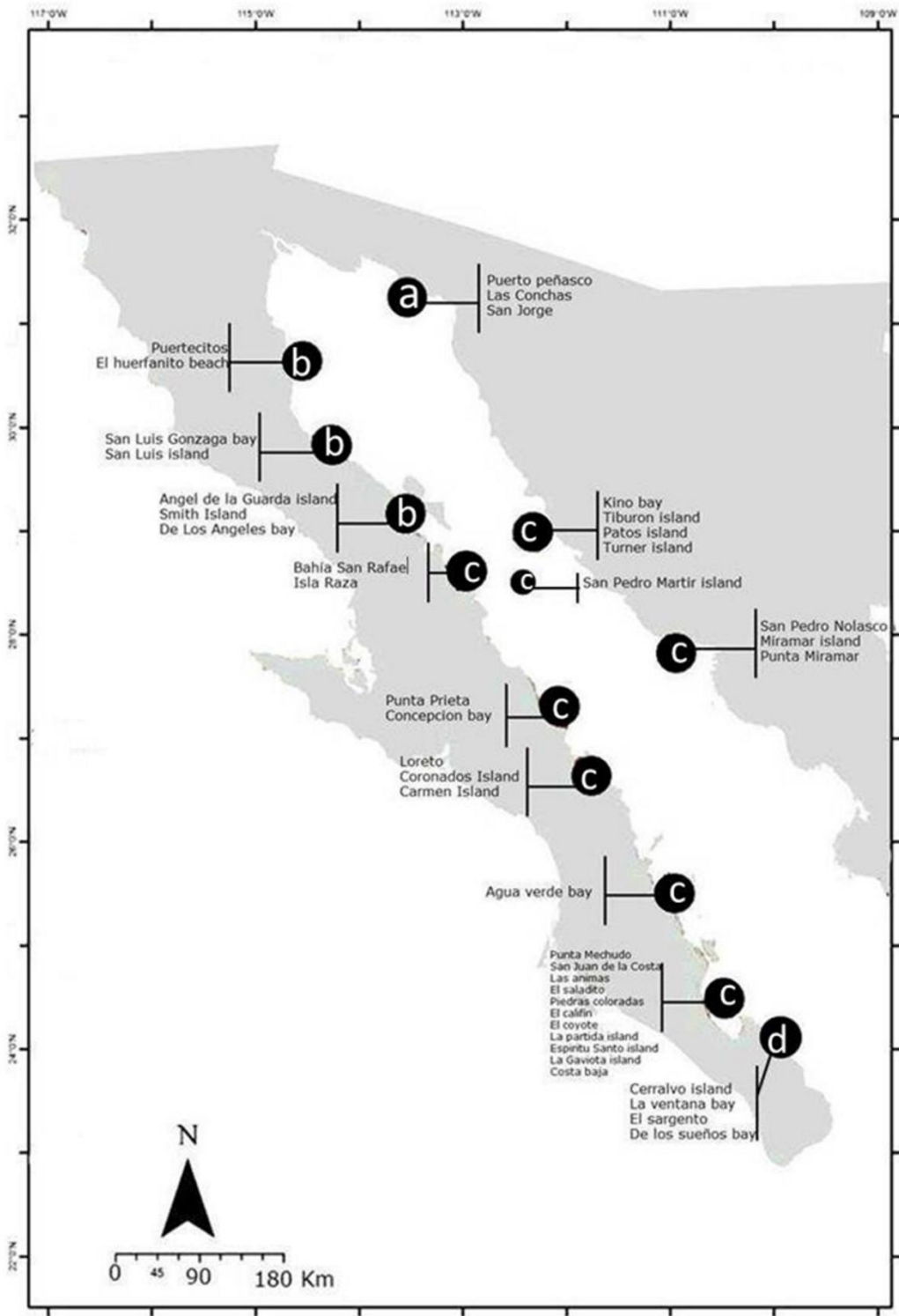


Figura 6. Localidades de colecta en el Golfo de California, periodo 2010-2013.

Tabla 1. Características utilizadas para la reevaluación morfológica para las especies de *Sargassum* del Golfo de California.

	<i>S. herporhizum</i>	<i>S. horridum</i>	<i>S. johnstonii</i>	<i>S. lapazeanum</i>	<i>S. sinicola</i>	<i>S. ulixem</i>
Sujetador	Disco con rizomas	-	disco	disco; hapteros cortos	Nudos, protuberancias	disco-hapteros
Talo	Cilíndrico y liso	protuberancias, cilíndrico	Cilíndrico y liso	cilíndrico	Liso	Cilíndrico, liso
Filoides	15–25 mm largo / 2–5 mm ancho	lineal-lanceolado, agudo	estrecho lanceolado a lineal, pedicelos cortos	Nervadura poco evidente, asimétrico, pedicelo corto	30–60 (90) mm largo / (2) 3–5 mm ancho	Cuneado, sésil, 1–2 mm largo/1–2 mm ancho
Margen	Liso a dentado irregular	Serrado irregular-dentado a serrado doble	Poco denticulado	La mitad basal es suave y cóncava; lo sobrante del filoide es dentado	Dentado irregular	liso
Nervadura	evidente o desvanecida	evidente	ausente o poco evidente	ausente o poco evidente	evidente	desvanecida
Críptostomata	Ausentes o pocos e inconspicuos	numerosos, conspicuos (sobre todo el talo)	no abundantes	abundantes y conspicuos	inconspicuos	Sin criptostomatas

Continúa Tabla 1.

	<i>S. herporhizum</i>	<i>S. horridum</i>	<i>S. johnstonii</i>	<i>S. lapazeanum</i>	<i>S. sinicola</i>	<i>S. ulixem</i>
Diámetro del aerocisto	> 3 mm	4–8 mm	5–9 mm	.5–3 mm	> 6 mm	2 mm
Margen	liso	-	Liso, mucrón largo(aplanado-remanentes de filoides)	Coronados o or rimmed by foliar remnants that form a crest	liso, mucrón muy pequeño (a comparación del diámetro del aerocisto) en el extremo superior	liso
forma	Apiculado, esférico a ovoide	Esférico	Subesférico a elíptico	elípticos	En su mayoría esféricos	elíptica
Pedicelo	-	corto	Corto en comparación al aerocisto	-	presente	sésil

estudios previos, se debe utilizar un mínimo de 27 talos por especie morfológica registrada para realizar esta evaluación taxonómica (Andrade-Sorcía 2005).

Pacífico mexicano y de Centroamérica

Se consideró material reciente o nuevo, al generado en las colectas realizadas entre los años 2009-2013; se colectó en un total de 8 zonas (Tabla 2) desde Ensenada (Pacífico Norte Mexicano) hasta Panamá (Pacífico Tropical) (Fig. 7) en donde se han reportado mantos del género *Sargassum* y donde el acceso a las áreas de muestreo era factible, la distancia mínima entre puntos de colecta fue 200 km, se tomaron de 5-8 especímenes por especie morfológica, reportada previamente, en cada punto de muestreo.

Las muestras se identificaron a nivel específico utilizando tablas de identificación (Tabla 3) generadas de la literatura reportada desde 1937-1945.

Se integró el material herborizado que está resguardado en el Herbario ficológico de Baja California Sur (HFBCS), en el Herbario Nacional del Instituto Smithsonian (US) y el Herbario de la Universidad del Mar.

Golfo de California y Pacífico Este

Los ejemplares colectados entre 2010 y 2013 fueron procesados en el laboratorio de botánica marina en la Universidad Autónoma de Baja California Sur, para su evaluación y/o identificación y herborización. Los ejemplares herborizados se incorporaron a la colección del herbario HFBCS (Aexo: Tabla 11).

Algunas de las estructuras de los talos se rehidrataron para poder realizar las mediciones y cortes histológicos manuales, esta rehidratación se realizó con alguna de las dos siguientes mezclas:

$\frac{3}{4}$ Suavizante para telas + $\frac{1}{4}$ agua de mar

$\frac{2}{4}$ Jabón líquido para trastes + $\frac{1}{4}$ agua de mar

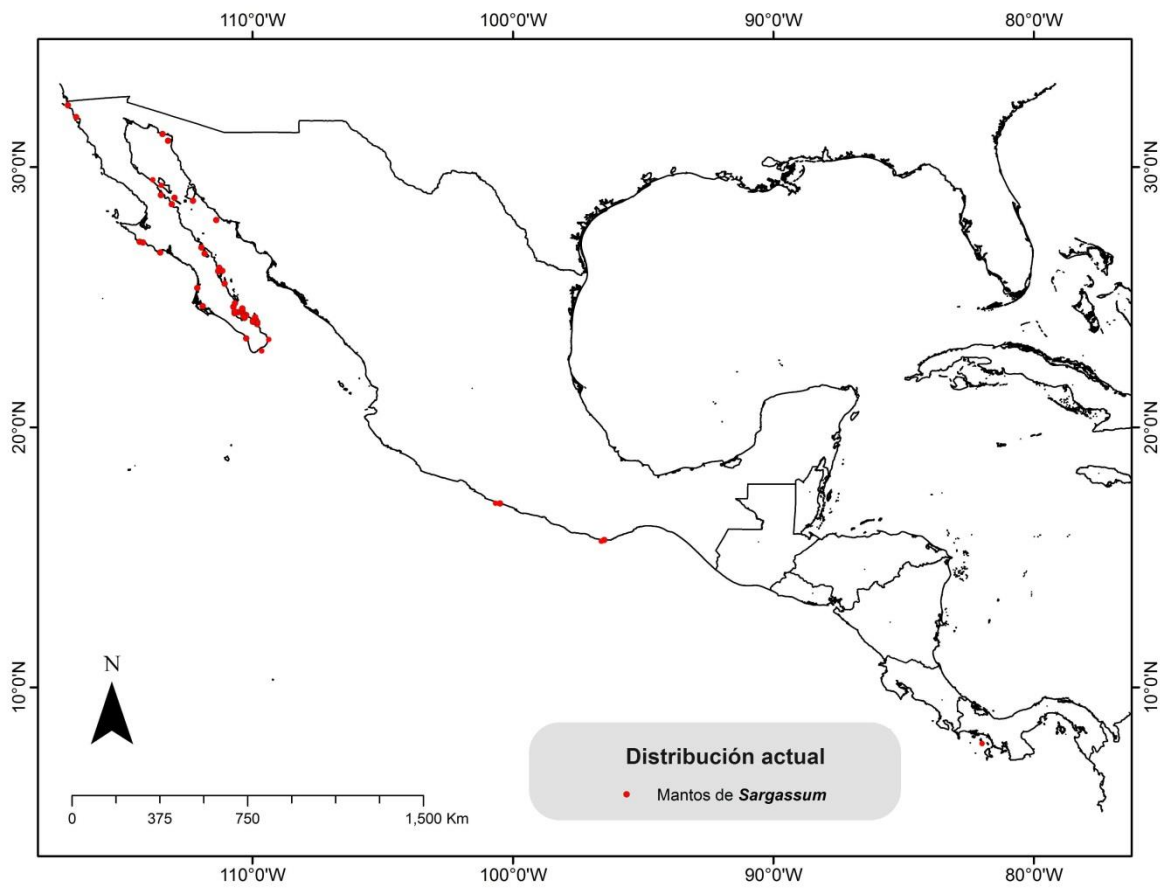


Figura 7. Zonas de colecta en el Pacífico Este.

Tabla 2. Localidades de muestreo 2010-2013 y localidades registradas previas al estudio.

GOLFO DE CALIFORNIA			
Año	Localidad	Estado	País
1980, 2006	Bahía de los Ángeles	Baja California	México
1984	Isla Danzante	Baja California	México
1989, 1993, 1992, 2006	Isla Mejía	Baja California	México
2009	Isla Miramar	Baja California	México
1989, 1991, 1998, 2000, 2001, 2002, 2006	Isla Patos	Baja California	México
1993, 1994, 2007	Isla San Luis	Baja California	México
1999, 2006	La Gringa	Baja California	México
2010,2011	Bahía de La Paz	Baja California Sur	México
2010, 2011	Bahía Concepción	Baja California Sur	México
2010,2011	Cabo San Lucas	Baja California Sur	México
1991	Isla Carmen	Baja California Sur	México
1983	Isla Coronado	Baja California Sur	México
2011	San Carlos Pedregoso	Baja California Sur	México
2010	Islas Marías	Nayarit	México
2010	Bahía Kino	Sonora	México
1983	Isla Raza	Sonora	México

Continúa Tabla 2.

GOLFO DE CALIFORNIA			
Año	Localidad	Estado	País
2010, 2011	Isla San Pedro Mártir	Sonora	México
1991,1994	Isla San Pedro Nolásco	Sonora	México
1989, 1993, 1994, 2006	Isla Tiburón	Sonora	México
1988, 2006	Isla Turner	Sonora	México
2010	La cueva	Sonora	México
1995	Puerto Libertad	Sonora	México
2010, 2011	Puerto Peñasco	Sonora	México
PACÍFICO			
	Ensenada	Baja California	México
1990, 1992	Bahía Magdalena	Baja California Sur	México
2011	Conquista Agraria	Baja California Sur	México
1990	Isla Magdalena	Baja California Sur	México
1998, 2003	San Hipólito	Baja California Sur	México
2002, 2013	Agua Blanca	Oaxaca	México
2013	San Agustinillo	Oaxaca	México
2011	Isla del Coco		Costa Rica
2009, 2011	El Roble	-	Nicaragua
			Panamá

Tabla 3. Caracteres taxonómicos utilizados para la identificación de especies del género *Sargassum* del Pacífico Este.

	<i>S. howellii</i>	<i>S. liebmannii</i>	<i>S. palmeri</i>	<i>S. zacaе</i>	<i>S. templetonii</i>	<i>S. pacificum</i>
sujetador	Disco (costra)	Disco (costra)	Disco (costra)	Tendiente a cónico	NI	Coalescente y plano
Estipe	Cilíndrico	Cilíndrico	Cilíndrico o poco angulado	liso	NI	cilíndrico y verrugoso, liso
Longitud de estipe	9 cm	1-1.5 cm	20 cm	NI	NI	NI
Ramas	10 cm largo	45-50 cm	NI	NI	NI	NI
Proyección, tipo de crecimiento secundario	Espiral	Cilíndrico, liso, torcido y aparentemente angulado (cuando está seco), alternado	Comprimido (plano)/angulado	60 cm	36 cm o mas	

Continúa Tabla 3.

	<i>S. howellii</i>	<i>S. liebmannii</i>	<i>S. palmeri</i>	<i>S. zacae</i>	<i>S. templetonii</i>	<i>S. pacificum</i>
Filoides						
Forma, longitud/grosor, margen, criptostomas	lanceolado, oblongo, lineal, 65mm largo/8mm ancho, serrado en intervalos	Amplio hacia oblongo lanceolado, ápice redondeado tendiente a agudo (punta), 4 cm largo/ 4-6 mm ancho, ondulado a crispado, casi plano	Pequeños y poco visibles, 3cm largo/0.25 cm ancho	furcado, alongado-lanceolado, ápice obtuso, Dentado, ondulado, 5cm/7mm, corto, forma cónica (plano en la parte apical y cilíndrica en la base)	Bífido (bifurcado), alongado-lineal lanceolado, furcado, delgado, dentado y/o liso, 2.5-7cm long. /1-4 mm ancho	oval u oblongo a lanceolado (raramente lineal), ápice obtuso, redondeado o agudo, raramente bífido, Ondulado o serrado 5 cm largo criptostomas pequeños, disposición azarosa, a veces forman una hilera al lado de la nervadura
Nervadura	Delgada, evidente	Casi alongado hasta el ápice, evidente en la base		Poco alongado, desvanecido hacia el ápice	evidente, casi alongado, desvanecido hacia el ápice	
Pedicelo	sésil	corto	NI	con	con	alongada corto

Continúa Tabla 3.

	<i>S. howellii</i>	<i>S. liebmannii</i>	<i>S. palmeri</i>	<i>S. zacaе</i>	<i>S. templetonii</i>	<i>S. pacificum</i>
Aerocisto, Diámetro máximo	presente	3-4 mm	semicilíndrico			
Margen, forma	Espinas (ornamentación)	Casi esféricos	pequeños, largos y delgados	Apícula, Esférico	Esférico, lisos	Esférico u ovalado, lisos o con una espina delgada o mucrón
Pedicelo	NI	Grueso y comprimido, más corto que el aerocisto	NI			
Estructuras accesorias	espinas	apícula, similitud al filoide (alado)	esférico	Ancho en la base, plano en el ápice, algunos son subfoleaceos, y dentados, apícula pequeña.	2-4 mm largo	Corto y cilíndrico, Delgado o parecido al filoide, con márgenes lisos o serrados, de la misma talla o más largos que el aerocisto

Continúa Tabla 3.

	<i>S. howellii</i>	<i>S. liebmannii</i>	<i>S. palmeri</i>	<i>S. zacaе</i>	<i>S. templetonii</i>	<i>S. pacificum</i>
Forma, estructuras accesorias	dicotómicos, robustos y ligeramente comprimidos	Dicotómicos, dentados, con alas		filiforme, lanceolado-plano, obtuso	cilíndrico, ramas	Ramificado, cilíndricos, lanceolados, lisos o con proyecciones de dentaciones
Longitud máx./ancho	2-5 mm	3-8 mm	2-3.5 mm	2-3mm	2-3 mm	NI
Crecimiento	axilar crecimiento en ramilletes	Solitarios, crecimiento axilar o arreglados en racimos terminales de panículas	NI	NI	NI	Con aerocistos o pequeños filoides, bisexuales

Con los talos frescos o recién colectados, se realizaron las mediciones y cortes a tejidos o diferentes estructuras. Las mediciones de los talos se realizaron con un metro convencional, las mediciones de filoides se hicieron con vernier.

Para la observación de estructuras se utilizó un estereoscopio con 2x-4x (Olympus® SZ-CTV) y un microscopio (Olympus® BX41) usando objetivos de 4x, 10x, 20x y 40x.

Los cortes histológicos se hicieron a mano con navajas Dorco® de doble filo, los cortes de los tejidos se observaron sin tinción y se conservaron en una solución de miel Karo^(MR) 100% + formol 4%.

Se realizaron fotografías de talos, de estructuras reproductivas y vegetativas, de cortes histológicos de estructuras reproductoras y estructuras vegetativas, con el fin de mostrar los caracteres taxonómicos útiles para la identificación a nivel específico del género *Sargassum*.

De los talos colectados, se tomaron muestras de 5-10 cm de tejido por cada talo, para secar los tejidos se utilizó papel bajo en químicos blanqueadores y las muestras se colocaron en la sombra sobre papel cartulina, una vez seco el tejido, se colocó en sílica gel, estas muestras se utilizaron posteriormente para el análisis molecular correspondiente.

Del análisis molecular

Extracción de ADN para muestras de ambas regiones:

- (a) Las muestras se lavaron con agua destilada antes de ser usadas para extracción, para ello se utilizaron pinceles de cerda delgada-mediana para quitar los epífitos, la muestra de tejido se dejó secar por 12 horas.
- (b) Cada muestra fue pulverizada en nitrógeno líquido, utilizando un mortero por muestra y 150 ml de nitrógeno líquido por cada muestra.
- (c) El polvo obtenido se colocó en microtubos de plástico (1.5 ml) para iniciar la extracción de ADN. El peso máximo utilizado fue de 1 gr.

(d) Se siguieron los pasos del protocolo Genomic DNA From Plant (Macherey-Nagel) hasta la obtención de ADN. Después de agregar la *RNasa A*, la mezcla se colocó en incubación, si el polvo obtenido era fino, la incubación era de 10-15 minutos, pero si el polvo era grueso se tuvo que dejar hasta por 3 horas en incubación.

(e) Al final se obtuvieron 100 µl de templete de ADN por cada muestra procesada.

Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR por sus siglas en inglés)

Por cada tubo de reacción en cadena de la polimerasa consistió en 1X buffer, se agregaron 12.85 µl de agua nanopura, 2.5 µl de 10x taq Buffer Qiagen^{MR}, 2.5 µl de MgCl₂, 2 µl de 10mM dNTP, 1 µl de cebador de avance ITS2-BF y 1 µl de cebador de retroceso ITS2-BR, 0.15 µl TaKaRa ExTaq[®] Polimerasa, 3 µl de extracto de ADN genómico.

La amplificación consistió en un ciclo de 4 minutos de desnaturalización a 94°C, posteriormente durante 35 ciclos se hizo el recocido, iniciando con un ciclo de un minuto a 94°C, un minuto a 50° C y dos minutos a 72° C, como último ciclo la extensión se realizó durante seis minutos a una temperatura de 72°C.

Por cada tubo de reacción en cadena de la polimerasa consistió en 1X buffer, se agregaron 13.85 µl de agua nanopura, 2.5 µl de 10x taq Buffer Qiagen^{MR}, 2.5 µl de MgCl₂, 2 µl de 10mM dNTP, 1 µl de cebador de avance *cox3-F* y 1 µl de cebador de retroceso *cox3-R*, 0.15 µl TaKaRa ExTaq[®] Polimerasa, 2 µl de extracto de ADN genómico.

La amplificación consistió en un ciclo de 4 minutos de desnaturalización a 94°C, posteriormente durante 35 ciclos se hizo el recocido, iniciando con un ciclo de 30 segundos a 94°C, 30 segundos a 45° C y un minuto a 72° C, se realizó un último ciclo para la extensión durante seis minutos a una temperatura de 72°C.

Para el presente estudio se utilizaron como marcadores moleculares ITS2 (Yoshida *et al.* 2000), *cox3* (Boo *et al.* 2011) y *cox1* (Lane *et al.* 2007) (Tabla 4)

Terminada la amplificación de ADN se realizaron las pruebas de electroforesis en gel de agarosa, después de obtener las bandas en el gel de corrimiento y verificar la presencia de ADN, las muestras positivas se purificaron siguiendo los pasos de High Pure PCR Product Purification Kit (Roche). De estas muestras purificadas, se volvió a verificar la presencia de ADN con bandas de corrimiento en gel de agarosa, las muestras positivas se enviaron a secuenciar con la compañía Coreana Genotech.

Trabajo con secuencias.

Una vez obtenidos los cromatogramas de las secuencia de avance (forward) y retroceso (reverse), cada par de secuencias se limpió con el programa CROMAS LITE 2.01[®] (Technelysium Pty Ltd) y se comparó para formar una línea única de nucleótidos (F+R) con el programa Serial Cloner 2.6.0 (Perez 2013), después de realizar este paso por cada muestra de la que se extrajo ADN, se realizó la alineación.

Para alinear las secuencias se utilizó el programa MEGA 6 (Tamura *et al.* 2012) con el método de Clustal W, con parámetros predefinidos por el programa.

Se utilizaron secuencias ya publicadas de GenBbank (Anexo: Tabla 11) para realizar el análisis de filogenia.

Construcción de árboles de filogenia

Golfo de California

Un total de 60 especímenes se utilizaron para la extracción de ADN, para la amplificación y su secuenciación, de estos 60 especímenes, únicamente se logró obtener 48 secuencias útiles para su posterior análisis

Tabla 4. Lista de cebadores y temperaturas de recocido correspondiente a los tres marcadores evaluados en el estudio actual.

Marcador	Cebador	Secuencia del cebador	TR (°C)	Referencia
ITS2	5.8S-BF	5'- CGA TGA AGA ACG CAG CGA AAT GCG AT -'3	55	Yoshida <i>et al.</i> 2000
	25BR-2	5'- TCC TCC GCT TAG TAT ATG CTT AA-3'		
cox1	GazF2	5'- CAA CCA YAA AGA TAT WGG TAC	50	Lane <i>et al.</i> 2007
	GazR2	-3' 5'-GGA TGA CCA AAR AAC CAA AA - 3'		
cox3	F34	5'- CCA TTT CAT TTA GTN GAY CCH	45	Boo <i>et al.</i> 2011
	R20	AG -'3 5'- AAC AAA RTG CCA ATA CCA KG - 3'		

Se determinó la relación filogenética entre las secuencias obtenidas por cada marcador molecular: ITS2, *cox3*, *cox1*. Se determinó la relación filogenética con datos combinados (ITS2+*cox1*+*cox3*). Se calculó el modelo más adecuado para los datos, usando el programa JModeltest (Darriba *et al.* 2012) y MEGA 6 (Tamura *et al.* 2013), para el árbol combinado se obtuvo un modelo de tiempo reversible generalizado incluyendo la tasa de variación entre sitios y sitios invariables (GTR + Γ + I), mientras que para los árboles individuales se incluyó la variación entre sitios con un modelo de Kimura 2 + Γ .

Por cada marcador molecular se realizó un análisis de máxima similitud (ML, por sus siglas en inglés), máxima parsimonia (MP, por sus siglas en inglés) y del vecino más cercano (NJ, por sus siglas en inglés), para el árbol combinado además de los análisis mencionados anteriormente, se realizó un análisis de inferencia bayesiana.

Los árboles de máxima similitud se generaron utilizando los programas RAxML (Stamatakis 2006), Garli 0.96 (Zwicl 2006) y MEGA 6 (Tamura *et al.* 2013) como programas de análisis.

El análisis de máxima parsimonia (MP) se realizó con PAUP 4.0 Beta (Swofford 2002), se utilizó el algoritmo de la búsqueda heurística con: 1000 agregaciones de secuencias aleatorias, árboles de reconocimiento bi-seccional (TBR, por sus siglas en inglés) con intercambio de ramas, árboles multi nivel (MULtrees, por sus siglas en inglés), todas las características sin ordenar y sin ponderar, aquellas ramas con una longitud máxima de cero se colapsaron para generar politomías. Los valores de réplicas (bootstrap) de los nodos resultantes se valoraron utilizando 1000 replicaciones integrando 10 secuencias aleatorias, TBR y MULtrees. Algunas de las secuencias nuevas obtenidas en el análisis se publicaron en GenBank (Tabla 10).

El análisis bayesiano se realizó con el programa MrBayes V.3.1 (Ronquist y Huelsenbeck 2003), los parámetros utilizados fueron: la cadena de Monte Carlo (MC³) con el modelo GTR + Γ para los datos individuales y combinados. Para cada matriz se realizaron un millón de generaciones con dos corrimientos independientes de cuatro cadenas, los árboles se muestrearon cada 1000 generaciones. El periodo de marcado (burn-in) se identificó gráficamente siguiendo las semejanzas en cada generación para determinar en qué momento alcanzaban una estabilización (meseta).

Los árboles muestreados por estacionalidad se utilizaron para inferir la probabilidad posterior Bayesiana (BPP).

La edición de los árboles se realizó en los programas MEGA 6 (Tamura *et al.* 2013 y FigTree 1.3.1 (Rambaut 2009).

Pacífico Mexicano y Tropical

Análisis de filogenia.

Se reconstruyó la filogenia de las especies del género *Sargassum*, utilizando un total de 42 de secuencias de *cox3* (Tabla 7) para la inferencia filogenética se usaron secuencias publicadas en GenBank (Anexo: Tabla 11).

Se hizo el análisis del modelo más adecuado para los datos, para ello se utilizó el programa JModeltest (Darriba *et al.* 2012), obteniendo un modelo de GTR + Γ para el árbol combinado.

Se realizó un análisis de máxima similitud (ML), máxima parsimonia (MP), del vecino más cercano (NJ) y un análisis de inferencia bayesiana.

Análisis Filogeográfico.

Se reconstruyó la estructura filogeográfica de las especies del género *Sargassum*, después de la determinación específica de las mismas. Se consideraron los rangos reportados hasta el año 2010, los rangos de muestreo para el presente estudio (2010-2013), para separar geográficamente a las poblaciones.

Se consideraron las secuencias de *cox3* obtenidas de la evaluación del Golfo de California y las secuencias obtenidas para el Pacífico Este.

El análisis de los datos se inició calculando el mejor modelo correspondiente con el programa JModelTest (Darriba *et al.* 2012; Guindon y Gascuel 2003).

Se realizó una exploración inicial de las relaciones filogenéticas aplicando el análisis del vecino más cercano (Neighbor joining) con el programa MEGA 5.04 (Tamura *et al.* 2011), un análisis Bayesiano que se realizó con el programa MrBayes (Huelsenbeck y Ronquist 2001; Ronquist y Huelsenbeck 2003), el análisis bayesiano se corrió por 1×10^5 generaciones, el soporte del nodo se calculó con la probabilidad posterior estimada de 1000 árboles con un periodo de marcado (burn-in) de 1000 árboles.

Para realizar las inferencias sobre las relaciones filogenéticas entre las secuencias del ADNmt *cox3*, se utilizaron secuencias ya publicadas en GENBANK (Tabla 11). Se generó un análisis de máxima similitud (ML) utilizando el programa MEGA 5.04, con una búsqueda heurística utilizando el mejor modelo para los datos HKY (Hasegawa, Kishino y Yano) basado en la evaluación de la proporción de similitud (LRT por sus siglas en inglés, Likelihood Ratio test) en JModelTest (Darriba *et al.* 2012; Guindon y Gascuel 2003).

El soporte del nodo se calculó con la probabilidad posterior estimada de 5000 árboles (periodo de marcado de 1000 árboles), para el análisis de máxima similitud, el soporte del nodo se calculó con 10 000 réplicas (bootstrap).

La tasa evolutiva se calculó en MEGA 6 comparando las secuencias generadas en este estudio, con el grupo externo utilizado *Sargassum muticum.*, se calculó el reloj evolutivo usando el árbol de máxima similitud correspondiente a los datos, con un modelo GTR con una distribución $\Gamma+I$, con una categoría gamma de 4 utilizando todos los sitios.

La información de haplotipos se generó para cada sitio muestreado y se calculó con el programa Arlequín (Excoffier *et al.* 2005) y el mapa se generó con el programa TCS.21 (Clement *et al.* 2000). Se realizó un análisis de haplotipos para la especie *S. horridum* y otro para la especie *S. pacificum*. Sin embargo, no se pudo obtener material genético suficiente de otras especies para realizar este mismo ejercicio.

Las poblaciones que se consideraron para *S. horridum* de acuerdo con su distribución y con la separación entre puntos de muestreo tuvieron un mínimo de 200 km de distancia, por lo que únicamente se separaron las poblaciones:

- 1) Golfo de California:

- a. Norte
 - b. Medio
 - c. Boca
- 2) Pacífico Mexicano

Las poblaciones que se consideraron para *S. pacificum* de acuerdo con su distribución y con la separación entre puntos de muestreo tuvieron un mínimo de 200 km de distancia, ya que el acceso a los puntos de muestreo fue posible sólo en algunos sitios.

- 1) Pacífico Mexicano
- 2) Golfo de California
- 3) Panamá
- 4) Nicaragua
- 5) Costa Rica

Propuesta de reloj evolutivo.

Para esta sección se utilizaron todas las secuencias obtenidas con el marcador molecular *cox 3* y secuencias publicadas en GenBank para la reconstrucción de filogenia.

Como grupo externo se utilizó la secuencia de la especie *Phaeodactylum tricornutum*, se usó la tasa de divergencia evolutiva calculada con la diferencia en número de pares de bases (0.08) con 47 secuencias y un total de 413 sitios útiles.

Para comparar el reloj evolutivo calculado con *P. tricornutum* también se calibró el reloj evolutivo considerando el fósil de *Cystoseirites partschii* del Mioceno (~23 My a ~5.3 My) de Transilvania, por lo que se incluyó en el árbol especies de *Cystoseira* sp. Se calculó el número de sitios diferentes entre secuencias considerando transiciones y transversiones.

Fósiles

El material utilizado para esta sección, forma parte del Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur. La datación del lugar de muestreo corresponde a la subcuenca del Plioceno de Palma Sola (Fig. 8), los especímenes se ubicaron en la subcuenca de acuerdo a los datos geológicos realizado por Ruiz-Geraldo (2005). Las muestras se reconocen como roca sedimentaria con impresión de icnofósiles.

Se tomaron medidas de largo y ancho de la impresión. Se tomaron fotografías a cada roca sedimentaria que tenía una impresión, en total se fotografiaron 3 muestras. Para la reconstrucción, se utilizaron las rocas que mostraron las impresiones más evidentes.

Las fotografías se procesaron en Coreldraw 11[®] (Corporación Corel), la reconstrucción se hizo con la herramienta Bézier para trazado de puntos sobre la silueta de la impresión.

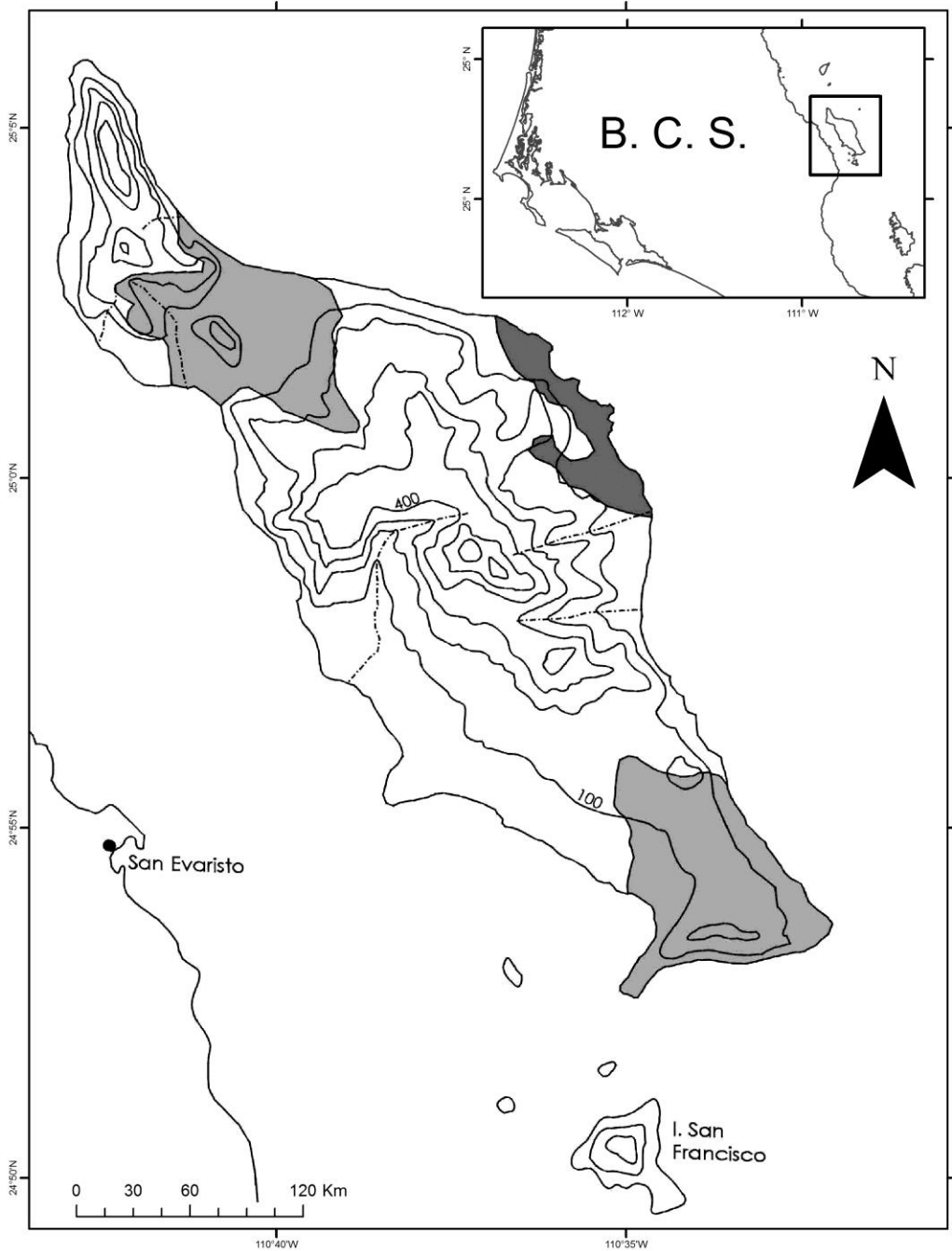


Figura 8. Subcuenca del Plioceno de Palma Sola (P) en Isla San José. Puntos de muestreo (tonalidades grises). Tomado de Ruiz-Geraldo 2005 y modificado para el presente trabajo

V. RESULTADOS

Morfología

Golfo de California.

Se hizo una comparación de material histórico, de colectas recientes y del material tipo (Tabla 5), se observaron tres secciones y seis especies. Entre las secciones se observaron varias características morfológicas para identificar a este nivel taxonómico: sección Herporhizum se caracterizó por la presencia de sujetador en forma rizohidal; la sec. Sinicola se diferenció por los aerocistos esféricos y lisos; la sec. Lapazeanum se distingue por los filoides que tienen nervadura poco evidente; la forma del sujetador para la sección Sinicola y Lapazeanum puede ser cónico, hapteroidal o discoidal, son grupos que pueden o no, presentar ramificaciones secundarias en el talo.

El análisis de morfología sugiere seis especies del género *Sargassum* presentes en el Golfo de California: *S. herporhizum* (Fig. 9), *S. horridum* (Fig. 10), *S. johnstonii* (Fig. 11), *S. lapazeanum* (Fig. 12), *S. sinicola* (Fig. 13). Sumado a estas especies, se encontró una morfología que no cumplía con las características de las descripciones de las especies reportadas para el Golfo de California, por lo que se propone como nueva morfología a *Sargassum ulixem* (Fig. 14).

Reevaluación de caracteres.

Sujetador. *S. herporhizum* tiene rizoides que se extienden sobre las rocas, cuando es despegado del sustrato, los rizoides se confunden con las ramas del mismo talo. Las otras especies (*Sargassum horridum*, *S. johnstonii*, *S. lapazeanum*, *S. sinicola* and *S. ulixem*) muestran sujetadores disco-hapteroidales o hapteros.

Estipe. Todas las especies muestran un estipe cilíndrico mientras están frescos (recién colectados) y jóvenes sin llegar a la senescencia. Sólo el estipe de la especie *S. horridum* presenta espinas, otras especies presentan un estipe liso. Todos los talos presentaron cicatrices que se observan como prominencias (Fig. 10).

Tabla 5. Reevaluación de la nomenclatura de Secciones del género *Sargassum* en el Golfo de California.

Setchell y Gardner 1924	Dawson 1944	Norris 2010		Estudio Actual		
<i>Sargassum acinacifolium</i> <i>S. guardiense</i>	Sinicola Group	<i>S. horridum</i> <i>S. sinicola</i>	Sect. <i>Sinicola</i>	<i>S. sinicola</i> subsp. <i>sinicola</i> <i>S. sinicola</i> subsp. <i>camouii</i>	Sect. <i>Sargassum</i> Sect. <i>Horridum</i>	<i>S. sinicola</i> <i>S. horridum</i>
<i>S. lapazeanum</i> <i>S. bryantii</i>	Herporhizum Group	<i>S. camouii</i> <i>S. herporhizum</i>	Sect. <i>Herporhizum</i>	<i>S. herporhizum</i>	Sect. <i>Herporhizum</i>	<i>S. herporhizum</i>
<i>S. horridum</i> <i>S. marchantae</i>		<i>S. brandegeei</i> <i>S. liebmanni</i>		<i>S. brandegeei</i> <i>S. agarhianum</i> (uncertain record)		
<i>S. insulare</i>	Lapazeanum Group	<i>S. lapazeanum</i>	Sect. <i>Lapazeanum</i>	<i>S. lapazeanum</i>	Sect. <i>Lapazeanum</i>	<i>S. lapazeanum</i>
<i>S. sinicola</i>		<i>S. asymmetricum</i> (<i>S. sonorensis</i>)		<i>S. sonorensis</i>		<i>S. johnstonii</i>

Continua tabla 5.

Setchell y Gardner 1924	Dawson 1944	Norris 2010	Estudio Actual	Setchell y Gardner 1924	Dawson 1944	Norris 2010
<i>S. cylindrocarpum</i>		<i>S. acinacifolium</i>		<i>S. acinacifolium</i>		<i>S. ulixem</i>
<i>S. polyacanthum f. americanum</i>		<i>S. macdougalii</i>		<i>S. macdougalii</i>		
<i>S. johnstonii</i>	Johnstonii Group	<i>S. johnstonii</i>	Sect. Johnstonii	<i>S. johnstonii</i>	Sinonimia	
<i>S. johnstonii f. laxius</i>		<i>S. johnstonii f. gracile</i>		<i>S. johnstonii f. gracile</i>		
<i>S. johnstonii f. gracile</i>						
<i>S. herporhizum</i>						
<i>S. brandegeei</i>						

Filoides. *S. herporhizum* tiene filoides simétricos, lineales con un margen liso-dentado, presenta una nervadura evidente que se desvanece hacia el ápice. *S. horridum* tiene filoides simétricos, la estructura va desde cartilaginoso hasta laxo, los criptostomas están presentes, el margen del filoide es serrado, la forma del filoide es lanceolada o lineal, la nervadura es evidente, los filoides crecen en ramilletes sobre el eje que corre hacia el pedicelo de la vesícula (Fig. 10). *S. lapazeanum* presenta filoides asimétricos y la nervadura es poco evidente, algunos filoides no son completamente planos, muestran una estructura tridimensional en forma de coronas o crestas, los criptostomas son mucho más evidentes durante la edad de reproducción (Fig. 12).. *S. johnstonii* muestra un filoide lanceolado con márgenes lisos y con nervadura no evidente, los filoides crecen sobre un pedicelo (Fig. 11). Los filoides de *S. sinicola* crecen de forma individual sobre las ramas o el eje principal, muestran pedicelos de 2-8 mm de largo, son estructuras simétricas con una nervadura evidente y presentan criptostomas, la forma del filoide es lineal con un margen de liso a dentado, son estructuras laxas. Las tallas de todos los filoides son muy variables.

Aerocistos. Los aerocistos de *S. horridum* son esféricos, presentan espinas o abultamientos en el ápice (mucrón), crecen de ramillete con los filoides (Fig. 10). *S. johnstonii* muestra aerocistos ovales con una extensión apical o un mucrón, esta extensión llega alcanzar los ~1.5 cm de largo por lo que parece un filoide que presenta nervadura poco evidente; el crecimiento de estos aerocistos es haciendo racimos con los filoides (Fig. 11). La especie de *S. lapazeanum* presenta aerocistos de forma oval con un margen modificado, este margen tenderá a parecerse a los filoides (aerocistos foleares) llamadas coronas, esta extensión foliar presenta una nervadura poco evidente; los criptostomas están presentes; los aerocistos crecen en forma de racimo (Fig. 12). En la especie de *S. sinicola* los aerocistos son esféricos, lisos y con un pedicelo evidente 2-8 mm de largo, esta estructura crece de forma individual (Fig. 13).

Receptáculos. Esta estructura varía en talla y forma entre las especies, *S. horridum* y *S. sinicola* muestran receptáculos cilíndricos, mantienen tallas entre 1- 3- cm de

largo desde el pedicelo hasta el ápice, crecen en forma axilar a los filoides, la mayoría de los filoides están ausentes cuando el receptáculo está maduro, los receptáculos de *S. horridum* presentan espinas (Fig. 10). *S. lapazeanum* muestra receptáculos ~5 mm de largo, son más cortos que los de *S. horridum* y *S. sinicola*, los receptáculos de *S. lapazeanum* muestran espinas o estructuras asociadas como aerocistos o filoides, los receptáculos crecen en ramilletes (Fig. 12). *S. johnstonii* presenta receptáculos con una apariencia similar a los filoides, crecen en forma axilar al filoide y no muestra estructuras accesorias (Fig. 11).

Descripciones de especies.

1. *Sargassum herporhizum* Setchell y Gardner 1924, p. 739, pl. 20, Figs. 69–71.

ESPÉCIMEN TIPO: I. M. Johnston no. 72, colectado entre rocas sobre la zona litoral superior de la Isla San Jorge en el Golfo de California, CAS 132 (Herbario de la Academia de la Ciencia de California- Herbarium of California Academy of Science)

SINÓNIMO HETEROTÍPICO: *Sargassum brandegeei* Setchell y Gardner 1924. p. 736, Plate 21, Fig. 79.

Talo mayor a 30 cm con varios ejes verticales lisos, con ramas dispuestas de forma irregular o alterna, en ocasiones se ven verticiladas sobre los rizoides. Estipe corto y con un eje primario inicial que se erige desde un pequeño disco como base, este a su vez genera ramificaciones delgadas (menos de 3 mm), son ramas reptantes cilíndricas adheridas a varios puntos por pequeños hápteros. Varios ejes verticales originados a lo largo de los rizomas horizontales. Filoides lineales, largos y delgados (~15-25 mm de largo y ~2-5 mm de ancho), con una nervadura evidente que se desvanece hacia el ápice. Se observa un número menor de criptostomas, el margen del filoide es irregular a dentado. Los aerocistos son esféricos a ovoides y en su mayoría lisos, más de 3 mm de diámetro sobre los pedicelos.

HÁBITAT: talo que crece sobre rocas en zonas submareales (3-5 m de profundidad), comparte espacio con la especie *S. johnstonii*.

DISTRIBUCIÓN ACTUAL: Bahía de Los Ángeles, Baja California; Bahía Concepción Baja California Sur; La Cueva, Sonora.

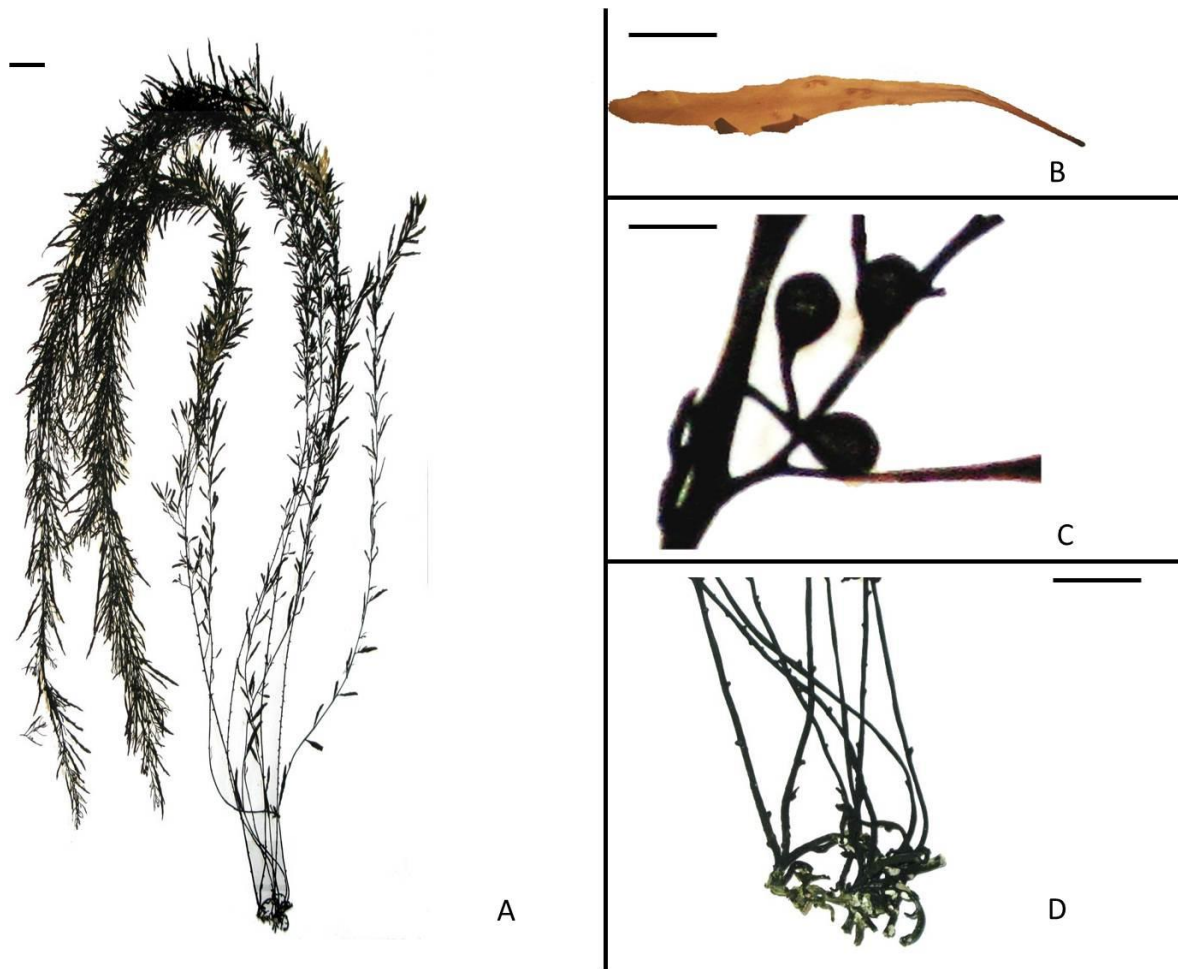


Figura 9. A) *Sargassum herporhizum* talo (escala 1 cm). B) morfología de filoide con margen liso a serrado; C) Aerocistos en la base del filoide (escala 1 cm). D) Sujetador en forma de rizoma (escala 5 mm).

COMENTARIOS.

Dawson (1944) utiliza la clasificación de sección *Herporhizum* para categorizar esta especie, *S. herporhizum* lo coloca en la misma sección que *S. brandegeeii*, el carácter principal del grupo es el sujetador en forma de rizoma que crece sobre rocas, sin embargo estas dos especies son sumamente similares.

Durante la clasificación y observación de ejemplares, fue poco sencillo determinar los nombres específicos para los ejemplares que cumplían con estas características, Setchel y Gardner describen en su trabajo que *S. herporhizum* presenta un disco parenquimatoso pequeño, con un estipe corto. Norris y Dawson mencionan que *S. brandegeei* tiene un disco pequeño que desarrolla ramas irregulares, angostas y postradas, y *S. herporhizum* presenta un sujetador discoidal que desarrolla ramas delgadas.

La descripción original de *S. herporhizum* involucra todas las estructuras que se pueden observar sobre un talo de *Sargassum*, la descripción considera un estipe corto que genera ramas primarias verticales a horizontales, que a su vez desarrollan ramas de sujeción, hápteros abajo y por encima ramas erectas, esta última descripción no se menciona en los reportes de Dawson (1944) o Norris (2010).

En el presente estudio, el filoide (superiores son lineales-lanceolados y terminan en punta), tiene una longitud de 3-5 mm (filoides de abajo) a 1-2 mm (filoides superiores), se observó también la presencia de nervadura evidente a lo largo del filoide. Sin embargo, las medidas no se pudieron utilizar para distinguir entre especies, por su variabilidad interespecífica. Norris (2010) describió las características para la nervadura como “distintiva a desvanecida” en los filoides superiores, no obstante deja de lado la forma del filoide.

El material tipo de *S. herporhizum* está completo, las características descritas por Setchell y Gardner (1927) son fáciles de identificar en este ejemplar, dando estabilidad a la identificación de ejemplares de las colectas de 2010-2012. Sin embargo, fue difícil diferenciar entre *S. herporhizum* y *S. brandegeei*, ya que los

caracteres se traslapan. Aun así, contrastando con otras especies en el Golfo de California, esta especie es la única que presenta una forma de sujetador en rizoma. La información molecular de las secuencias, previamente identificadas bajo estos dos nombres, formaron un clado (grupo).

2. *Sargassum horridum* Setchell y Gardner 1924, p. 734, pl. 20, Figs, 65, 66.

MATERIAL TIPO: Marchant, no. 22 (Herbarium specimen from the Natural History Museum at the University of California 221179), colectado como material varado en La Paz Baja California.

SINÓNIMO HETEROTÍPICO: *Sargassum marchantae* Setchell y Gardner, 1924, p. 735, pl. 19, Fig. 63. *Sargassum camouii* Dawson, 1944, p 248, pl. 35, Figs. 9, 11–13.

AUTÓNIMO: *Sargassum sinicola* subsp. *camouii* Norris, 2010.

Talo que mide más de 60 cm de longitud, es rígido y densamente ramificado. El estipe y las ramas son cilíndricas, márgenes con espinas (muricado), agregados a un sujetador sólido, leñoso, que inicialmente era un disco, puede tener la forma de cono o háptero. Los filoides son lanceolados, generalmente 30-60 mm de largo y 3-8 mm de ancho. Algunos filoides son ondulados con una nervadura evidente, con márgenes serrados y numerosos criptostomas. Aerocistos esféricos, lisos o espinados, y con un diámetro de 3-4 mm. Los criptostomas pueden observarse sobre el aerocisto o el talo. Los receptáculos son cilíndricos con múltiples ramas, mostrando espinas o márgenes lisos, crecen en la zona media-apical del talo.

HÁBITAT: Crecen sobre rocas o sustrato calcáreo (ej. Conchas) en el intermareal o submareal, algunos tallos crecen en pozas de marea. Esta especie forma mantos con *S. lapazeanum*, *S. sinicola*, or *S. herporhizum* a temperaturas of 13°C a 28°C.

DISTRIBUCIÓN ACTUAL: Bahía Asunción, Baja California; Bahía Concepción, Balandra, Calerita, Bahía La Paz, El Coyote Baja California Sur, Isla San Luis, Isla San Marcos, Isla San Pedro Mártir; Isla Turner, Kino Nuevo Sonora, Guaymas, Topolobampo, Navachiste Sinaloa; Playa Agua Blanca, Santa Elena Oaxaca.

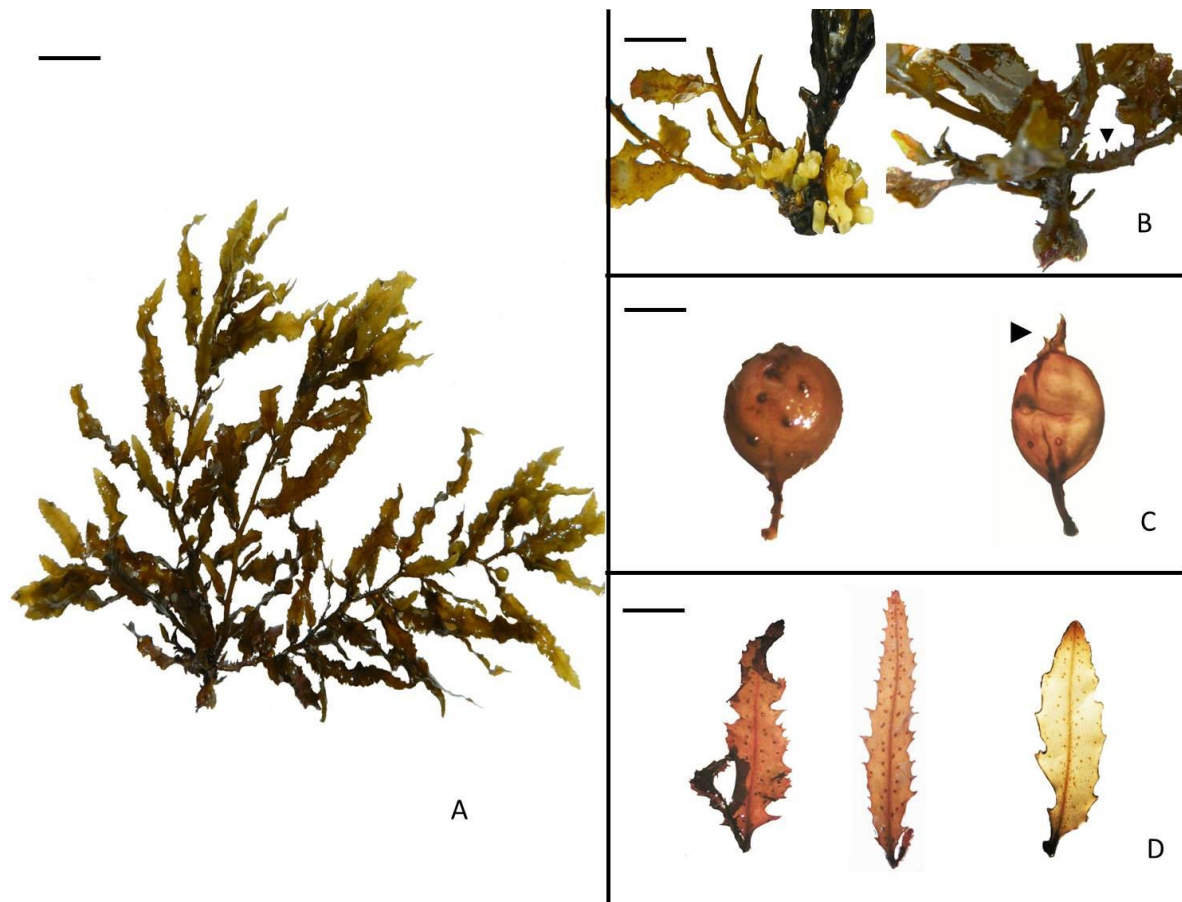


Figura 10. A) *Sargassum horridum* talo (escala 1.5 cm). B) Sujetador y espinas en ramas basales (escala 1 cm). C) Aerocisto, estructura accesoria o corona (cabeza de flecha) (escala 5 mm), D) variedad morfológica de filoides.

COMENTARIOS

La primera descripción de Setchell y Gardner (1924) a pesar de que no reporta ningún carácter de la estructura “sujetador”, la descripción es clara. Ambos autores mencionan que varios de los especímenes del Golfo son fragmentos colectados como material varado.

En 1944 Dawson revisa el material de Setchell y Gardner (1924), y sugiere una clasificación en secciones o grupos. Dawson coloca a *S. horridum*, *S. sinicola* y *S. camouii* conformando al grupo o sección Sinicola. La descripción de *S. camouii* se basa en notas de campo y en especímenes incompletos como es en el caso de *S. horridum*.

Esta especie (*S. horridum*) muestra un sujetador discoidal o muestra un cono o háptero, y el margen del estipe y ramas presenta espinas dispuestas al azar, este último se sugiere como carácter determinante.

Los caracteres del filoide son sumamente variables, y no se recomienda utilizar esta estructura para una identificación sin antes hacer una combinación de caracteres de identificación con otras estructuras como los aerocistos o el estipe.

Por lo que se sugiere utilizar talos completos, es decir, que tengan sujetador, estipe y fronda, para hacer una identificación confiable.

En el presente estudio se encontró que las descripciones de *S. horridum* y *S. camouii* E. Y. Dawson; pl. 35, figs. 9, 11-13 no son diferentes, los autores ubican a *S. horridum* al sur del Golfo de California y *S. camouii* al norte del Golfo de California. Algunos (en su mayoría) de los caracteres, para separar a nivel específico, se traslapan y otros son los mismos, Norris no utiliza ninguno de los caracteres para identificar a *S. horridum*, en su trabajo únicamente menciona que la especie es posible que exista al sur del Golfo, sin embargo explica que la morfología de *S. camouii* puede estar relacionada a *S. sinicola*, por lo que propone como subespecie *S. sinicola* subsp. *camouii*, utiliza la misma descripción de *S. camouii*, la que a su vez es la misma de *S. horridum*.

Las especies de este complejo Sinicola son difíciles de diferenciar y de identificar, debido a que no hay un carácter discriminante.

En la revisión actual, los nombres de estas taxa son considerados como sinónimos heterotípicos, a excepción del nombre *S. sinicola*, ya que los ejemplares identificados con la clave de Dawson no usa los caracteres de *S. sinicola* Setchell y Gardner (1924). Las muestras que se observaron en el presente estudio, se lograron identificar utilizando las descripciones de Setchell y Gardner (1924) más no las claves de Dawson (1944) o Norris (2010).

3. *Sargassum johnstonii* Setchell y Gardner 1924, p. 737, pl. 20, Fig. 72; pl. 21, Fig. 80.

MATERIAL TIPO: I.M. Johnston no. 71, colectado en Abril 27, 1912 entre rocas en el litoral superior en Isla San Jorge, Sonora, CAS 1341.

SINÓNIMO HETEROTÍPICO: *S. johnstonii* f. *laxius* Setchell y Gardner 1924, pl. 21, Figs. 75 y 81. *Sargassum guardiense* Setchell y Gardner 1924, p. 732, pl. 19. Fig. 64.

Talos con una longitud de ~1-2 m de largo. Sujetador discoidal o cónico (pocos hápteros), con ejes principales lisos, generalmente continuos desde la base. Ramas secundarias bifurcadas en algunos talos, filoides lanceolados y lineales o aciculados. Algunos filoides son planos, 1-2.5 cm de largo, 1- 2.5 mm de ancho, expandidos, sin nervadura o raramente desvanecida, con márgenes denticulados a lisos. Criptostomas presentes, aerocistos elípticos con márgenes lisos. Pedicelos más cortos que los aerocistos, el ápice de los aerocistos con una extensión apicular o corona en forma de filoide. Los receptáculos son cilíndricos y ramificados varias veces, con pocas dentaciones o espinas.

HÁBITAT: Crece sobre rocas en la zona submareal (2-5 m de profundidad), formando mantos con *Sargassum herporhizum* o *S. lapazeanum*.

DISTRIBUCIÓN ACTUAL: Isla Tiburón, Isla Patos, Isla Jorge, Isla San Pedro Mártir, Bahía Kino, Canal de Ballenas, Isla Raza, Isla Turner, La Cueva Sonora; Isla Ángel de la Guarda, La Gringa, Bahía De Los Ángeles, Baja California; Balandra, La Concha, Punta Perico, San Juan de la Costa, San Miguel, Baja California Sur.

COMENTARIOS.

Las descripciones de *Sargassum johnstonii*, *S. johnstonii* f. *gracile* (Anexo: Fig. 30), *S. johnstonii* f. *laxius*, y *S. guardiense* Setchell y Gardner 1924, se basaron en especímenes incompletos (ramas), dichas descripciones se traslapan. Dawson (1944) propone un grupo llamado *Johnstonii* para estas especies, colocando a *S. guardiense* como sinónimo de *S. johnstonii* y a *S. johnstonii* f. *laxius* como sinónimo de *S. johnstonii* f. *gracile*.

Norris (2010) reporta a una especie (*S. johnstonii*) y una forma (*S. johnstonii* f. *gracile*) en el norte del Golfo de California. La observación y caracterización de los talos se realizó con la información de Setchell y Gardner (1924), Dawson (1944) y Norris (2010). Los especímenes tipo son secciones de ramas y su morfología es similar, únicamente el espécimen tipo de *S. johnstonii* presenta estructuras reproductivas. Para separar cada forma de las especies, Setchell y Gardner (1924) explican que para *S. johnstonii* f. *laxius* “*las ramas secundarias y ramilletes fértiles son bastante dispersos y largos, los filoides son angostos, de hecho son filiformes, los aerocistos son muy cortos, cerca de una y media veces tan largo como ancho, y los receptáculos son menos ramificados y ápices raramente denticulados*”.

Para identificar a *S. johnstonii* f. *gracile* (Anexo: Fig. 30), mencionan “*es marcadamente más largo, menos ramificado, y tiene las ramas más largas y más delicadas, tiene filoides filiformes. En lo que a esto respecta son más coincidentes con S. johnstonii f. laxius pero son mucho más delicados en su forma. Los receptáculos son jóvenes en el espécimen, los aerocistos son prácticamente los mismos en forma que la especie*”.

Sin embargo, el material tipo únicamente son ramas de algún talo, lo que reduce la validez de cualquiera de los caracteres utilizados para definir a las *formas* de la especie. En la descripción de *S. johnstonii*, para el presente estudio, se conjuntaron las observaciones referidas a cada *forma* por los primeros autores, obteniendo como carácter determinante la forma del aerocisto. Estas estructuras,

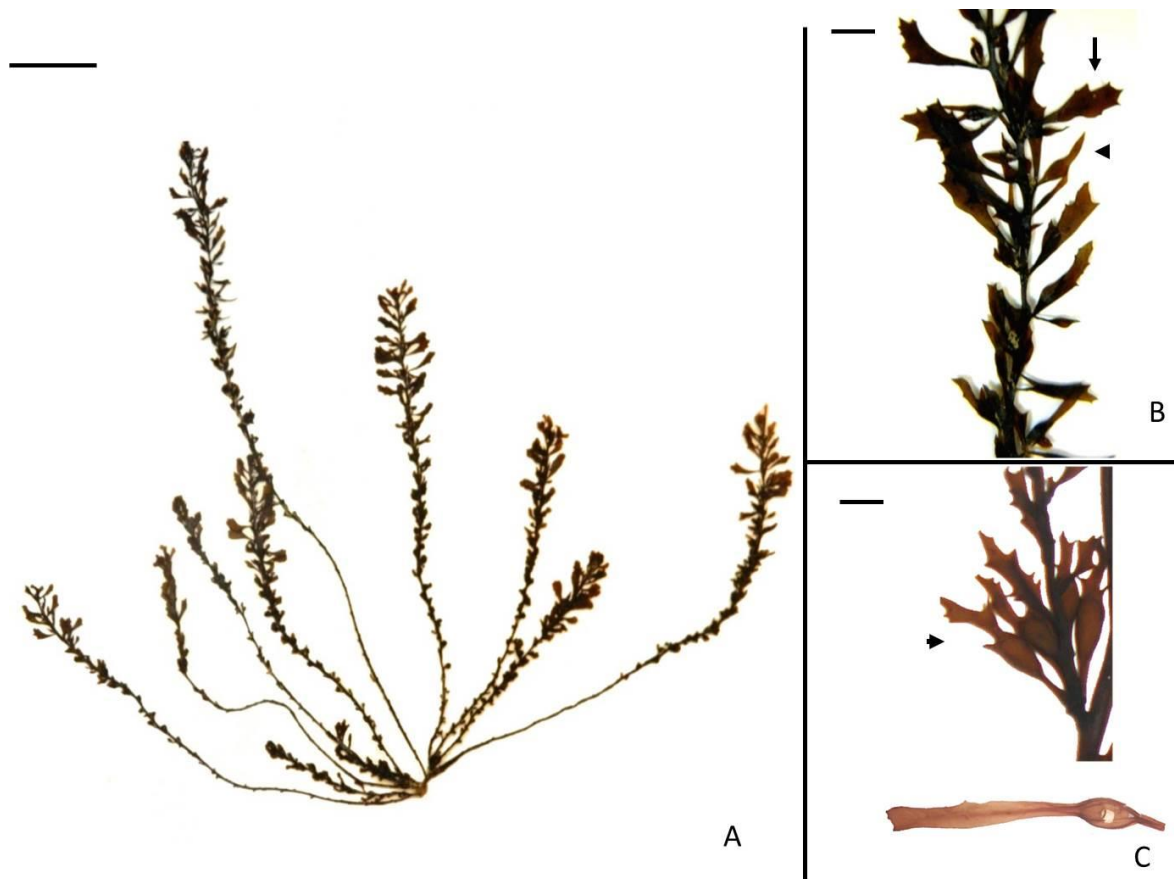


Figura 11. A) *Sargassum johnstonii* talo (escala 2 cm). B) Filoides (flecha) y aerocistos (cabeza de flecha) sobre la rama (escala 1 cm). C) ramillete de aerocistos con ápice extendido o foliar (cabeza de flecha) (escala 0.5 cm).

los aerocistos, son elípticas con un ápice extendido (mucrón), característica que se observa en el material tipo de *S. johnstonii* descrito por los mismos autores, quienes resaltan que las morfologías de los talos son algo diferentes dependiendo a la profundidad a la que se encuentren.

Se confirma la propuesta de características para cada espécimen observado con la morfología de *S. johnstonii* sin embargo no se encontró ningún carácter discriminante entre *S. johnstonii* f. *gracile* de *S. johnstonii*.

Los especímenes con morfología juvenil o especímenes incompletos no mostraron las estructuras suficientes para observar los caracteres necesarios y determinar especies.

El análisis molecular mostró que los especímenes identificados como *S. johnstonii*, *S. johnstonii* f. *gracile* y *S. acinacifolium* Setchell y Gardner (sección Lapazeanum) están sobre la misma rama. Por lo que se propone utilizar *S. acinacifolium* como sinónimo heterotípico del nombre *S. johnstonii* y *S. johnstonii* f. *gracile* como autónimo de la especie.

4. *Sargassum lapazeanum* Setchell y Gardner 1924, p. 733, pl. 20, Fig. 74.

MATERIAL TIPO: Marchant no. 21, colectado en La Paz, Baja California Sur, México.

SINÓNIMO HETEROTÍPICO: *Sargassum bryantii* Setchell y Gardner, 1924, p. 733, pl. 21, Fig. 83. *Sargassum insulare* Setchell y Gardner, 1924, p. 735, pl. 20, Figs. 67, 68, pl. 21, Fig. 78; *Sargassum macdougallii* Dawson, 1944, p. 245, pl. 35, Figs. 1–8, pl. 36, Figs. 1–7, pl. 37, Figs. 27–30; *S. sonorensis* Dawson, 1960 sin figura. (*S. asymmetricum* Dawson, 1944 nom. illeg., p. 244, pl. 36. Figs. 8–18).

Talos de ~10 a ~1.5 m de largo, surge de un sujetador discoidal parenquimatoso y sólido que inicia como un disco hasta formar un cono o hapteros. El estipe es cilíndrico y liso, las ramas son lisas, cilíndricas y numerosas, ramas primarias delgadas con o sin ramas secundarias. Filoides de 0.5 – 2.5 cm de largo, asimétricos, más amplios en la zona apical del filoide, con pedicelos cortos. Algunos filoides

presentan una corona sobre uno de los lados del filoide (no son completamente planos), algunos filoides están torcidos de la mitad basal del margen superior, que es liso y cóncavo. El remanente del filoide es agudo, dentado y con una nervadura poco evidente a evidente. Los criptostomatas están presentes y evidentes, los aerocistos son escasos entre los receptáculos que son elípticos. Los aerocistos en su mayoría son similares a la forma de los filoides, tienen el margen modificado con remanencias de filoides, lo que forma una cresta. Los receptáculos son en trinchete con algunas espinas, entremezclados receptáculos de anteridios y oogonias, creciendo en ramilletes.

HÁBITAT: crecen sobre rocas en la zona intermareal a submareal, pueden formar mantos con *S. horridum*, *S. sinicola*, y *S. johnstonii*.

DISTRIBUCIÓN ACTUAL: Sonora Guaymas, Isla Tortuga, Isla San Marcos, Isla Turner's, Bahía San Francisquito, Puerto Libertad, Puerto Refugio, Poindexter, Punta Peñasco, Bahía Tepoca, Punta San Pedro, Isla Tiburón, Isla Patos, Isla San Pedro Nolasco costa rocosa; Baja California, Puertecitos, San Luis Gonzaga, Bahía Gonzaga, Isla Mejía, Punta Bufe, La Gringa, Isla Smith, Bahía De Los Ángeles, Isla la Partida, Isla Ángel de la Guarda, La Ventana (costa rocosa); Baja California Sur Bahía Concepción, Isla Coronado, Isla Danzante, Bahía de La Paz, Isla La Partida costa rocosa y sustrato calcáreo.

COMENTARIOS. *Sargassum lapazeanum* descrito por Setchell y Gardner (1924) utilizando un espécimen completo. Este nombre taxonómico se ha estado utilizando como la descripción básica del complejo Lapazeanum propuesto por Dawson (1944) y por Norris (2010).

El presente estudio considera a *Sargassum macdougallii* Dawson, E. Y. 1944, p. 245, pl. 35, Figs. 1–8, pl. 37, Figs. 27–30, and *Sargassum sonorensis* Dawson E. Y. 1960, p. 36, como sinónimos heterotípicos de *S. lapazeanum*, se utilizaron para el presente estudio especímenes completos que cumplían con las características morfológicas del grupo, como parte de la reevaluación morfológica se identificaron varios caracteres que se traslaparon, lo que generó dificultades al determinar

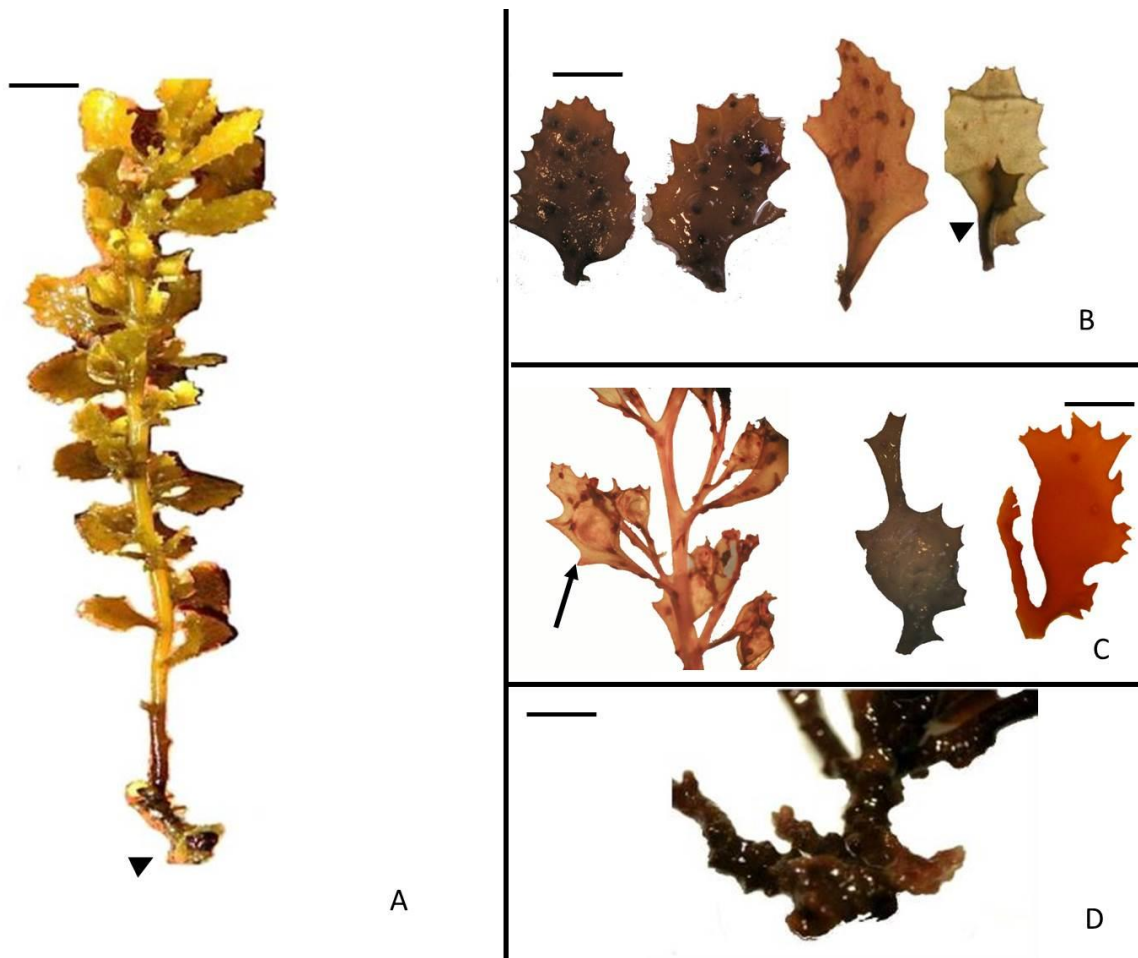


Figura 12. A) *Sargassum lapazeanum* talo (escala 1 cm). B) variedad morfológica de filoides (escala 0.5 cm). C) variedad morfológica de aerocistos, margen alado del aerocisto con forma foliada (flecha) (escala de la barra 0.5 cm); D) Sujetador discoidal (escala 1 cm).

especies, ya que las descripciones propuestas por los primeros autores son similares.

Setchell y Gardner registraron a *Sargassum lapazeanum* sólo en La Paz Baja California Sur, por lo que se llegó a considerar como especie endémica, posteriormente Dawson reportó las especies de Sonora y propuso usar el rango taxonómico no válido -grupo Lapazeanum-. Mientras que Norris, en su reporte menciona que es una especie que está presente a lo largo de la península de Baja California y que es una especie con una amplia variabilidad morfológica. En ambos trabajos, la valoración del uso de caracteres morfológicos no es considerada, de tal forma que ambos autores manifiestan que no es un grupo que presente problemas taxonómicos.

El análisis molecular, muestra que las morfologías con nomenclatura *S. lapazeanum*, *S. macdougalli* y *S. sonorensis* comparten una rama, lo que sugiere que el número de especies debería ser reducido, por lo que se propone utilizar el nombre de *S. lapazeanum* y como sinonimias *S. macdougalli* y *S. sonorensis*.

5. *Sargassum sinicola* Setchell y Gardner 1924, p.736, pl. 20, Fig. 73.

MATERIAL TIPO: Marchant no. 20, colectado en Eureka, cerca de La Paz, Baja California Sur, México.

AUTÓNIMO: *Sargassum sinicola* subsp. *sinicola*; Norris, 2010, p. 210, Fig. 103, 104, 105A.

Talo que alcanza los 60 cm de largo con ejes, ramas y ramilletes lisos, presenta un sujetador en forma de disco, unido a pequeñas y gruesas protuberancias. Filoides lineares-lanceolados, con margen serrado. La nervadura es evidente, criptostomas separados y evidentes. Aerocistos numerosos, nacen cerca de la base del pedicelo. Son esféricos, lisos, el diámetro es de 3-5 mm. El pedicelo es cilíndrico y más corto al diámetro del aerocisto. Los receptáculos en trinche, los que se ubican más abajo del talo son cilíndricos y los que están en la parte apical son sésiles, lisos y terminan en punta, crecen de forma axilar con el aerocisto.

HÁBITAT: crece en superficies calcáreas (ej. conchas) y rocas, forma mantos con *S. horridum*, *S. lapazeanum* y *S. johnstonii*. Talo que crece a temperaturas entre los 8°C a ~28°C.

DISTRIBUCIÓN: Sonora: Isla Turner, Isla Pond-Guaymas; Kino, Punta Peñasco; Baja California: El Huerfanito; Baja California Sur: Bahía Concepción, Eureka, La Paz, Isla San Pedro Martir Setchell y Gardner 1924; Estudio actual: sur de Baja California Sur.

COMENTARIOS.

La primera descripción de *Sargassum sinicola* fue hecha por Setchell y Gardner (1924), resaltando la ausencia de un sujetador en la muestra que colectaron. Dawson (1924) explica que los especímenes tipo de *S. sinicola* eran fragmentos de la estructura reproductiva y muestra caracteres de una porción del talo completo; sin embargo, el fragmento de muestra colectado por Setchell y Gardner (1924) muestra características claras y evidentes de sus observaciones.

Se considera a *S. sinicola* subsp. *sinicola* Norris como un autónimo de *S. sinicola*. A pesar de que la descripción utilizada por Norris (2010) es la misma de Setchell y Gardner, la que se utiliza en el trabajo de Dawson (1944) no representa a la especie *S. sinicola* sino a la especie *S. horridum*.

De tal forma que Dawson (1944) utiliza el sujetador para esta especie (*S. sinicola*) e incluye la recomendación de usar caracteres combinados de diferentes estructuras para la identificación específica ya que los sujetadores no tienen caracteres determinantes que separen a nivel específico, asumiendo que es la misma especie que *S. camouii*.

En *S. sinicola* uno de los caracteres discriminantes es la forma del aerocisto, que fue esférico y liso, tiene un pedicelo que es más corto en comparación al diámetro, crece sobre la base del pedicelo del filoide.



Figura 13. A) *Sargassum sinicola* talo (escala 2 cm). B) filoides serrados y aerocistos con margen liso sobre pedicelo en la ramificación (cabeza de flecha) (escala 1 cm).

En este trabajo se consideró la morfología de *S. sinicola* subsp. *sinicola* registrada por Norris (2010) únicamente para el norte del Golfo de California, las evaluaciones de caracteres mostraron que las especies del norte del Golfo pertenecen a la especie morfológica *S. horridum*. Para confirmar este resultado, las muestras obtenidas bajo esta nomenclatura se analizaron molecularmente. El resultado obtenido mostró que estas nomenclaturas pertenecen a una sola especie. De acuerdo a lo que dictamina el artículo 14.5 del código Internacional de nomenclatura Botánica, se propone que *S. sinicola* debería reinstaurarse como nombre específico para los ejemplares que cumplan con las características descritas por los primeros autores.

6. *Sargassum ulixem* G. Andrade-Sorcía, R. Riosmena-Rodríguez, G. H. Boo y K. M. Lee sp. nov. Fig. 14.

HOLOTIPO: No. 12654. (Herbario de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, México [HFBCS]), colectado por G. Andrade-Sorcía y R. Riosmena-Rodríguez (14.v.2010) (Fig. 14). Isotipo; HFBCS 12655, 12656.

ETIMOLOGÍA: El epíteto “ulixem” significa odisea, refiriéndose a los largos viajes y arduo trabajo que ha requerido el estudio de la taxonomía de este género.

DIAGNÓSTICO:

Talo que alcanza los ~40 cm de largo, con un disco, costroso o cónico como sujetador, ejes principales cilíndricos y lisos desde el estipe, dando lugar a varias ramas secundarias. Las ramas secundarias tienen ~5cm de largo en algunos talos, los filoides son lanceolados a elípticos, sésiles y de 1-5 mm de largo y 1- 2.5 mm de ancho. Tienen nervadura poco evidente a lo largo del filoide, márgenes lisos. Criptostomas presentes y aerocistos elípticos con márgenes lisos, sésiles, y 1-5 mm de largo. El ápice del aerocisto tiene un mucrón corto, los receptáculos son cilíndricos a elípticos con márgenes lisos >5 mm de largo, crecen en ramilletes junto a los filoides.

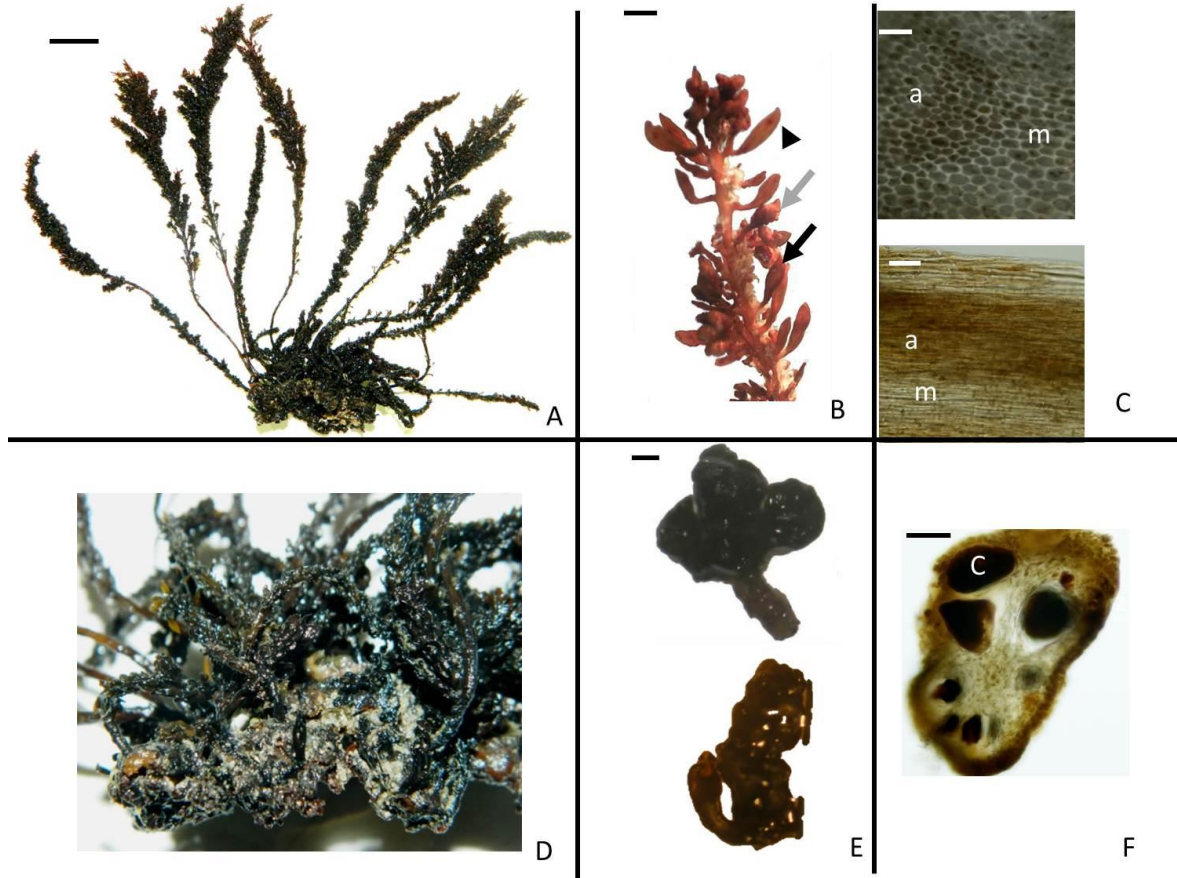


Figura 14. A) *Sargassum ulixem* sp. nov. talo (escala 1 cm). B) Filoides sésiles (cabeza de flecha), aerocistos (flecha negra) y receptáculos creciendo sobre la ramificación (flecha gris) (escala 2 mm). C). corte transversal (arriba) de filoide: a) células axiales, m) células medulares, corte longitudinal de filoide: a) células axiales, m) células medulares. D) sujetador, E) morfología de receptáculos. F) corte transversal de receptáculo, c) cigoto.

HÁBITAT: crece sobre rocas en la zona submareal.

DISTRIBUCIÓN ACTUAL: Bahía de Kino, Puerto Peñasco ,Sonora

COMENTARIOS:

Los especímenes de esta especie fueron identificados primero en campo con el nombre de *S. johnstonii*, durante la evaluación de caracteres se encontró que los ejemplares compartían algunas características de las especies con nomenclatura: *S. lapazeanum* y *S. johnstonii*, sugiriendo que estos ejemplares podrían colocarse en la sección Lapazeanum. En el Este de Asia, Kuntze (1880) reporta que encontró algo similar a la morfología de *S. thunbergii* (Mertens ex Roth) Kuntze, pero los especímenes del Golfo de California fueron diferentes, y ninguna característica pudo ser determinante para estos 25 talos antes de realizar el análisis molecular. Por lo que, se asignaron como *Sargassum* sp. Proponiendo la descripción de esta nueva morfología. Después del análisis molecular y de la evaluación morfológica, sugerimos utilizar el nombre *S. ulixem* (Andrade-Sorcía *et al.* [artículo en revisión]).

Las secuencias de estos talos compartieron clado con las especies del complejo Lapazeanum, mostrando una cercanía con las secuencias de las nomenclaturas *S. johnstonii*, y no mostraron relación alguna con otras secuencias moleculares de especies registradas en GenBank, lo que sugirió que *Sargassum* sp. (*S. ulixem*) podría ser una divergencia reciente de la especie *S. johnstonii* como reflejo de la reciente divergencia de las especies en el Golfo de California, sin embargo la morfología es más distintiva y discriminante que la información molecular.

Pacífico mexicano y Pacífico de Centro América.

La revisión de la literatura disponible para la zona de estudio, generó **12** taxa ubicados en el Pacífico mexicano y Pacífico Este tropical. Después de la revisión, se lograron identificar, con la tabla de caracteres, hasta **seis** taxa del material de herbario y el material colectado en 2010-2013.

S. howelii, muestra filoides oblongos o lanceolados con un ápice redondo, la base del filoide es asimétrico (Fig. 15). *S. liebmanii* presenta filoides oblongos con un margen liso (Fig. 16). *S. templetonii* mantiene los filoides furcados con una nervadura furcada

también, los filoides son sésiles o no presentan pedicelo (Fig. 17). *S. pacificum* presenta filoides oblongos o lanceolados con un ápice redondeado, base del filoide simétrica (Fig. 18). *S. palmerii* presenta filoides lineales o aciculares con márgenes lisos (Fig. 19); *S. horridum* muestra un talo con espinas dispuestas al azar sobre ramas, aerocistos, receptáculos (Fig. 10).

Descripción de especies

7. *Sargassum howellii* Setchell 1937, p.132, pl. 28. Figs. 7-10, pl. 31, fig. 49.

MATERIAL TIPO: *Sargassum howellii*, No. 249,327, Herb. Calif. Acad. Sci.

LOCALIDAD TIPO: Clarion Revillagigedo.

Eje principal de ~9 cm de alto, cilíndrico, con tubérculos, ramas primarias cilíndricas, formación en espiral de los filoides, forma del filoide oblongo-lanceolado, filoides con márgenes serrados, la base del filoide presenta un pedicelo muy corto y una asimetría (se adelgaza de un lado y se mantiene ancho del lado opuesto), aparentando ser sésil; color marrón-claro, filoide más largo que ancho, criptostomas evidentes, dispuestos en forma paralela a la nervadura. Los aerocistos crecen en ramilletes en la axila del filoide. Receptáculos densos, furcados (trinche), sin estructuras accesorias, dioicos.

8. *Sargassum pacificum* Bory de Saint-Vincent 1828

MATERIAL TIPO: *Sargassum bacciferum*

SINÓNIMO HETEROTÍPICO: *Sargassum tahitense* (Grunow) Grunow 1874: 28;

Sargassum cheirifolium var. *tahitense* Grunow 1874; *Sargassum vulgare* var. *mangarevense* Grunow 1916; *Sargassum vulgare* var. *sociale* Grunow 1916; *Sargassum obtusifolium* var. *boraborensis* Grunow 1916; *Sargassum bacciferum* var. *latiuscula* Grunow 1916; *Sargassum mangarevense* (Grunow) Setchell 1926;

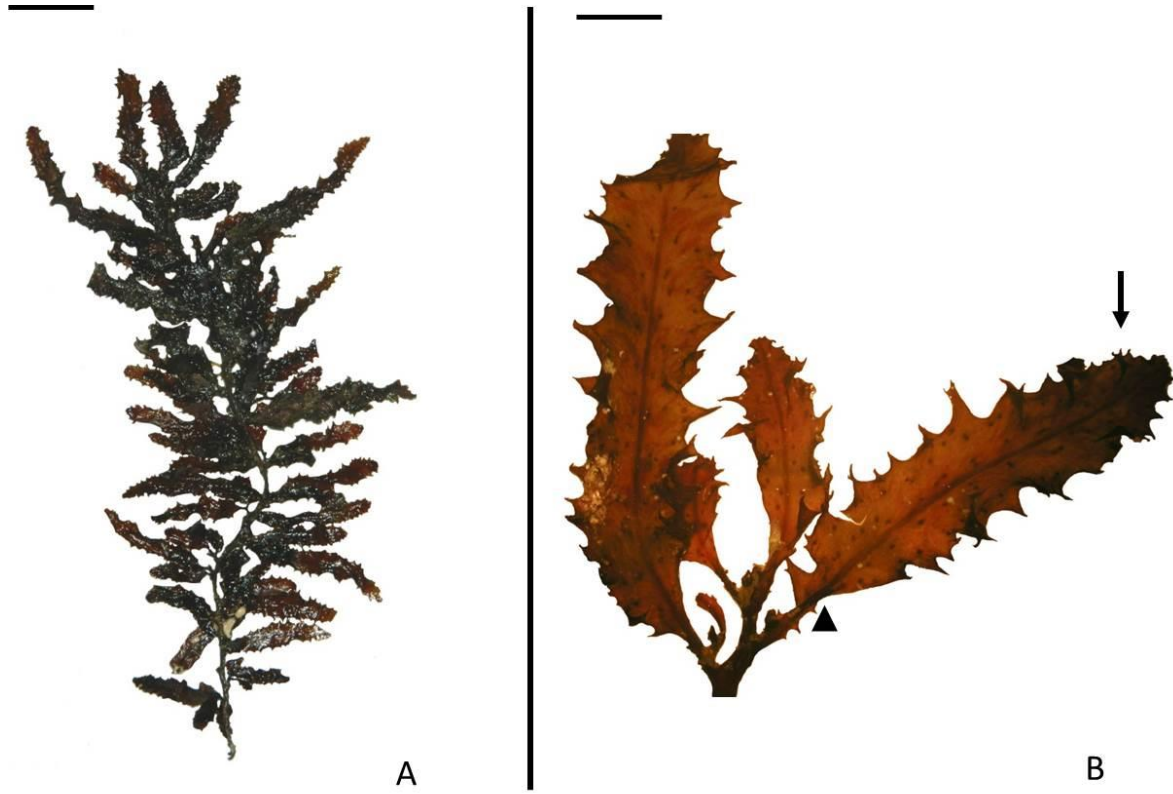


Figura 15. A) *Sargassum howelii* talo (escala 1 cm) B) Filoides con base asimétrica (cabeza de flecha) ápice romo (flecha).

Sargassum sociale (Grunow) Setchell 1926; *Sargassum boraboreense* (Grunow) Setchell 1926.

Talos con una forma ovalada, el sujetador es compacto y plano, los ejes principales son cilíndricos y verrugosos, los ejes secundarios son cilíndricos y lisos, los filoides de la parte basal del talo son de color verde olivo, ovals u oblongos a lanceolados (pocas veces lineales), pedicelos cortos, márgenes ondulados o aserrados, el ápice del filoide termina en punta o redondeado, con una nervadura evidente que se encuentra en todo el filoide, criptostomas pequeños y pocos, acomodados al azar en el filoide, aunque algunas veces de un lado o del otro de un filoide, los filoides de la parte apical son cafés, sésiles, sencillos, margen ondulado y serrado y al final dentados, el ápice es agudo o redondeado, pocas veces bífido, los aerocistos son esféricos u ovals, lisos o con una espina pequeña o mucrón en forma de hoja, los pedicelos son cilíndricos, los filoides y aerocistos pueden tener el mismo tamaño, receptáculos bisexuales (diferentes masculinos y femeninos en el mismo receptáculo), ramificados, cilíndricos, lanceolados, lisos o algo extraños, con pequeñas protuberancias parecidas a los dientes, los receptáculos pueden estar mezclados con los filoides o los aerocistos.

COMENTARIOS

Filoide simétrico, terminado en punta o romo, margen dentado, con nervadura evidente y completa, el filoide. Longitud de ± 3.77 cm o más, ancho de ± 0.81 cm. Pocos criptostomas, el filoide crece de forma radial en la rama, no se observan aerocistos, no se observan ramificaciones secundarias, las ramas son lisas y cilíndricas. El estipe es liso y cilíndrico. Sujetador discoidal, con caulínes.

Localidad: MEXICO: Isla María Madre Islas Marías, pacífico mexicano), suelo rocoso, profundidad 5 m.



Figura 16. A) *Sargassum liebmanii* talo, B) morfología de filoides, márgenes lisos a poco serrados, C) aerocisto (círculo).

9. *Sargassum liebmanii* J. Agardh, 1847, p. 8; 1889, p. 91, pl. 5, figs. 1-3.

De Toni, 1895; Grunow 1915; Setchell and Gardner 1924, pl. 45, fig. 81; Setchell 1937, pl. 28, fig. 1-3; *Carpocanthus liebmanni* Kuetzing, 1849, pl. 41

MATERIAL TIPO: *Sargassum liebmannii*

LOCALIDAD TIPO: San Agustín, Pochutla Oaxaca

Sujetador en forma de disco irregular, del que surge el eje principal, que es cilíndrico, con nudos de ramas ya perdidas, que representan una formación en espiral. Las ramas principales varían en número, longitud y elongación del internodo, aparentemente de la formación de ramas principales perdidas. Las ramas son cilíndricas y lisas. Las ramas y filoides están en una formación intercalada. Los filoides varían en longitud y textura, filoides con margen dentado y algunos ondulados (crispados) o planos, un peciolo muy corto, filoides oblongos-lanceolados, romos en el ápice. La nervadura evidente desvaneciéndose hacia el ápice. Los aerocistos están dispersos, son esféricos en algunos casos pueden presentarse mucrones, o estructuras accesorias con forma de cuernos o con extensiones foliares, el pedicelo está comprimido, pedicelo más corto en comparación al diámetro del aerocisto. Los receptáculos se desarrollan en racimos, son estructuras furcadas, con estructuras accesorias como denticiones o alas.

10. *Sargassum templetonii* Setchell 1937; pl. 29, fig. 15-19, pl. 31, fig. 51-53.

MATERIAL TIPO: No. 294, 327 Herb. Calif. Acad. Sci., Isla Villamil, Albemarle,

LOCALIDAD TIPO: Galápagos, en pozas de marea.

Sujetador discoidal o costra irregular, estipe cilíndrico sin ornamentación, ramificaciones cilíndricas y sin ornamentación. Filoides más largos que anchos (ovados), la base del filoide es más amplia que el ápice, filoides ramificados, nervadura evidente y ramificada, margen del filoide serrado, los filoides pueden ser laxos o crispados, criptostomas presentes, aerocistos con margen liso con pedicelos más cortos que su diámetro.



Figura 17. A) *Sargassum templetonii* talo, B) morfología de filoides.

11. *Sargassum pacificum* (Bory p. 30, fig. 31-40, pl. 33, fig. 61-64.

MATERIAL TIPO: *Sargassum bacciferum*

LOCALIDAD TIPO: no registrado

LOCALIDAD SINTIPO: Chile; Puerto Praslin, Nueva Irlanda; Tahiti (Bory de St. Vincent 1828:123). Lectotipo: Dumont d'Urville; Conception, Chile Howe 1914:66

Sujetador en costra irregular, estipe cilíndrico, ramas cilíndricas y lisas, filoides oblongos (obovados) a lanceolados, pedicelo corto, márgenes dentados, filoide a veces ondulado, ápice del filoide obtuso, redondeado, pocas veces en punta, nervadura evidente, criptostomas pequeños, filoides con pedicelo más corto que el largo del filoide; aerocistos esférico u ovado, presencia de mucrones en el ápice, pedicelos cilíndricos, alas con margen liso, pedicelo es proporcional al aerocisto en tamaño; receptáculos bisexuales, ramificados, cilíndricos, algunos con ornamentaciones, intercalados con filoides o aerocistos (Fig. 18)

12. *Sargassum palmerii* Grunow 1915, 00128, fig 4-6; Setchell y Gardner 1925; *S. dissectifolium* Setchell y Gardner, 1917; *S. piluliferum* Farlow 1875.

Talo con sujetador en costra irregular, estipe cilíndrico con costras, ramas acomodadas en forma alterna en el ápice del talo, ramas primarias generan estructuras estériles y planas que pueden dividirse, ramas más viejas presentan ornamentaciones (espinas o tubérculos), las ramas secundarias se generan en la axila de los filoides; nervadura evidente; criptostomas poco evidentes, filoides lineales y con margen liso, aerocistos y receptáculos crecen en forma axilar al filoide, aerocistos solitarios, lisos, elípticos, pedicelo del aerocisto tan largo como el diámetro del aerocisto; receptáculos en ramas densas, se encuentran asociados o en racimos con los aerocistos o pequeños filoides; frondas fértiles sin filoides, receptáculos evidentes, plantas dioicas.

COMENTARIOS:

Los especímenes con esta morfología no son comunes en mantos de *Sargassum*. Los ejemplares que se han descrito y reportado se encuentran



Figura 18. A) *Sargassum pacificum* talo, filoides con base simétrica y ápice romo.

herborizados, en las colectas entre 2010 y 2013, no se encontró esta morfología, sin embargo, el reporte se tiene desde 2005. Por lo que se incluyó en el trabajo. A diferencia de otros talos, esta morfología muestra filoides lineales y sésiles con un margen liso (Fig. 19)

Filogenia en el Golfo de California

Un total de 38 secuencias ITS-2, 26 secuencias *cox3* y 17 secuencias *cox1* se utilizaron para realizar un análisis individual (Fig. 21-25) y uno combinado de 27 secuencias (Tabla 6). La longitud total de las secuencias ITS-2 fue de 552 pb (incluyendo espacios), la longitud de las secuencias de *cox1* fue de 649 pb y la longitud de las secuencias de *cox3* fue de 647 pb (Tabla 6). Se observaron varios sitios variables, se contaron 51.8% de ITS-2, 29.4% de *cox3* y 21.2 % de *cox1*. Las distancias genéticas obtenidas fueron más altas para ITS-2 (9.9%) y *cox3* (7.2%) en comparación a *cox1* (5.5%).

Basados en una secuencia de datos concatenados, la divergencia en pares con la sección considerada como *Horridum* alcanzó hasta las 5 pb (0.3%). Las secuencias divergieron por 3-4 pb (0.2-0.3%) entre *S. horridum*. Las secuencias de *S. herporhizum* difirieron por 4 pb (0.2%) de las secuencias de *S. brandegeei*. Se observaron valores sobre 13 pb (0.8%) de diferencias en los pares entre la sección *Lapazeanum*, *S. johnstonii* difiere alrededor de 13 pb (0.8%) de *S. lapazeanum* y con 8 pb (0.3%) de *S. ulixem* sp. nov. Existió una diferencia de 8 pb (0.3%) entre *S. sinicola* y *S. howeanum* Lucas (1935:207) en la sección reconocida como *Sargassum*.

Los tres marcadores moleculares analizados sobre la topología de un árbol concatenado, muestran un buen soporte de los clados (proporciones de bootstrap > 50%, Fig.26, Tabla 6) representando las tres secciones (*Lapazeanum*, *Herporhizum* y *Sinicola*), cinco especies confirmadas: *S. herporhizum*, *S. horridum*, *S. johnstonii*, *S. lapazeanum* y *S. sinicola*, una especie nueva *S. ulixem* sp. nov.

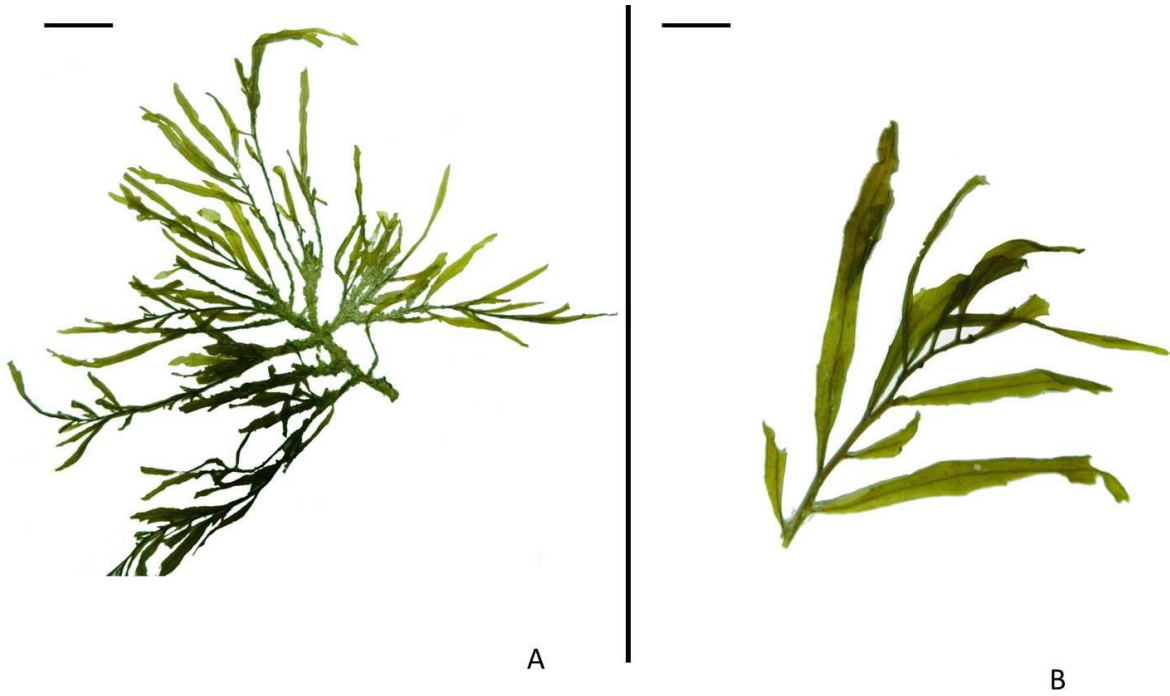


Figura 19. A) *Sargassum palmerii* talo. B) filoides con margen liso y base simétrica, pedicelo corto.

Tabla 6. Comparación de la información genética obtenida de los tres marcadores utilizados para el análisis molecular del género *Sargassum* del Golfo de California

	Núcleo		Mitocondria	
	ITS2	cox1	cox3	ITS2 + cox1 + cox3
No. De especímenes analizados	64	31	54	27
Longitud de alineación (pb)	552	649	647	1779
No. de sitios variables (%)	286 (51.8)	138 (21.2)	190 (29.4)	492 (27.7)
No. of sitios informativos (%)	227 (41.1)	111 (17.1)	151 (23.3)	370 (20.8)
Promedio de la distancia genética en nt (\pm SD)	9.9 (\pm 9.6)	5.5 (\pm 3.2)	7.2 (\pm 3.5)	6.9 (\pm 5.7)
-ln L	2674.02	2152.95	3101.08	6078.51



Figura 20. A) *Sargassum brandegeei* del Pacífico Este Tropical (escala 1 cm), filoides con margen serrado (cabeza de flecha gris), sujetador (cabeza de flecha negra) (escala 1 cm). B) aerocistos (flecha).

Los datos moleculares obtenidos muestran la no separación de los complejos *Lapazeanum* y *Johnstonii*; por lo que se propone utilizar *Lapazeanum* como nomenclatura de la sección y considerar el nombre de sección *Johnstonii* como sinónimo.

Análisis molecular en el Pacífico Este.

En total se utilizaron 47 secuencias de las morfologías: *S. pacificum*, *S. howellii*, *S. templetonii*, *S. horridum* *S. muticum*, incluyendo las 26 secuencias del marcador molecular *cox3* de las muestras del Golfo de California y sus morfologías. Se consideraron secuencias publicadas en GenBank. La longitud de las secuencias de *cox3* fue de 701 pb, se observaron 199 sitios variables (Tabla 7).

El reloj evolutivo se reconstruyó con el modelo de Kimura-2, con 2,000,000 de réplicas, se analizaron 47 secuencias con el marcador molecular *cox3*, con una tasa evolutiva generada por distancia-p, el análisis de 831 pb muestra 373 sitios variables, 437 sitios conservadores y 182 sitios con información de parsimonia, se utilizó la distancia de divergencia de Tajima entre *P. tricornutum*, *S. howellii* de México y *S. templetonii* de Nicaragua (Anexo:Tabla 12), se obtuvo un promedio de 34.26 pares de bases de diferencia entre las 47 secuencias analizadas. Además se calculó la historia evolutiva con el método de la mínima evolución con 10,000 réplicas, con la opción de intercambio del vecino más cercano, se calculó la máxima parsimonia obteniendo un índice de consistencia (0.497), índice de retención (0.684) y el índice de composición (0.340). Se cálculo la máxima similitud del reloj (-4673.053) con HKY $\Gamma+I$ ($p < 1.2170E-23$) (Fig. 27)

Análisis Filogeográfico

Se propone la reconstrucción filogeográfica del género *Sargassum* para el Pacífico Este, se identifican poblaciones del Norte del Golfo de California, poblaciones del centro del Golfo de California, poblaciones del Sur del Golfo de California (Tabla 8; Anexo: Tabla 13), poblaciones del Pacífico Mexicano, poblaciones del Pacífico de Nicaragua, poblaciones del Pacífico de Panamá y poblaciones del Pacífico de Costa Rica (Tabla 9).

Tabla 7. Información genética obtenida del marcador molecular *cox 3* en *Sargassum* del Pacífico Este.

	Mitocondria
	Cox3
Número de especímenes analizados	42
Número de individuos en este estudio	26
Longitude del alineamiento (pb)	701
Número de sitios variables (%)	199 (28.3)
Número de sitios informativos (%)	150 (21.3)
Promedio de distancias genéticas en nt (\pm SD)	0.07 (\pm 3.2)
<i>-ln L</i>	2833.41

Tabla 8. Nomenclatura utilizada desde 1924 para las especies del género *Sargassum* del Pacífico Este.

	Setchel y Gardner 1924	Taylor 1945	Estudio actual
1	<i>S. galapagense</i>	<i>S. albemarlense</i>	<i>Sargassum brandegeei</i>
2	<i>S. howellii</i>	<i>S. brandegeei</i>	
3	<i>S. liebmannii</i>	<i>S. ecuadoreanum</i>	<i>Sargassum horridum</i>
4	<i>S. pacificum</i>	<i>S. galapagense</i>	<i>Sargassum howellii</i>
5	<i>S. pacificum f. congestum</i>	<i>S. howellii</i>	<i>Sargassum liebmannii</i>
6	<i>S. pacificum f. rigidiusculum</i>	<i>S. liebmannii</i>	<i>Sargassum pacificum</i>
7	<i>S. pacificum f. subdelicatulum</i>	<i>S. pacificum</i>	
8	<i>S. palmeri</i>	x	<i>Sargassum palmeri</i>
9	<i>S. skottsbergii</i>	<i>S. skottsbergii</i>	
10	<i>S. templetonii</i>	<i>S. templetonii</i>	<i>Sargassum templetonii</i>
11	<i>S. zacaе</i>	<i>S. zacaе</i>	
12	<i>S. setifolium</i>	<i>S. setifolium</i>	

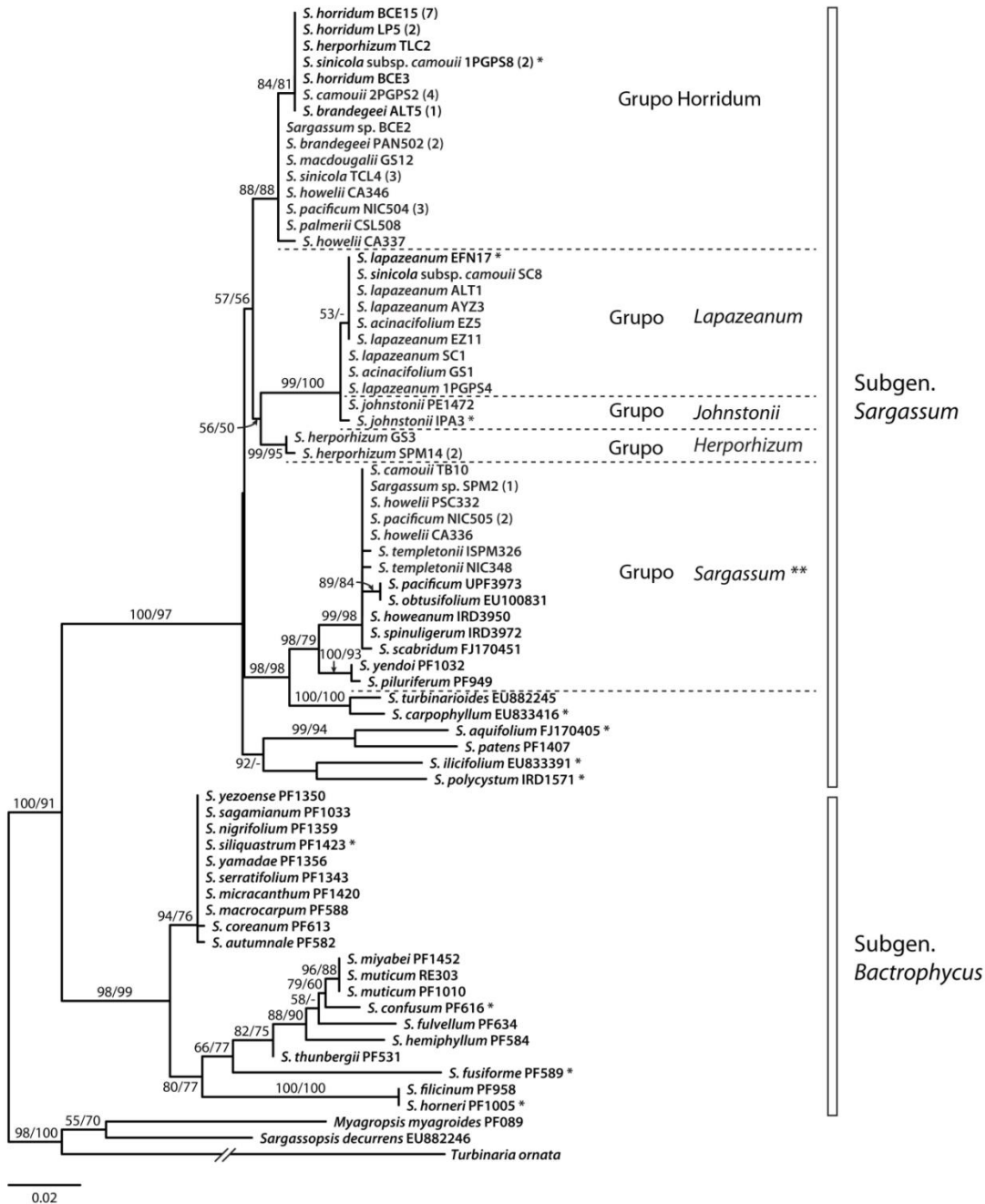


Figura 21. Árbol de máxima similitud de *Sargassum* obtenido de las secuencias de ITS2. Valores de bootstrap están señalados por ML/MP al superar 50%. El asterisco señala el tipo de cada sección, mientras que dos asteriscos señalan el tipo de cada subgénero

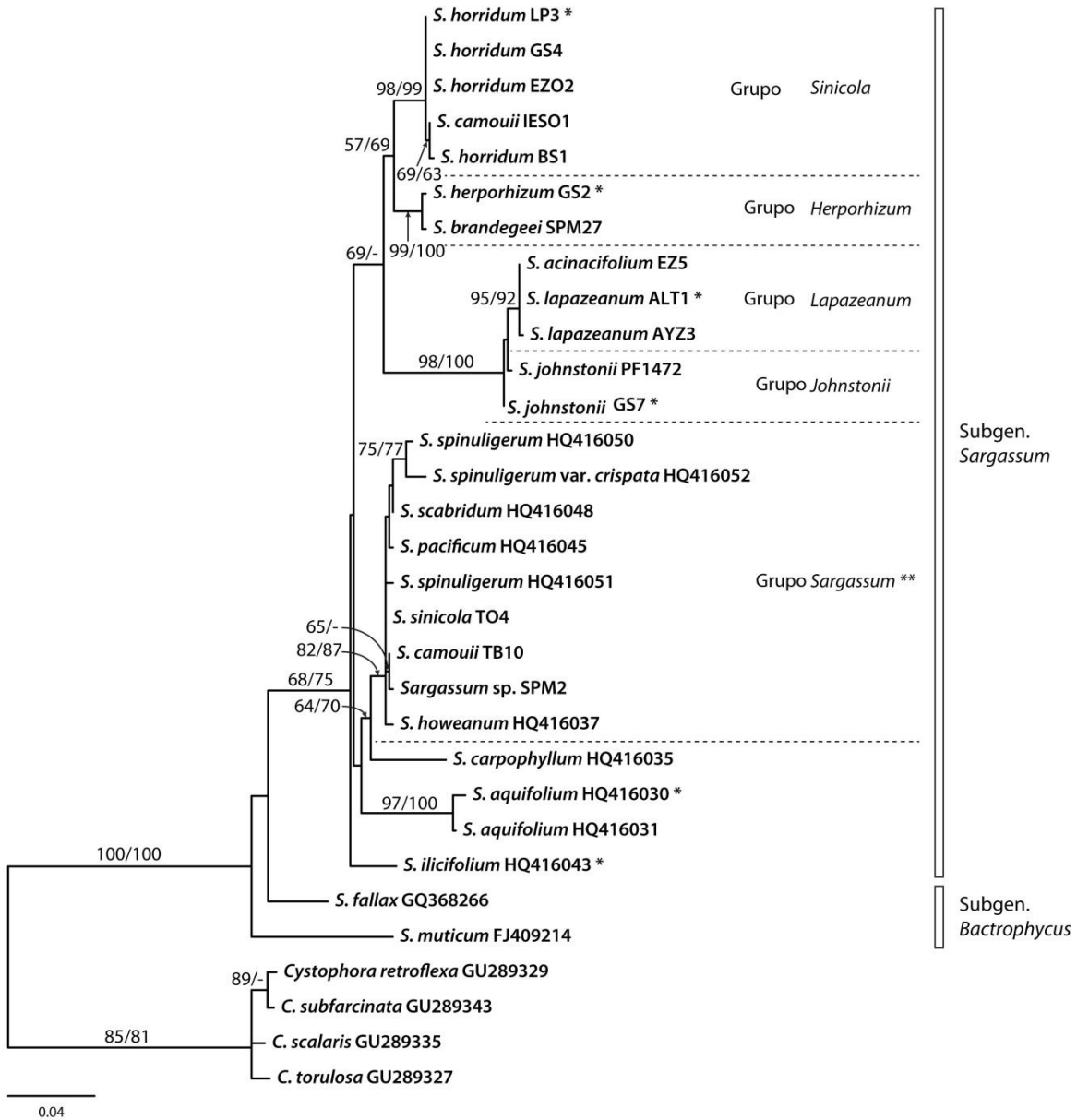


Figura 22. Árbol de máxima similitud de *Sargassum* obtenido de las secuencias de *cox1*. Valores de bootstrap están señalados por ML/MP al superar 50%. El asterisco señala el tipo de cada sección, mientras que dos asteriscos señalan el tipo de cada subgénero.

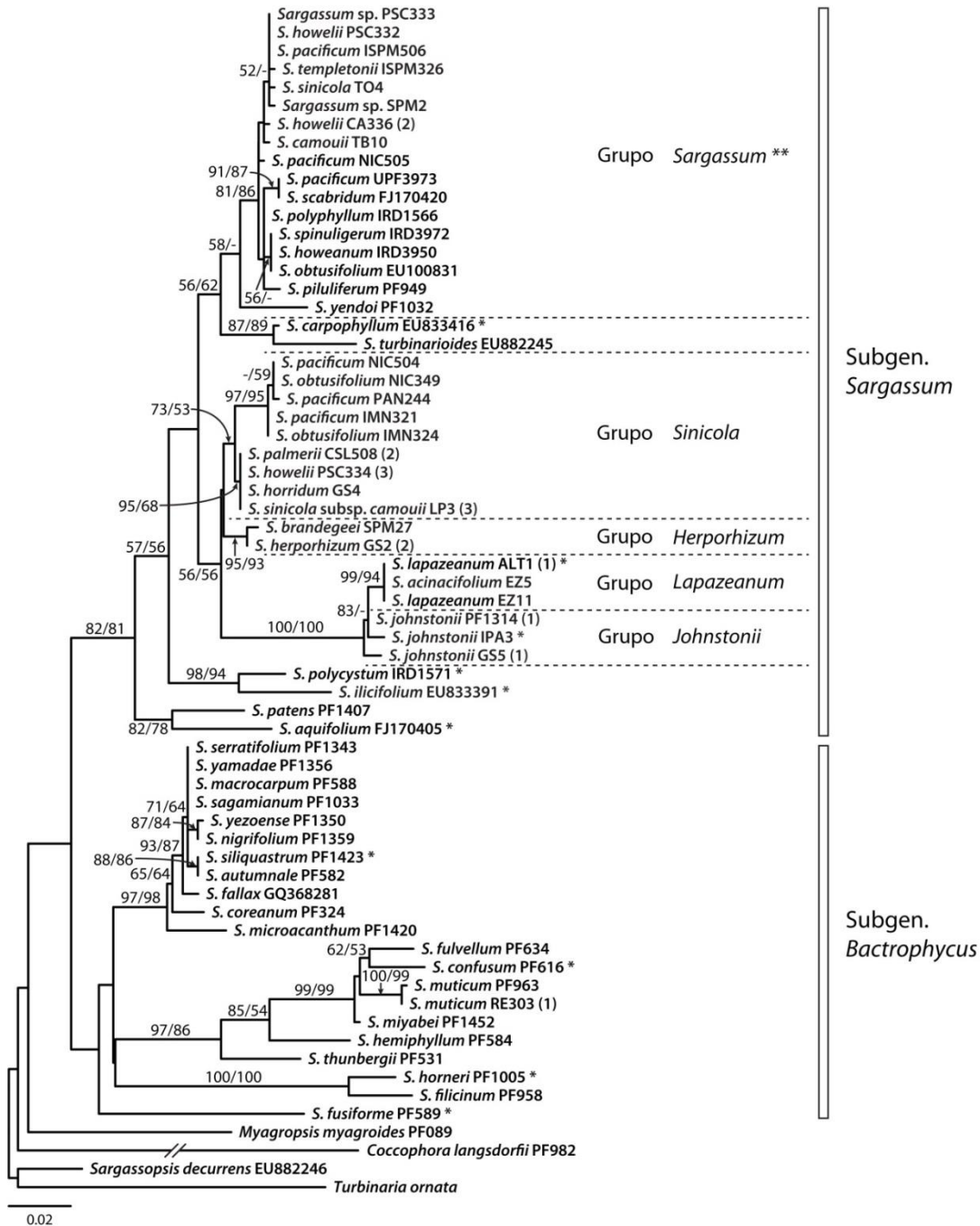


Figura 23. Árbol de máxima similitud de *Sargassum* obtenido de las secuencias de *cox3*. Valores de bootstrap están señalados por ML/MP al superar 50%. El asterisco señala el tipo de cada sección, mientras que dos asteriscos señalan el tipo de cada subgénero.

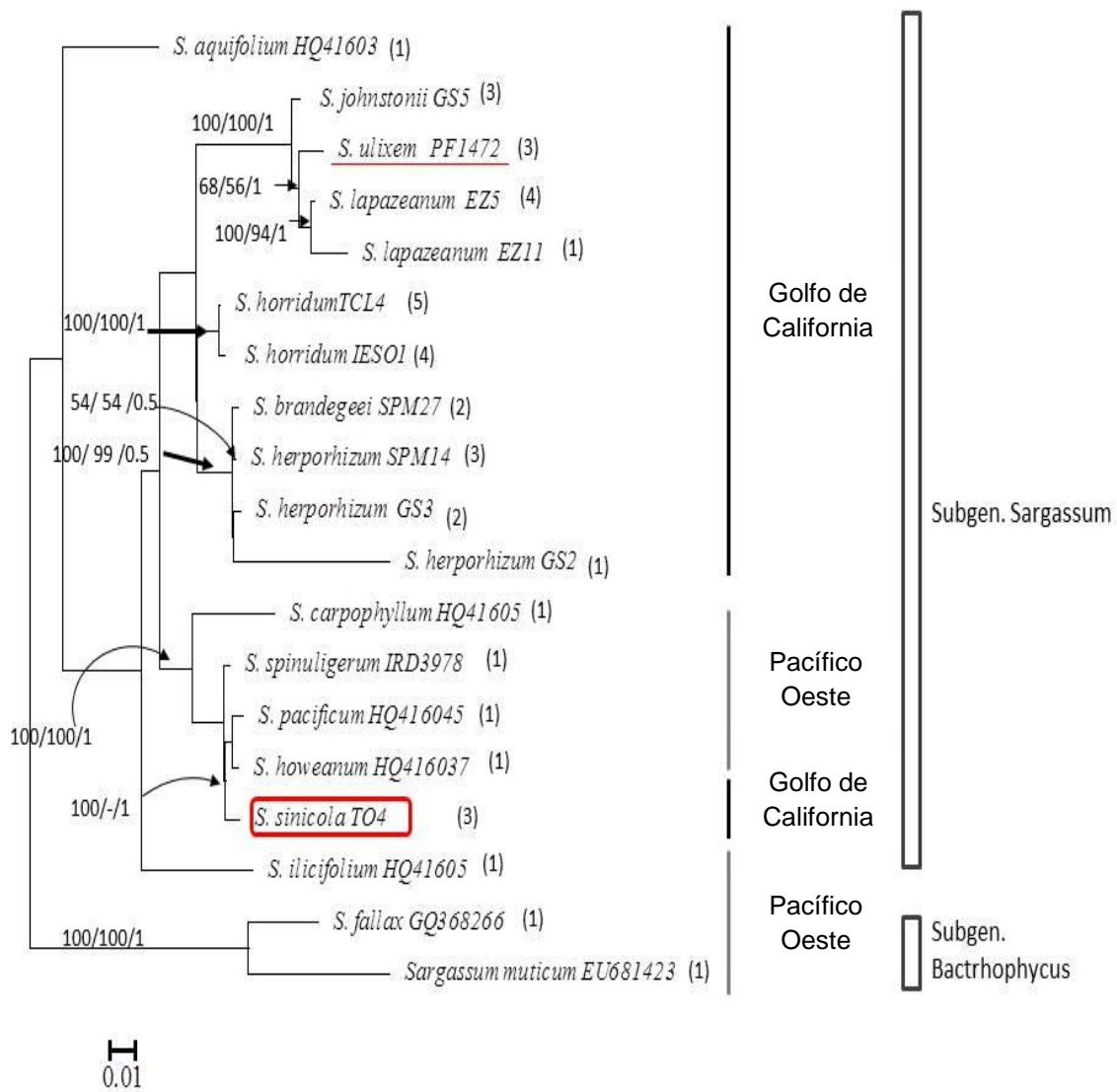


Figura 24. Árbol de Máxima similitud combinado de ITS2+cox1+cox3 (ML+MP+BPP); (n) número de secuencias utilizadas.

De las 24 secuencias obtenidas como *Sargassum horridum*, se obtuvo un haplotipo en el Golfo de California y Pacífico mexicano sin pares de bases distintas en 319 posiciones, y de las 12 secuencias de *S. pacificum* se encontraron tres haplotipos para en el Pacífico Este tropical, con 1 par de bases distintas entre las secuencias de México y Nicaragua, existen 2 pares de bases distintas entre México y Panamá, hay un par de bases distintas entre Nicaragua y Panamá de 644 posiciones.

Registro Fósil

Material examinado: *Paleohormophysa dowsonii* sp. nov. (Fig. 27).

Roca sedimentaria de la época Plioceno de Palma Sola en la Isla San José. La morfología observada muestra un eje con ramificaciones intercaladas, en la parte superior, se muestran impresiones similares a los filoides actuales del género *Sargassum*, sin embargo la impresión muestra más características del género *Hormophysa*.

Las extensiones con forma foliar muestran muescas semejantes a la serración del margen de filoides de algunas especies del género *Sargassum*, la longitud del espécimen 1 (Fig. 27-A) es 4.5 cm, ancho de 5 - 8 mm., las ramificaciones están dispuestas de forma alterna sobre el eje. El espécimen 2 (Fig. 27-B) tiene una longitud de 2.5 cm, ancho de 3 - 5 mm, muestra ramificaciones alternas de 2 -4 mm de ancho, el eje central es más ancho que las ramificaciones que muestra, muestra un margen irregular. Se observan reminiscencias de ramificaciones y estructuras semejantes a reproductores.

Tabla 9. Estructura Filogeográfica de las especies determinadas en el presente estudio.

Nombre	Rango reportado	Rango muestreado	Marcador	Estructura Filogeográfica	Referencia
<i>S. herporhizum</i>	Norte del Golfo de California, centro del Golfo de California	Golfo de California	ITS2,cox1,cox3	Poblaciones del Norte del Golfo de California son más distintivas	Setchell and Gardner 1924
<i>S. horridum</i>	Sur del Golfo de California	Golfo de California, Pacífico Mexicano	ITS2,cox1,cox3	Poblaciones del Centro y Sur del Golfo de California son más distintivos	Setchell and Gardner 1924
<i>S. howellii</i>	Pacífico Tropical Mexicano	México, Nicaragua, Panamá	ITS2,cox1,cox3	Poblaciones del sur del Pacífico Mexicano, Pacífico de Nicaragua y Panamá son más distintivas	Setchell 1937; Taylor 1945; Phillips 1995; Pedroche <i>et al.</i> 2008
<i>S. johnstonii</i>	Norte del Golfo de California	Golfo de California	ITS2,cox1,cox3	Poblaciones del Centro y Sur del Golfo de California son más distintivos	Setchell and Gardner 1924
<i>S. johnstonii f. gracile</i>	Norte del Golfo de California	Golfo de California	ITS2,cox1,cox3	Poblaciones del Norte del Golfo de California son más distintivas	Setchell and Gardner 1924

Continúa Tabla 9.

Nombre	Rango reportado	Rango muestreado	Marcador	Estructura Filogeográfica propuesto en el análisis actual	Referencia
<i>S. lapazeanum</i>	Sur del Golfo de California	Golfo de California	ITS2,cox1,cox3	Poblaciones del sur del Golfo de California son más distintivos	Setchell and Gardner 1924
<i>S. muticum</i>	Norte del Pacífico Mexicano	México	ITS2,cox1,cox3	Poblaciones del norte del Pacífico Mexicano son más distintivas	Pedroche <i>et al.</i> 2008
<i>S. pacificum</i>	Pacífico Mexicano, de Nicaragua, Panamá, Costa Rica	México, Nicaragua, Panamá, Costa Rica	ITS2,cox1,cox3	Poblaciones del sur del Pacífico Mexicano, Pacífico de Nicaragua y Panamá son más distintivas	Taylor 1945; Ramírez and Santelices 1991; Phillips 1995; Pedroche <i>et al.</i> 2008
<i>S. sinicola</i>	Sur del Golfo de California, Pacífico de Baja California Sur	Golfo of California	ITS2,cox1,cox3	Poblaciones del sur del Golfo de California son más distintivos	Setchell and Gardner 1924
<i>S. templetonii</i>	Pacífico Mexicano y de Nicaragua	México, Nicaragua, Panamá	ITS2,cox1,cox3	Poblaciones del sur del Pacífico Mexicano, Pacífico de Nicaragua y Panamá son más distintivas	Setchell 1937; Taylor 1945; Pedroche <i>et al.</i> 2008
<i>S. ulixem</i>	Norte del Golfo de California	Golfo of California	ITS2,cox1,cox3	Población del Norte del Golfo de California son más distintivas	Andrade-Sorcía <i>et al.</i> 2014

VI. DISCUSIÓN

Una de las cuestiones que han generado problemas a lo largo de estos años, es la morfología que presentan los talos del género *Sargassum*, ya que la alta plasticidad de estos talos para modificar sus estructuras genera problemas durante la clasificación, sin embargo, los esfuerzos que se han hecho para diferenciar a nivel específico han logrado discernir algunas especies. El resultado del presente trabajo mostró una reducción en número de nombres específicos, ya que en un inicio Setchell y Gardner (1924) mencionan entre sus registros a 15 especies nuevas, Dawson (1944) reportó once especies y una forma de especie que encontraron dentro del Golfo de California, es hasta 2010 que Norris retoma los trabajos anteriores, con el fin de identificar y localizar las especies de *Sargassum*, únicamente en el norte el golfo, sugiriendo la presencia de nueve especies, dos subespecies y una forma. Lo anterior contrasta con la propuesta que se plantea después de una reevaluación taxonómica, como una reducción en número de nomenclaturas asignadas, que actualmente sería a seis morfologías distintivas.

La confusión generada en los aspectos morfológicos se refleja en las agrupaciones que hace Dawson (1944) al nombrar “complejos” a cuatro grupos: Lapazeanum, Sinicola, Herporhizum y Johnstonii, actualmente considerados como secciones (Mattio y Payri 2010), ya que Dawson resume las características de *S. horridum* Setchell y Gardner (1924), uniendo dicha descripción a la descripción de *S. sinicola* Setchell y Gardner (1924), el resultado del estudio morfológico mostró que los caracteres utilizados por Setchell y Gardner (1924) para describir a *S. sinicola* son discriminantes, por lo que se sugiere retomar la descripción de Setchell y Gardner (1924).

Actualmente la taxonomía ha integrado trabajos de biología molecular para ayudar a esclarecer nomenclaturas específicas, mostrando en ocasiones que, las distintas morfologías son variedades y en otras situaciones son especies distintas (Ajisaka 2006; Abdel-Kareem 2009; Cheang *et al.* 2008; Cheang *et al.* 2010) como en el caso del género *Sargassum* en México.

El presente trabajo consideró la taxonomía como un análisis de la información descriptiva basada en materiales tipo, ya que este análisis conlleva a integrar y comprender las perspectivas ecológicas, etológicas, de distribución o paleontológicas, entonces el estudio de la taxonomía es integral y genera nomenclaturas más estables, en comparación con la asignación de nombres a individuos distintos sin considerar otros estudios (Marradi 1990; Llorente-Busques y Luna-Vega 1994; Ebach y Holdrege 2005).

Los resultados de nomenclatura obtenidos para el género *Sargassum* del Golfo de California muestran una reducción (Tabla 5), dicha reducción es una propuesta generada de la observación morfológica, considerando estudios de distribución (Taylor y Arndt 1929; Dawson 1944; Saad-Navarro y Riosmena-Rodríguez 2005; Mateo-Cid *et al.* 2006; Norris 2010; Fernández-García *et al.* 2011), de reproducción (Díaz-Villa *et al.* 2004; Andrade-Sorcía y Riosmena-Rodríguez 2011), crecimiento (Fagerberg y Dawes 1976; Rao y Rao 2002; Chu *et al.* 2012), y estudios moleculares (Phillips 1995; Stiger *et al.* 2000; Mattio *et al.* 2008; Cheang *et al.* 2010).

La reestructuración de la nomenclatura involucró, para las especies del golfo, el uso del material tipo, sin embargo en su mayoría, son ramas de talos, por lo que las distintas descripciones generadas por Setchell y Gardner (1924) no delimitaron de forma consistente y estable a las especies. La reevaluación de los caracteres propuestos por los distintos autores (Dawson 1944; Norris 2010), mostró que las medidas son variables dependientes de diversos factores (Wiens y Servedio 1999; Lobban y Wynne 1981), por lo que no se consideraron como un carácter claro y constante, lo que genera baja confiabilidad para determinar especies, por ello, se propone utilizar la combinación de caracteres para determinar especies morfológicas del género *Sargassum* en el Golfo de California.

Los registros de distribución de este género, marcan una preferencia por un sustrato rocoso u orgánico, y la distribución vertical puede mostrar la heterogeneidad morfológica y específica de los mantos que forman los talos. Por lo que establecer la constancia o estabilidad de un carácter debe estar basado en el número de ejemplares observados, estudios previos han sugerido que el número mínimo de ejemplares es 27 individuos (Andrade-Sorcía 2005). En el presente estudio se observó tanto la sujeción del talo a un sustrato rocoso y/u orgánico y el gradiente vertical de distribución de los talos.

Las secciones consideradas a reevaluación taxonómica fueron aquellas propuestas por Dawson (1944): Sinicola, Lapazeanum, Herporhizum y Johnstonii. Sin embargo una vez generada la matriz de caracteres observados e integrando los resultados del análisis molecular, se encontraron estas cuatro secciones: Herporhizum, Lapazeanum, Horridum y Sargassum (Tabla 5), modificando los registros históricos sobre el género para el Golfo de California.

Mattio *et al.* (2010) ubica a la especie *S. herporhizum* en una sección llamada Polyscysteeae, pero la reconstrucción de filogenia con ITS2, de este estudio, muestra que esta especie está fuera de la sección Polyscysteeae y se relaciona más con las secciones de las especies del Golfo de California.

En los últimos 20 años, la clasificación de subgéneros en el sistema de *Sargassum* ha generado pocos cambios que aclaren la nomenclatura a pesar de los diversos esfuerzos tanto en análisis molecular (Phillips 1995, Stiger *et al.* 2000, 2003, Phillips y Fredericq 2000, Phillips *et al.* 2005, Mattio *et al.* 2008, 2009, Mattio y Payri 2011) como en morfología (Goldberg y Huisman 2004, Shimabujuro *et al.* 2008), siendo uno de los logros más recientes el nuevo género *Phyllotricha sensu* (Areschoug) Agardh (Dixon *et al.* 2012) en donde se conjuntó el análisis morfológico y el análisis molecular como reevaluación taxonómica; siguiendo el esfuerzo de trabajos como este (Stiger *et al.* 2000, Mattio y Payri 2009, Mattio *et al.* 2009), los resultados del presente estudio muestran una reducción en el número de nombres morfológicos específicos; tener el respaldo de la filogenia molecular generó solidez a las reevaluaciones morfológicas, definiendo las diversas variabilidades morfológicas que

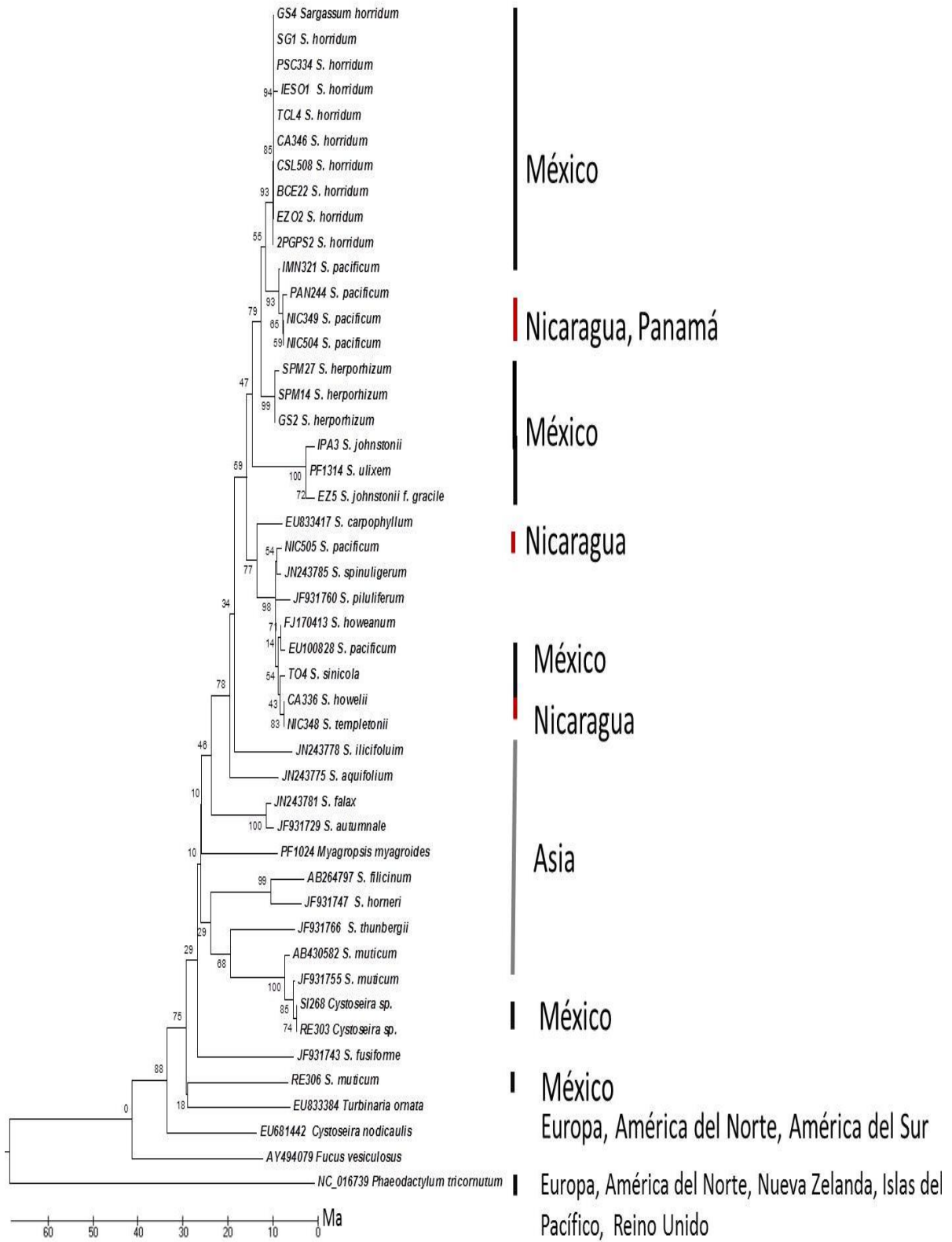


Figura 25. Árbol evolutivo de Máxima similitud de *cox3* (ML+BPP), cálculo de My (tasa evolutiva= 0.10).

S. horridum, *S. lapazeanum*, *S. johnstonii* y *S. herporhizum* presentan a lo largo del Golfo de California.

Debido a la diferencia de filogenia molecular que existe entre el género *Sargassum* y otros géneros de la familia Sargassaceae, se optó por realizar el análisis filogenético entre dos subgéneros que son morfológicamente parecidos pero molecularmente distintos, mostrando que la elección del grupo externo es el que ha influido, al igual que los marcadores moleculares, en la resolución filogenética de las especies de ambos subgéneros (Fig. 27), ya que el grupo externo se considera el taxón que mostrará las relaciones de homología genealógica entre los grupos que se estudian (Wiley y Lieberman 2011), se optó por utilizar secuencias de *S.muticum* del subgénero Bactrophycus, ya que su variabilidad genética es baja y ha sido registrado en las costas del Pacífico mexicano (Espinoza 1990; Cheang *et al.* 2010).

Actualmente aceptar una nueva nomenclatura para rangos taxonómicos de especie requiere de un trabajo integral entre la valoración morfológica y el análisis molecular (Yoshida *et al.* 2000; Oak *et al.* 2002; Stiger *et al.* 2003; Phillips *et al.* 2005), la morfología de los talos reportados en Bahía Kino y Puerto Peñasco en Sonora sugiere el uso de un nuevo nombre, asignado como *Sargassum ulixem* sp. nov., estos talos muestran receptáculos maduros de tallas inferiores a los 5 mm, lo que se considera pequeño en comparación con tallas de receptáculos de otras especies cuya talla llega a los 3-5 cm (Paúl-Chávez 2005), el reporte de esta nueva morfología está hecho sólo para el norte del Golfo de California al año 2012.

Las estructuras reproductivas, filoides y aerocistos, de *S. ulixem* sp. nov., fueron una de las diferencias que resaltó para la nueva morfología al compararla con morfologías descritas y observadas de *S. johnstonii*, *S. lapazeanum* y *S. herporhizum* (reportadas para esa porción del Golfo de California) que no presentaron receptáculos en la misma temporalidad. Sugiriendo una respuesta fisiológica distinta entre las especies morfológicas (Lobban y Wynne 1981; Kilar *et al.* 1989), de acuerdo con Davis y Nixon (1992), una especie debe ser determinada como nueva, sólo si se observan diferencias de caracteres morfológicos, fisiológicos, etológicos y en su posición filogenética, por lo que *S. ulixem* sp. nov., se sugiere como nueva

especie, debido a la divergencia filogenética reciente que se observa, aunado a ello, la etapa de reproducción final estaba presente en los talos de esta morfología, mientras los talos de otras especies como *S. johnstonii* (y *S. johnstonii* f. *gracile*) estaban en etapa juvenil, lo que refleja una respuesta fisiológica distinta a los factores físico-químicos de la columna de agua (Lobban y Harrison 1994)

Los análisis morfológico y molecular apoyan la presencia de seis especies, todas pertenecientes al subgénero *Sargassum*. Reafirmando la idea de que las especies en el subgénero *Sargassum* muestran una variación morfológica considerable (Mattio y Payri 2011) con una baja plasticidad anatómica.

Esta variación morfológica ha sido atribuida a los factores ambientales como la salinidad y la acción del oleaje (Foster *et al.* 1988; Lüning 1990), en el presente estudio se evidenció la alta variabilidad morfológica entre cada región. Los especímenes de la zona intermareal, de la plataforma rocosa, se mostraron con una consistencia cartilaginosa en comparación con los talos de la zona submareal, los talos de *S. lapazeanum* del intermareal rocoso presentaron tallas menores a los 20 cm de longitud respecto a los talos de la misma especie colectados en la zona submareal. Esta variación morfológica se ha registrado para las especies *S. johnstonii*, *S. herporhizum* y *S. sinicola*, mostrando que los talos se ven afectados por el estrés generado en la zona en la que están expuestos, encontrando que los talos responden a las características del hábitat (McCourt 1984).

Debido a esta variabilidad morfológica se incrementó el número de nomenclaturas, sin embargo, se propone una reducción de nombres específicos, los resultados mostraron modificaciones en las secciones: Sinicola que incluía a *Sargassum sinicola*, *S. horridum*, *S. camouii*, y la sección Lapazeanum incluía a *S. lapazeanum*, *S. macdougali*, *S. sonorensis*, *S. acinacifolium*, la modificación de la sección Sinicola excluye a la especie *S. horridum* y *S. camouii*, la morfología de estas especies es

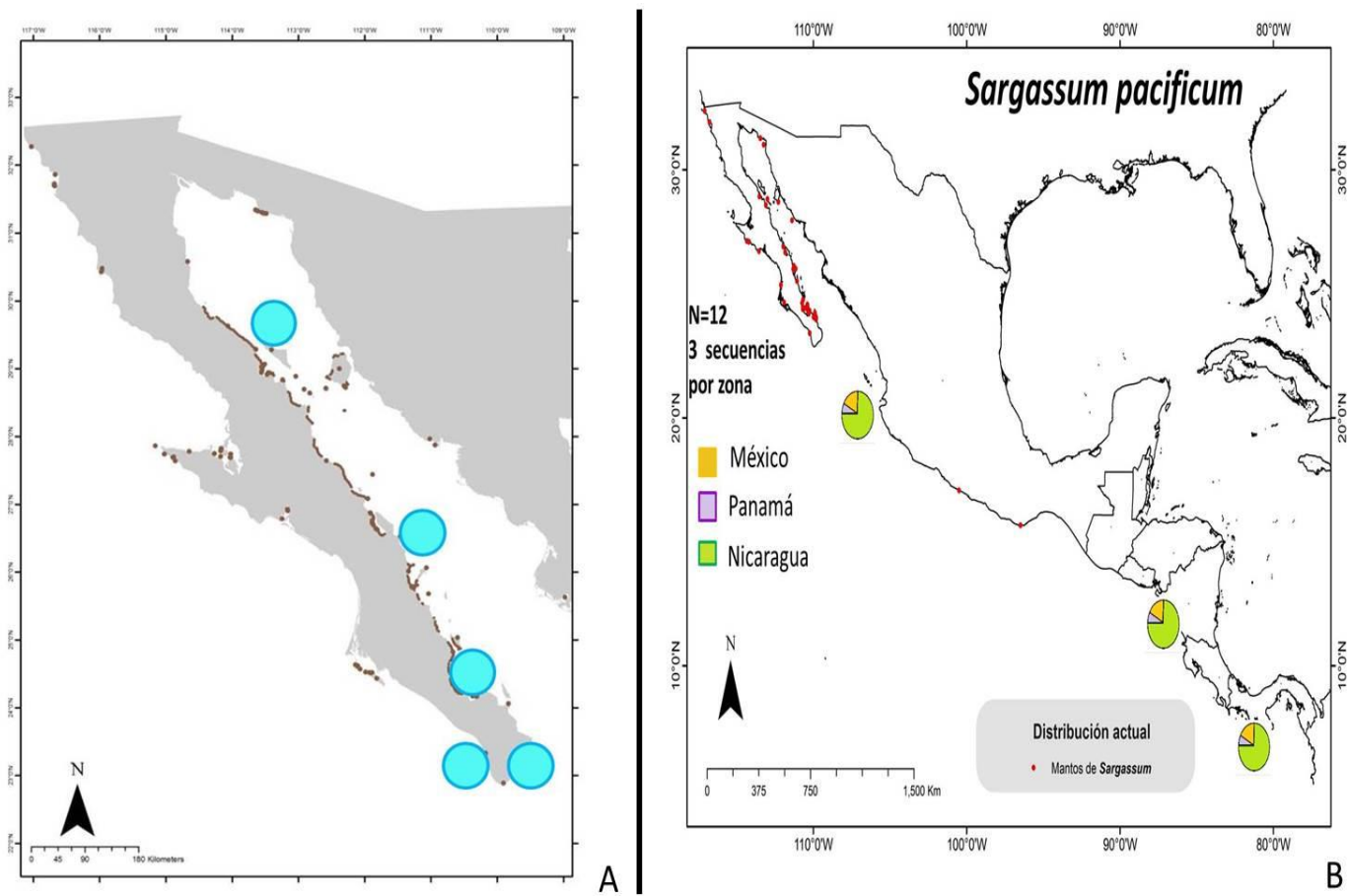


Figura 26.A) Haplotipo de *Sargassum horridum*; B) haplotipo de *Sargassum pacificum*.

similar, no se encontró un carácter discriminante para separar a nivel morfológico, el análisis molecular mostró que ambas morfologías comparten el mismo clado con una diferencia de entre 3-4 pb entre dichas formas. Mientras que la especie *S. sinicola* muestra una morfología con caracteres discriminantes propuestos por Setchell y Gardner (1924), pero no considerados por Dawson (1944), aunado a ello, el análisis de filogenia muestra una relación con otras especies reportadas para el Indo-Pacífico como *S. howeanum*, *S. pacificum* o *S. spinuligerum*, por lo que se sugiere que esta especie quede reportada fuera de la sección Sinicola y ubicada dentro de una sección más generalizada que es Sargassum, por lo que el nombre de sección Sinicola quedaría eliminada.

Las modificaciones de la sección Lapazeanum, involucraron reducciones de nomenclatura, tal es el caso de *S. sonorensis*, *S. macdougalii* y *S. acinacifolium*, cuya reducción ya había sido propuesta (Andrade-Sorcía 2008), sin embargo, la valoración morfológica comparada con las especies de la sección Jonhstonii mostró que es posible separarlas, mientras que filogenéticamente existe una relación estrecha entre las especies de ambos complejos, lo que conlleva a unir estas secciones, las descripciones de ambas secciones no muestran un conjunto de caracteres discriminantes, sin embargo, las descripciones de especies poseen la cualidad de discriminar entre morfologías, por lo que proponemos fusionar ambas secciones, siendo la sección Lapazeanum la que mejor describe a las especies que la integran (Tabla 5), es en esta sección es donde se integra la nueva morfología (*S. ulixem* sp. nov.) reportada para el norte del Golfo de California, una vez cumpliendo con los caracteres del complejo.



Figura 27. Registro fósil: *Paleohormophysa* posible nueva forma de género: eje principal, estructuras foliares. A) morfología: (e) eje central, (r) reminiscencia de rama, filoide (cabeza de flecha), posible estructura reproductora (flecha); B) filoide (cabeza de flecha) rama (flecha), (e) eje principal, (r) reminiscencia de rama.

El complejo Herporhizum, de acuerdo con Dawson (1944) contenía dos especies *S. herporhizum* y *S. brandegeei* del Golfo de California, a nivel morfológico no es posible distinguirlas ya que no se encontró un carácter taxonómico discriminante que validara los nombres específicos; aun considerando el material tipo, no fue posible mantener la separación específica, pues el material tipo de *Sargassum brandegeei* es una rama de algún talo, no presenta sujetador ni estructuras reproductivas, por lo que la descripción muestra una inestabilidad, filogenéticamente, estas dos morfologías se muestran como una sola (Fig. 21- 25). Aunado ello, los talos obtenidos en el Pacífico tropical correspondientes a la morfología de *S. brandegeei* (Fig. 20) no pudieron ser analizados a nivel molecular por las dificultades presentadas durante el proceso, por lo que se deja la interrogante abierta, sobre si es o no la misma especie que *S. brandegeei* del Golfo de California, ya que morfológicamente son parecidas a *S. herporhizum*.

Los reportes de distribución ubican a las especies *S. herporhizum*, *S. sinicola* subs.*camouii* y *S. johnstonii* en el norte del Golfo de California, considerándolas como especies endémicas (McCourt 1984), sin embargo estas especies no deberían considerarse restringidas a esta zona del Golfo, ya que sus morfologías han sufrido cambios en nomenclatura, modificando los reportes de distribución dentro del Golfo de California, es por ello que la valoración de la taxonomía se hace importante en trabajos como los de biogeografía (McCourt 1984; Espinoza-Avalos 1993; Saad-Navarro and Riosmena-Rodriguez 2005).

Considerando las distribuciones geográficas de estas especies en el Golfo de California, puede estructurarse una subdivisión geográfica basada en las especies validadas hasta el momento (Dawson *et al.* 2006), entonces se reconoce que en el Golfo existen especies del subgénero *Sargassum*, dentro de este grupo, las especies que se encuentran únicamente en el centro-norte del Golfo de California son *S. herporhizum*, *S. johnstonii* y *S. ulixem*; en esta zona se han reportado temperaturas superficiales entre los 10°C y 32°C, temperaturas superficiales similares a las de Ensenada y Panamá. Esta parte del Golfo de California (centro-norte) se considera una zona geográficamente importante por su aislamiento, y en algunos trabajos se

han reportado especies endémicas (Espinoza-Avalos 1993; Soto-Mardones *et al.* 1999; Paúl-Chávez and Riosmena-Rodríguez 2000), en ese sentido podemos considerar que *S. johnstonii* y *S. ulixem* son especies endémicas de la zona centro-norte del Golfo de California, lo que coincide con lo propuesto por Espinoza-Avalos (1993) respecto a *S. johnstonii*.

A pesar de que la región norte del Golfo se considera aislada, las corrientes en el Golfo de California están asociadas con el Océano del Pacífico Este tropical, marcando una frontera que va desde Cabo San Lucas hacia Cabo Corrientes. Las mareas en el Golfo son producidas por una co-oscilación con las mareas del Océano Pacífico, y las distintas características de los componentes diurnos y semidiurnos resultan en una marea mixta: semidiurna en el norte y sur, mientras que en el centro del golfo es diurna (Lavín y Marinone 2003).

Ya que los factores físicos afectan la diversidad de especies y a los grupos taxonómicos de los individuos, la percepción de diversidad morfológica gradual o los gradientes morfológicos (Foster *et al.* 1988; Lüning 1990; Silva 1992) entre *S. sinicola*, *S. lapazeanum* y *S. horridum* se presentan a lo largo del Golfo de California.

Los mantos de *Sargassum* crecen a diferentes tiempos a lo largo del año, mostrando una variedad de morfologías (Kilar y Hanisak 1988; Núñez-López y Casa-Valdéz 1996; Karlsson y Loo 1999; Riosmena-Rodríguez *et al.* 2003), en este punto, el análisis molecular podría ser utilizado para valorar la taxonomía morfológica y el número, más cercano a la realidad, de especies existentes (Stiger *et al.* 2000; Stiger *et al.* 2003). Basándose en los resultados presentes, algunas de las especies del Golfo de California son endémicas del golfo (*S. herporhizum*, *S. johnstonii*, *S. lapazeanum*, *S. sinicola*, *S. ulixem* sp. nov.), otras especies como *S. horridum* y *S. brandegeei* se encuentran distribuidas en el Pacífico tropical, por lo que se excluyen de la categoría.

La importancia de reconocer las nomenclaturas antes mencionadas como endémicas, recae en la posibilidad de mantener como área marina protegida la región norte del Golfo de California, ya que las especies endémicas a menudo tienen poblaciones

pequeñas y pocos sitios de distribución que se puedan conservar, lo que las hace vulnerables ante una extinción, así como la riqueza específica, una pequeña parte del total del área necesitará ser conservada si el patrón de endemismo entre distintas taxa se correlaciona (Lamoreux *et al.* 2006; Leroux y Shmiegelow 2007; Hogan 2011), pues las especies endémicas pueden evolucionar en respuesta a sus condiciones físicas únicas o condiciones bióticas únicas que resultan de diferentes y, generalmente menos diversos conjuntos de especies coexistentes (Cody *et al.* 2002).

A pesar de la atención que han tenido las especies del género *Sargassum*, aún existen sitios sin registro o reevaluaciones recientes; después de que Taylor (1945) reportara doce especies para el Pacífico tropical, pocos listados taxonómicos han incluido algunas especies de *Sargassum*, tales como *S. camouii*, *S. liebmannii*, *S. brandegeei* y *S. filicinum* son nomenclaturas que poseen el más reciente reporte (Aguilar-Rosas *et al.* 2007; Fernández-García *et al.* 2011), como parte del trabajo de Taylor (1945), elucida que mucho del material de herbario son únicamente pedazos de ramas, como ejemplo, no existe un talo completo de *S. brandegeei* en sus colectas, sin embargo la descripción que refiere no es la que proponen Setchel y Gardner (1924), sino una nueva descripción basada, también en talos incompletos.

Algunos de los trabajos morfológicos proponen nuevas taxa basados en los caracteres de los receptáculos, o disposición de los filoides, morfología de las ramas o características del hábitat (Shimabukuro *et al.* 2008; Diaz-Villa *et al.* 2004; Goldberg and Huisman 2004), sin embargo parte de este trabajo, fue actualizar la nomenclatura basada en la reevaluación de caracteres. Después de que se realizó la reevaluación de caracteres, se propone utilizar los nombres de *S. liebmannii*, *S. templetonii* y *S. palmeri*, como nomenclatura reinstaurada en nuevos trabajos.

Una gran parte de los problemas con la identificación de morfologías reside en tratar de identificar únicamente pedazos de un talo, aunado a ello, se utilizan caracteres subjetivos como el color o la textura; varios trabajos en la taxonomía del género *Sargassum* han reportado una alta variabilidad, no sólo entre los individuos, también, un solo individuo llega a mostrar una diferencia morfológica a lo largo de su ciclo de vida. El número de ramas primarias, la longitud y elongación del internodo,

probablemente sea acorde al hábitat, los filoides varían en talla y textura, dependiendo del hábitat y posiblemente también de acuerdo a la dominancia del sexo (femenino o masculino) que genere el talo mientras que los factores químicos y físicos influyen en talla y morfología (Taylor 1945; Critchley 1983; Kilar and Hanisak 1988; Diaz-Villa *et al.* 2004; Bergström *et al.* 2005) generando una modificación en los caracteres que se observan, manteniéndose los caracteres discriminantes como constantes, estables y continuos (Via *et al.* 1995; Goldberg and Huisman 2004; Bergström *et al.* 2005)., por lo que la edad del talo se consideró dentro de la reevaluación taxonómica, mostrando que durante la etapa reproductiva del talo se muestran todos los caracteres taxonómicos útiles para la identificación.

El análisis de filogenia del género *Sargassum* se realizó con tres marcadores moleculares ITS2, *cox1* y *cox3* que han sido utilizados en diversos trabajos de filogenia y filogeografía (Yoshida *et al.* 2000; Mattio *et al.* 2009; Cheang *et al.* 2010; Mattio *et al.* 2010; Dixon *et al.* 2012), generando información para las especies del Golfo de California y Pacífico Este tropical, sin embargo, dicha información de manera individual genera poca resolución sobre la filogenia de los grupos, por lo que se optó por la información concatenada en el caso de las especies del Golfo de California, sin embargo, para iniciar el análisis filogeográfico del género en el Pacífico Este tropical (incluido el Golfo de California) fue posible utilizar únicamente el marcador *cox3* para la mayoría de las muestras.

Existe una clara separación monofilética de las especies existentes dentro del Golfo de California a excepción de *S. sinicola* que mantiene su relación polifilética con las especies del Indo-Pacífico como *S. howeanum*, mientras que los ejemplares denominados como *S. muticum* y *S. pacificum* mantienen una relación monofilética con las especies de Asia, *S. muticum*, muestra una baja variabilidad genética observada con anterioridad que se ha atribuido a la introducción, frecuente y contemporánea, de embarcaciones con semillas de bivalvos a costas de América del Norte (Washington EUA) observando linajes distintos entre las especies asiáticas y las de América o Europa (Cheang *et al.* 2010).

El análisis de haplotipos de la especie de *S. horrium* muestra que esta especie no ha tenido mutaciones genéticas a lo largo del tiempo, las poblaciones que se encuentran a lo largo del Golfo de California y del Pacífico mexicano, son sólo morfológicamente diferentes, esta baja variabilidad a nivel genético, puede ser un reflejo de la interacción de la especie con el comportamiento oceanográfico, ya que las corrientes del Golfo de California están influidas por las corrientes provenientes del Pacífico norte (Lavín *et al.* 2003; Lavín *et al.* 2006), aunado a ello, la capacidad de flotar y la tendencia a sujetarse a sustratos rocosos u orgánicos que muestran los talos contribuye a la dispersión de las poblaciones, a lo largo de las costas del Golfo de California y el sur de la península de Baja California.

Durante los procesos de dispersión y especiación, los mecanismos de las corrientes oceanográficas y de oleaje del Pacífico Este, pueden considerarse como parte integral de los patrones morfológicos y genéticos de los talos de *Sargassum* (Mattio *et al.* 2013), ya sea en etapa vegetativa o en etapa reproductiva, ya que mantienen los aerocistos que ayudan a la flotación del talo, ya sea sujeto o a la deriva, el dosel participa en el mecanismo de migración de la población, ya que la fronda de *Sargassum* puede ser desprendida en cualquiera de las etapas de crecimiento del talo (Kilar *et al.* 1989), generando patrones de distribución por sustrato y patrones genéticos que distinguen a las especies y poblaciones dentro del Pacífico Este.

El haplotipo de *S. pacificum* muestra una variación entre las poblaciones de México, Nicaragua y Panamá, este patrón genético, también podría responder a los procesos de dispersión, considerando las corrientes pequeñas existentes en las costas y las corrientes principales que influyen en el trópico provenientes del trópico del oeste (Backus *et al.* 2009), el haplotipo de Nicaragua tiene mayor presencia en esta especie, mientras que el haplotipo de Panamá muestra la menor presencia, sugiriendo que la población del Pacífico tropical de Panamá se desplazó hacia el Pacífico tropical mexicano, manteniendo un patrón morfológico.

Ya que la información molecular mostró una relación de haplotipos entre las poblaciones del Pacífico tropical, se propone el análisis del reloj evolutivo con *cox3*, se realizó con un cálculo molecular, ya que no ha sido posible extraer material

molecular del registro fósil para una comparación más estable, el registro fósil que se encontró en la Isla San José está ubicado en el Plioceno, sin embargo existen registros de *Paleohalidrys* spp ubicados en el Mioceno (Parker y Dawson 1965), por lo que se decidió utilizar el reloj evolutivo propuesto para la diatomea *Phaeodactylum tricorutum* (Scala *et al.* 2002; Cheang *et al.* 2010) para hacer un cálculo aproximado para el género *Sargassum* del pacífico Este, utilizando la aproximación del tiempo de divergencia basada en la aproximación del tiempo geológico, lo que muestra la ocurrencia del proceso de especiación después de la formación del Golfo de California (~8 Ma al sur y ~4.5-6 Ma al norte) y durante el cierre del canal de Panamá (~3.5- 3.2 Ma) (Stock y Hodges 1989; Delgado Argote 2008; Ledesma-Vázquez y Carreño 2010).

Considerando el registro fósil de la Isla San José, se plantea la posibilidad de que las algas Fucales, han estado presentes durante la formación del protogolfo, han estado sujetas a los mecanismos de selección natural, involucrando de manera más eficiente, el proceso de dispersión por flotación, en el caso del género *Sargassum*, es el proceso que hasta el momento ha generado la introducción de algunas especies del género a costas del Pacífico Este (Aguilar-Rosas y Machado-Galindo 1990; Riosmena-Rodríguez *et al.* 2012), mientras que otras especies se consideran hasta el momento como restringidas al norte del Golfo de California (Mateo-Cid *et al.* 2006) y quizá limitadas por el tipo de corrientes oceanográficas que muestra el Golfo de California (Álvarez-Borrego 2010).

Las diferencias de temperaturas a lo largo del Golfo de California son equiparables a los gradientes de temperatura registrados en Ensenada y Panamá, mostrando una regionalización del cuerpo de agua. A lo largo de la historia, el Golfo de California ha sido objeto de estudio por esas características oceanográficas (Espinoza-Ávalos 1993, Soto-Mardones *et al.* 1999), ya que son factores que influyen de forma directa en los distintos mecanismos de reproducción, migración o selección de las especies de diversos géneros (Lobban y Wynne 1981), como el del género *Sargassum*, mostrando patrones de distribución muy evidentes, ya que en las costas rocosas es factible encontrar mantos heterogéneos del género *Sargassum* en distintas

temporalidades, o mostrar nuevas morfologías cuya divergencia filogenética sea relativamente reciente.

Las divergencias moleculares más recientes como de la nueva morfología *S. ulixem* sp.nov., son muestra de la posible hibridación de especies o la generación de mutaciones, la morfología de estos talos es parecida, más no igual, a la morfología de *S. thunbergii* (Kutze 1880) o a *S. agardhianum* (Farlow 1889), mostrando que la variación morfológica puede no ser acentuada, geográficamente *S. thunbergii* y *S. ulixem* se encuentran separadas, la primera está reportada únicamente para Asia como macroalga distribuida en la zona intermareal (Boo y Ko 2012; Cho *et al.* 2012; Chu *et al.* 2012), mientras que la segunda se ha encontrado a cinco metros de profundidad pero únicamente en el norte del Golfo de California.

Uno de los patrones morfológicos que se observaron en el género *Sargassum*, independientemente de la especie, para el Pacífico Este, es la rigidez del talo, los talos de la zona intermareal, expuesta a desecación, son cartilagosos, es decir, su consistencia es más dura en comparación a los talos que se encuentran sumergidos todo el tiempo. La exposición a la desecación o al oleaje genera en los talos un nivel de estrés que llega a modificar su morfología, estas modificaciones contribuyen a que el talo mantenga un grado de humedad (South y Hay 2011).

Debido a que la consistencia del talo es difícil compararla con hallazgos geológicos, se ha comparado la forma de ramificación del eje principal, la morfología de las ramificaciones y de las estructuras visiblemente semejantes como los filoides. Esta comparación derivó en la generación del nombre *Paleohormophysa* debido a la semejanza con el género *Hormophysa* (Fig. 28), este género actualmente pertenece a la familia *Sargassaceae* por lo que las características del género son semejantes a las del género *Sargassum*, muestra un eje erguido sobre un sujetador cónico, el eje está ramificado, el talo llega a una longitud de 32 cm, el eje principal es cilíndrico en la parte basal mientras que en la fronda se forman extensiones en el margen del eje dando una semejanza a los filoides del género *Sargassum* (Papenfus 1967).

El registro encontrado (*Paleohormophysa*) perteneciente al Plioceno (~5 Ma), genera una idea muy amplia sobre la existencia de algas pardas en el Protogolfo, durante esta época iniciaba la configuración moderna del Golfo de California, el movimiento de las placas tectónicas generó el desplazamiento de transferencia completa de la península de Baja California desde la placa Norte Americana hacia la placa del Pacífico, estos desplazamientos también provocaron otros desprendimientos de masas de tierra y cambios en patrones de corrientes oceanográficas, estos cambios contribuyeron a los desplazamientos de organismos que como individuos no poseen la característica de movimiento independiente (Backus *et al.* 2009; Ledesma-Vázquez y Carreño 2010) como en el caso de *Sargassum* que pudo haber ingresado en un inicio al protogolfo desde la zona norte, mientras que otras especies del género pudieron haber ingresado por la zona sur del protogolfo (Fig. 29).

La comparación entre el fósil registrado para la Isla San José y los talos de *Sargassum* muestran una constancia en la morfología, la presencia de un eje, ramas y estructuras foliares, por lo que los filoides y la presencia de un estipe, en las especies del Golfo de California y Pacífico Este, pueden considerarse como el carácter homólogo. Lo que podría reflejar la evolución morfológica de los talos, sin embargo, es necesario realizar experimentos que involucren el control de algunos factores físicos para identificar que factor es el que ha influido en la modificación de fisiología o morfología de los talos (Littler y Littler 1980) y realizar una caracterización molecular para género *Sargassum* de la zona de estudio.

Los talos de este género que se desarrollan en la zona intermareal, están sometidos a una intensidad de oleaje y a desecaciones, por lo que, desarrollar una resistencia o tolerancia a estos cambios físicos se considera uno de los factores que controlan la distribución (Ledesma-Vázquez *et al.* 2009). Actualmente la distribución de estos talos, en el Golfo de California, se ve afectada por el flujo superficial hacia el sureste durante los meses de febrero (corriente superficial que sale) a mayo y hacia el noroeste entre junio y septiembre, entrando en el golfo en agosto (Molina-Cruz 1984).



Figura 28. *Hormophysa triquetra*, modificado y tomado de Papenfuss (1967) para mostrar la morfología. Eje del talo (flecha); estructura foliar (cabeza de flecha).

Este proceso de dispersión de *Sargassum* dentro del Golfo, actualmente es generado por los patrones de corrientes que caracterizan al golfo, se tienen mareas mixtas debido a los componentes diurnos (centro) y semidiurnos (en el norte y sur del golfo), en general, la circulación superficial del agua dentro del golfo muestra una línea entre Baja California y Cabo Corrientes, en este límite concurren en la superficie (150-200 m) tres masas de agua, dependiendo de la estacionalidad, la corriente de California, agua superficial del trópico y la corriente del golfo de California (Lavine y Marinone 2003).

Los factores físicos del Golfo de California que pudieron generar esta amplia variación en las formas (Littler y Littler 1980) de las especies que se encuentran dentro del Golfo, no se presentan en la misma magnitud y frecuencia en el Pacífico, generando una baja diversidad morfológica en las costas del Pacífico mexicano y de América Central, sin embargo, comparando la diversidad genética, ésta es menor dentro del Golfo en comparación con las poblaciones del Pacífico.

Durante el Oligoceno (~23 - ~33 Ma) ocurrieron eventos que modificaron el océano, el Océano de Tethys se divide en las regiones Europeas en dos grandes partes (el Mediterráneo y el Paratetis) (Melinte-Dobrinescu y Brustur 2008), en los Carpatos ya existían los bosques de *Sargassum*, de acuerdo con Jerzmanska y Kotlarczyk (1976) los registros fósiles que se encontraron en Europa del Este muestran registros de otros vertebrados e invertebrados, considerando esto, existe la posibilidad de que las algas pardas formaran bosques como hábitat en el Pacífico mexicano y Centroamericano durante el Mioceno-Plioceno.

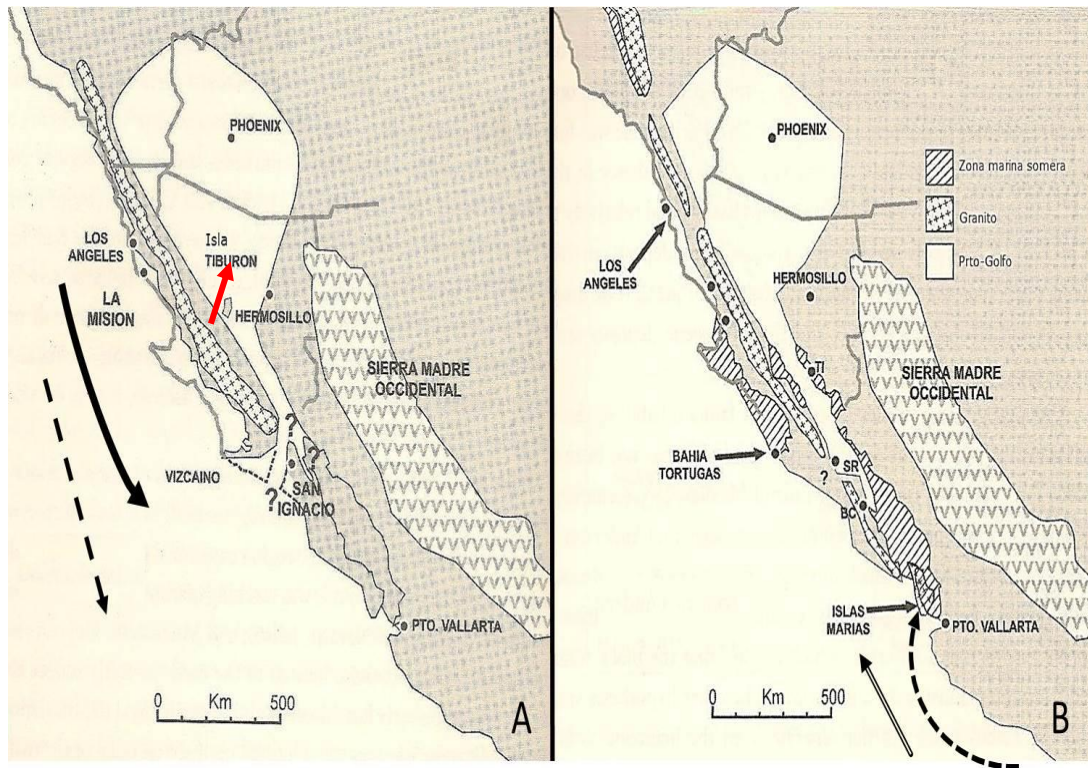


Figura 29. Propuesta de proceso de dispersión del género *Sargassum* al interior del Golfo de California, mapa modificado y tomado de Ledesma-Vázquez y Carreño (2010). A) Canal que divide la zona norte del Proto-Golfo de la zona sur (flecha roja), dirección de posible dispersión del género *Sargassum* (flecha continua) Representación de orientación de corriente oceánica (flecha negra discontinua). B) Zona Sur del Proto-Golfo en formación. Dirección de posible dispersión del género *Sargassum* (flecha punteada). Representación de orientación de corriente oceánica (flecha negra continua)

Sin embargo, hace 30 Ma las costas del Pacífico tropical mantenían modificaciones de la misma índole; existía una corriente oceanográfica que mantenía separada a Norteamérica de Sudamérica, que durante el Plioceno medio se cerró con el surgimiento del istmo de Panamá, por lo que el patrón de corrientes oceanográficas se modificaron. La formación de este istmo permitió la mezcla no sólo de la fauna terrestre, sino de las poblaciones marinas del Pacífico norte y del Caribe sujetas a una presión de transgresiones-regresiones que ocurrieron durante el Mioceno y parte del Plioceno (6-3 Ma) (Kirby *et al.* 2008), considerando este proceso de aislamiento simpátrico (vicarianza), que generó nuevos patrones de distribución en los organismos, podría aunarse la capacidad de flotar que han mostrado los talos de *Sargassum* para ampliar su distribución y generar nuevos patrones genéticos en las poblaciones del género que se encuentran a lo largo de las costas del Pacífico tropical.

Actualmente las corrientes oceanográficas que mantienen contacto, son la corriente del domo de Costa Rica que llega hasta el Golfo de Tehuantepec, y las corrientes superficiales de este tienen contacto con las corrientes de la boca del Golfo de California (Kessler 2006), si se considera que un talo de *Sargassum* en etapa reproductiva, desprende su fronda, y esta se mantiene flotando en las corrientes de las costas del Pacífico tropical hasta encontrar una superficie rocosa a la cual adherirse, es posible que un lapso geológicamente corto, una población del sur del continente americano comparta haplotipos con las poblaciones del norte del Pacífico tropical, como lo observado con los haplotipos de la especie *S. pacificum* de poblaciones provenientes de México, Panamá y Nicaragua.

La historia Filogeográfica del género *Sargassum* del Pacífico Mexicano y Centro Americano, pudo iniciar con poblaciones provenientes del Pacífico Oeste, tanto del Sur como del Norte, siendo los eventos vicariánticos más influyentes, la formación del protogolfo que dio origen al Golfo de California y la formación del istmo de Panamá. Generándose un proceso de dispersión poblacional dado por la capacidad de flotar del talo unido a las corrientes oceanográficas. La relación filogenética entre las especies del Pacífico Oeste y las del Pacífico Este es evidente en clados

moleculares bien definidos, los subgéneros *Sargassum* y *Bactrophyucus* comparten estados de carácter de filoides y aerocistos, sin embargo el estado del carácter de los estipes los hace distintos (Yoshida 1983; Tseng 1985; Oak *et al.* 2002), lo que genera confusiones a nivel morfológico, ya que las semejanzas fenotípicas de filoides y aerocistos es evidente.

La relación filogenética molecular entre los subgéneros anteriormente mencionados y otros grupos de la familia *Sargassaceae*, muestra que *Sargassum* como género es relativamente más joven que *Bactrophyucus* o que otros grupos (Fig. 21-25), y que a pesar de la ocurrencia de eventos vicariánticos, el género *Sargassum* ha sido influido por procesos de dispersión. Planteando la posibilidad de que los aerocistos y las formas foleares sean caracteres apomórficos (Morrone 2013), considerando el trabajo de Jerzmanska (1976), Parker y Dawson (1965) y las impresiones encontradas en Isla San José, es posible que las estructuras como los filoides cambiaron gradualmente de una forma sencilla como en los talos de *Hormophysa* a una estructura más definida y semejante a las hojas de árboles generando una estructura sinapomórfica (Morrone 2013) como el filoide que actualmente conocemos, mientras que los aerocistos no han modificado su morfología manteniéndola estable.

VII. CONCLUSIONES

Los cambios oceanográficos y geológicos que ha sufrido el Golfo de California no han derivado en una diversidad genética alta, por el contrario la diversidad genética es baja en comparación con la alta variabilidad morfológica.

Existe una relación filogenética entre las especies del Golfo de California y las especies del Indo-Pacífico que se hace evidente con la especie *Sargassum sinicola*.

La nueva morfología específica encontrada y designada como *S. ulixem* sp. nov. muestra caracteres reproductivos bajo los mismos factores físico-químicos que los talos juveniles de *S. johnstonii* y *S. herporhizum*.

El proceso de diferenciación morfológica y molecular se ha generado por los cambios constantes en los patrones de corrientes oceánicas, ya que el mecanismo de tectonismo ha generado las modificaciones en la costa continental.

El patrón de distribución geográfica del género *Sargassum* responde a procesos de dispersión durante la formación del Golfo de California y el cierre continental ocurrido en Panamá.

El patrón de haplotipos de *S. pacificum* una relación molecular entre las especies del Pacífico Centroamericano con las especies de *S. pacificum* del Pacífico mexicano.

De acuerdo al reloj evolutivo calculado a partir de la especie *Phaeodactylum tricornutum*, y la comparación con los registros fósiles encontrados en Isla San José correspondiente al Plioceno de Palma Sola, las especies del Golfo de California y Pacífico Este tienen menos de 10 Ma.

IX. BIBLIOGRAFÍA

- Abdel-Kareem, M. S. M. 2009. Phenetic Studies and New records of *Sargassum* species (Fucales, Phaeophyceae) from the Arabian Gulf Coast of Saudi Arabia. *Academic Journal of Plant Sciences* 2:173-81.
- Agardh, C. A. 1820. *Species Algarum Rite Cognitae, cum Synonymis, Differentiis Specificis et Descriptionibus Succinctis* Berling, Lund, Sweden, 168.
- Agardh, J. G. 1847. Nya alger fran Mexico. Öfversigt af Kongl. . *Vetenskaps-Academiens Förhandlingar* 4:5-17.
- Agardh, J. G. 1889. *Species Sargassorum Australiae Descriptae et Dispositae* Vetenskaps-Academiens Förhandlingar, Stockholm, Sweden, 133.
- Aguilar-Rosas, L. E., Aguilar-Rosas, R., Kawai, H., Uwai, S. y Valenzuela-Espinoza, E. 2007. New record of *Sargassum filicinum* Harvey (Fucales, Phaeophyceae) in the Pacific Coast of Mexico. *ALGAE* 22(1):17-21.
- Aguilar-Rosas, R. y Machado-Galindo, A. 1990. Ecological aspects of *Sargassum muticum* (Fucales, Phaeophyta) in Baja California, México: reproductive phenology and epiphytes. *Hydrobiologia* 204/205:185-90.
- Ajisaka, T. 2006. Problems in the identification of "*Sargassum duplicatum*" group. *Coastal Marine Science* 30 174-78.
- Ali, A. B., Baere, R. D., Wachter, R. D. y Peer, Y. V. d. 2002. Evolutionary relationships among Heterokont Algae (the Autotrophic Stramenopiles) based on combined analyses of Small and Large Subunit Ribosomal RNA. *Protist* 153:123-32.
- Álvarez-Borrego, S. 2010. Physical, Chemical, and Biological oceanography of the Gulf of California. *In: Brusca, R. C. [Ed.] The Gulf of California. Biodiversity and Conservation.* The University of Arizona Press, pp. 24-48.

- Andrade-Sorcía, G. 2005. *Evaluación crítica de caracteres para la delimitación específica del complejo Lapazeanum (Sargassaceae: Phaeophyta) para el centro-suroeste del Golfo de California*. Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, 80 pp.
- Andrade-Sorcía, G. y Riosmena-Rodríguez, R. 2012. ¿Es importante poner nombres científicos a los seres vivos? *ESPECIES, Revista sobre Conservación y Biodiversidad* 21:27-29.
- Andrade-Sorcía, G. y Riosmena-Rodríguez, R. 2011. Vegetative and reproductive anatomy of *Sargassum lapazeanum* (Fucales: Sargassaceae) in the southwestern Gulf of California, Mexico. *ALGAE* 26(4):327-31.
- Andrade-Sorcía, G., Riosmena-Rodríguez, R. y Paúl-Chávez, L. 2008. Variabilidad Morfológica y Morfométrica de *Sargassum lapazeanum* (Sargassaceae: Phaeophyta) en el Suroeste del Golfo de California. *INSULA* 37:68-80.
- Avice, J. C. 1998. The History and Purview of Phylogeography: A Personal Reflection. *Molecular Ecology* 7:371-79.
- Backus, D. H., Johnson, M. E. y Ledesma-Vázquez, J. 2009. Peninsular and island rocky shores in the Gulf of California. *In: Johnson, M. E. y Ledesma-Vázquez, J. [Eds.] Atlas of Coastal Ecosystems in the Western Gulf of California*. The University of Arizona Press, Tucson Arizona, pp. 11-27.
- Baldauf, S. L. 2003. Phylogeny for the faint of heart: a tutorial. *Trends in genetics* 19:345-51
- Báez, J. C., Camiñas, J. A. y Flores-Moya 2005. La tortuga boba: Todo un Ecosistema Marino. *Spin Cero-iespaciopicasso* 2:39-41.
- Báez, J. C., Camiñas, J. A., Valeiras, J., Conde, F. y Flores-Moya, A. 2002. Preliminary chec-list of the Epizootic Macroalgae Growing on Loggerhead turtles in the western Mediterranean Sea. *Marine Turtle Newsletter* 98:1-2.

- Bergström, L., Tatarenkov, A., Johannesson, K., Jönsson, R. B. y Kautsky, L. 2005. Genetic and morphological identification of *Fucus radicans* sp. nov. (Fucales, Phaeophyceae) in the rackish Baltic sea. *Journal of Phycology* 41:1025-38.
- Bermingham, E. y Moritz, C. 1998. Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology* 7:367-69.
- Bolton, J. J. 2010. The biogeography of kelps (Laminariales, Phaeophyceae) a global analysis with new insights from recent advances in molecular phylogenetics. *Helgol Mar Res* 64:263-79.
- Bolton, J. J., Leliaert, F., Clerck, O. D., Anderson, R. J., Stegenga, H., Engledow, H. E. y Coppejans, E. 2004. Where is the western limit of the tropical indian ocean seaweed flora? An analysis of intertidal seaweed biogeography on the east of South Africa. *Marine Biology* 144:51-59.
- Boo, S. M. y Ko, Y. D. 2012. *Marine plants from Korea*. Kukt'o Haeyangbu,
- Boo, G. H., Lindstrom, S. C., Klochkova, N. G., Yotsukura, N., Yang, E. C. y Kim, H. G. 2011. Taxonomy and biogeography of the genus *Agarum* (Laminariales, Phaeophyceae) based on nuclear, mitochondrial, and plastid gene sequences. *Taxon* 60:831-40.
- Briggs, J. C. 2007. Marine biogeography and ecology invasions and introductions. *Journal of Biogeography* 34:193-98.
- Canovás, F. G., Mota, C. F., Serrao, E. A. y Pearson, G. A. 2011. Driving south: a multi-gene phylogeny of the brown algal family Fucaceae reveals relationships and recent drivers of a marine radiation. *Biomedical central Evolutionary Biology* 11:371.
- Carreño, A. L. y Helenes, J. 2002. Geology and ages of the islands. In: Case, T. J., Cody, M. L. y Ezcurra, E. M. y. [Eds.] *A new Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University press, pp. 14-40

- Cavalier-Smith, T. y Chao, E. E.-.-Y. 2006. Phylogeny and megasystematics of phagotrophic heterokonts (Kingdom Chromista). *Journal of Molecular Evolution* 62:388-420.
- Chan, M. L., Brown, J. L. y Yoder, A. D. 2011. Integrating statistical genetic and geospatial methods brings new power to phylogeography. *Molecular Phylogeonetics and evolution* 59:523-37.
- Cheang, C. C., Chu, K. H., Fujita, D., Yoshida, G., Hiraoka, M., Critchley, A., Choi, H. G., Duan, D., Serisawa, Y. y Ang, P. O. J. 2010. Low Genetic Variability of *Sargassum muticum* (Phaeophyceae) revealed by a global analysis of native and introduced populations. *Journal of Phycology* 46:1063-74.
- Cheang, C. C., Chu, K. H. y Put O. Ang, J. 2008. Morphological and genetic variation in the populations of *Sargassum hemiphyllum* (Phaeophyceae) in the northwestern Pacific. *Journal of Phycology* 44:855-65.
- Cho, S. M., Lee, S. M., Ko, Y. D., Mattio, L. y Boo, S. M. 2012. Molecular systematic reassessment of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) in Korea using four gene regions. *Botanica Marina* 0:1-12.
- Chu, S. H., Zhang, Q. S., Liu, S. K., Tang, Y. Z., Zhang, S. B., Lu, Z. C. y Yu, Y. Q. 2012. Tolerance of *Sargassum thunbergii* germlings to thermal, osmotic and desiccation stress. *Aquatic Botany* 96:1-6.
- Clement, M., Posada, D. y Crandall, K. A. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9:1657-59.
- Cody, M., Moran, R., Rebman, J. y Thompson, H. 2002. Plants. In: Case, T. J., Cody, M. L. y Ezcurra, E. [Eds.] *A new Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press, New York, pp. 63-111.
- Coyer, J. A., Hoarau, G., Skage, M., Stam, W. T. y Olsen, J. L. 2006. Origin of *Fucus serratus* (Heterokontophyta; Fucales) populations in Iceland and the Faroes: a microsatellite-based assessment. *European Journal of Phycology* 41 (2):235-46.

- Coyer, J. A., Hoarau, G., Stam, W. T. y Olsen, J. L. 2004. Geographically specific heteroplasmy of mitochondrial DNA in the seaweed, *Fucus serratus* (Heterokontophyta: Phaeophyceae, Fucales). *Molecular Ecology* 13:1323-236
- Coyer, J. A., Smith, G. J. y Andersen, R. A. 2001. Evolution of *Macrocystis* spp. (Phaeophyceae) as determined by ITS1 and ITS2 sequences. *Journal of Phycology* 37:574-85.
- Coyer, J. A., Valero, M., Hoarau, G., Stam, W. T. y Olsen, J. L. 2002. Inheritance patterns of ITS1, chloroplasts and mitochondria in artificial hybrids of the seaweeds *Fucus serratus* and *F. evanescens* (Phaeophyceae). *European Journal of Phycology* 37(2):173-78.
- Critchley, A. T. 1983. Experimental observations on variability of leaf and air vesicle shape of *Sargassum muticum*. *Journal of Marine Biology Assessments. U. K.* 63:825-31.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R. y Posada, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9:772.
- Davis, J. I. y Nixon, K. C. 1992. Populations, genetic variation and the delimitation of phylogenetic species. *Systematic Biology* 41:421-35.
- Davis, P. H. y Heywood, V. H. 1991. Principles of angiosperm Taxonomy. Today y Tomorrow's Printers y Publishers, Daryaganj, New Delhi, 558
- Davis, J. I. y Nixon, K. C. 1992. Populations, genetic variation and the delimitation of phylogenetic species. *Systematic Biology* 41:421-35.
- Dawson, E. Y. 1944. *The Marine Algae of the Gulf of California.* 237-50
- Dawson, E. Y. 1966. Marine Botany, an Introduction. Holt, Rinehart and Winston, Inc, 371.
- Dawson, M. N., Waples, R. S. y Bernardi, G. 2006. Phylogeography. In: Allen, L. G., II, D. J. P. y Horn, M. H. [Eds.] *The Ecology of Marine Fishes: California and*

- Adjacent Waters. University of California Press, Berkeley and Los Angeles California, pp. 26-52.
- Delgado-Argote, L. 2008. Geología. In: Danemann, G. G. y Ezcurra, E. [Eds.] *Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad. Línea base*. pp. 17-44.
- De-Renzi, M. 1995. Plantas: un caso especial de evolución y morfogénesis. *Coloquios de Paleontología* 47:201-18.
- De St. Vincent, Bory. 1828. Botanique, Cryptogamie. In: Voyage autour du monde, exécuté par ordre du Roi, sur la corvette de Sa Majesté, la Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825. In: Duperrey, L. I. [Ed.]. Paris, pp. 97-200.
- Díaz-Villa, T., Afonso-Carrillo, J. y Sansón, M. 2004. Vegetative and reproductive morphology of *Sargassum orotavicum* sp. nov. (Fucales, Phaeophyceae) from the Canary Islands (eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina* 47:471-80.
- Dixon, T., Farina, F., DeMets, C., Suarez-Vidal, F., Fletcher, J., Marquez-Azua, B., Miller, M., Sanchez, O. y Umhoefer, P. 2000. New Kinematic Models for Pacific-North America Motion from 3 Ma to present, II: Evidence for a "Baja California shear zone. *Geophysical Research Letters* 32:59-79.
- Dixon, R. R. M., Huisman, J. M., Buchanan, J., Gurgel, C. F. D. y Spencer, P. 2012. A morphological and molecular study of austral *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) supports the recognition of *Phyllotricha* at genus level, with further additions to the genus *Sargassopsis*. *Journal of Phycology* 47:1-11.
- Domínguez-Domínguez, O. y Vázquez-Domínguez, E. 2009. Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. *Animal Biodiversity and Conservation* 32.1:59-79.
- Dring, M. 1982. *The Biology of Marine Plants*. Edward Arnold, 199.
- Druehl, D. L. 1981. Geographical distribution. In: Lobban, C. S. y Winne, M. J. [Eds.] *The Biology of Seaweeds*. University of California Press, U.S.A, pp. 306-25.

- Ebach, M. C. 2004. Forum on Biogeography: introduction. *Taxon* 53:889-91.
- Ebach, M. C. y Holdrege, C. 2005. More Taxonomy, Not DNA Barcoding. *BioScience* 55(10):822-23.
- Endo, H., Nishigaki, T., Yamamoto, K. y Takeno, K. 2013. Age- and size-based morphological comparison between the brown alga *Sargassum macrocarpum* (Heterokonta; Fucales) from different depths at an exposed coast in northern Kyoto, Japan. *Journal of Applied Phycology* 25:1815-22.
- Escoffier, L., G.Laval y Schneider, S. 2005. Arlequin ver. 3. 0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50.
- Espinoza-Ávalos, J. 1993. Macroalgas Marinas del Golfo de California. In: Salazar-Vallejo, S. I. y González, N. E. [Eds.] *Biodiversidad Marina y Costera de México*. Comisión Nacional de Biodiversidad y CIQRO, México, pp. 865.
- Espinoza, J. 1990. The Southern Limit of *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Phaeophyta, Fucales) in the Mexican Pacific. *Botánica Marina* 33:193-96.
- Fagerberg, W. R. y Dawes, C. J. 1976. Studies on *Sargassum*. I. A light microscopic examination of the wound regeneration in mature stipes of *S. filipendula*. *American Journal of Botany* 63:110-19.
- Fernández-García, C., Riosmena-Rodríguez, R., Wysor, B., Tejada, O. L. y Cortés, J. 2011. Checklist of the Pacific marine macroalgae of Central America. *Botánica Marina* 54:53-73.
- Fernández, L. S. 1989. La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. En: *Nuevas tendencias: Paleontología*. Madrid,
- Fiedler, P. y Talley, L. D. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69:143-80.

- Foote, M. 1992. Rarefaction analysis of morphological and taxonomic diversity. *Paleontological Society* 18:1-16.
- Foster, M. S., Vogelaere, A. P. D., Harrold, C., Pearse, J. S. y Thum, A. B. 1988. Causes of spatial and temporal patterns in rocky intertidal communities of Central and Northern California. California Academy of Sciences, San Francisco, 45
- Garbary, D. J. 2001. Biogeography of Marine Algae. eLS.
- Gavrilets, S. 2003. Models of Speciation: what have we learned in 40 years? *EVOLUTION. international journal of Organic Evolution* 57 (10):2197-215.
- Gillespie, R. S. y Critchley, A. T. 2001. Reproductive allocation and Strategy of *Sargassum elegans* and *Sargassum incisifolium* (Turner) C. Agardh from Reunion Rocks KwaZulu-Natal, South Africa. *Botanica Marina* 44:231-35.
- Goldber, N. A. y Huisman, J. M. 2004. *Sargassum kendrickii* (Fucales, Phaeophyceae), a new species of subgenus *Phyllotrichia* from southern Australia. *Botanica Marina* 47:424-30.
- Golikov, A. N., Dolgolenko, M. A., Maximovich, N. V. y Scarlato, O. A. 1990. Theoretical approaches to marine biogeography. Marine Ecology progress series 63:289-301.
- Graham, M. H., Kinlan, B. P. y Grosberg, R. K. 2010. Post-glacial redistribution and shifts in productivity of giant kelp forests. . *Proceedings of the Royal Society B* 277:399-406.
- Graham, L. E. y Wilcox, L. W. 2000. Algae. Prentice-Hall, Inc., New Jersey 640.
- Grunow, A. 1915. Additamenta ad cognitionem Sargassorum. *Verhandlungen der Kaiserlich-Möniglichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 65:329-449.

- Guindon, S. y Gascuel, O. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood. *Systematic Biology* 52:697-704.
- Hall, B. K. 2003. Unlocking the black box between genotype and phenotype: cells and cell condensations as morphogenetic (modular). *Units. Biol. y Philos* 18:219-47.
- Hanisak, M. D. y Yoshida, T. 1992. On the expression of phenotypic variability: why is *Sargassum* so taxonomically difficult? . In: Abbott, I. A. y Norris, J. N. [Eds.] *Taxonomy of Economic Seaweeds with reference to Some Pacific and Western Atlantic Species.* . California Sea Grant College, La Jolla, pp. 95-118.
- Hay, M. E. y Fenical, W. 1996. Chemical Ecology and Marine biodiversity: Insights and products from the sea. *Oceanography* 9:10-20.
- Heads, M. 2005. Towards a panbiogeography of the seas. *Biological Journal of the Linnean Society* 84:675-723.
- Helenes, J. y Carreño, A. L. 1999. Neogene sedimentary evolution of Baja California in relation to regional tectonics. *Journal of South American Earth Science* 12:589-605.
- Ho, C.-L., Phang, S.-M. y Pang, T. 1995. Application of polymerase chain reaction (PCR) using random amplified polymorphic DNA (RAPD) primers in the molecular identification of selected *Sargassum* species (Phaeophyta, Fucales). *European Journal of Phycology* 30 (4):273-80.
- Hoarau, G., Coyer, J. A., Veldsink, J. H., Stam, W. T. y Olsen, J. L. 2007. Glacial refugia and recolonization pathways in the brown seaweed *Fucus serratus*. *Molecular Ecology* 16:3606-16.
- Hoffmayer, E. R., Franks, J. S., Comyns, B. H., Hendon, J. R. y Waller, R. S. 2005. Larval and juvenile fishes associated with pelagic *Sargassum* in the Northcentral Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 56:259-69.
- Hogan, C. M. 2011. Endemism. In: McGinley, M. [Ed.] *The Encyclopedia of Earth*.

- Holder, M. y Lewis, P. O. 2003. Phylogeny estimation: traditional and bayesian approaches. *Nature reviews-Genetics* 4:275-84.
- Horta, E. C. M. 2010. Phylogeny, connectivity and dispersal patterns of the giant kelp *Macrocystis* (Phaeophyceae). Tesis: Doctor en Filosofía, Victoria University of Wellington.
- Hu, Z. M., Uwai, S., Yu, S. H., Komatsu, T., Ajisaka, T. y Duan, D. L. 2011. Phylogeographic heterogeneity of the brown macroalga *Sargassum horneri* (Fucaceae) in the northwestern Pacific in relation to late Pleistocene glaciation and tectonic configurations. *Molecular Ecology* 20:3894-909.
- Huelsenbeck, J. P. y Ronquist, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17:754-55.
- Hufbauer, R. A. y Roderick, G. K. 2005. Microevolution in biological control: Mechanisms, patterns, and processes. *Biological Control* 35:227-39.
- Jerzemska, A. y Kotlarczyk, J. 1976. The beginnings of the Sargasso assemblage in the Tethys? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 20:297-306.
- Jompa, J. y McCook, L. J. 1998. Seaweeds save the reefs?!: *Sargassum* canopy decreases coral bleaching on inshore reefs. *Reef Res Australian Institute of Marine Science* 8:5.
- Kawai, H., Sasaki, H., Maeda, Y. y Aria, S. 2001. Morphology, life history, and molecular phylogeny of *Chorda rigid* sp. nov. (Laminariales, Phaeophyceae) from the sea of Japan and the genetic diversity of *Chorda* filum. *Journal of Phycology* 37:130-42.
- Karlsson, J. y Loo, L.-O. 1999. On the distribution and the continuous expansion of the Japanese seaweed -*Sargassum muticum* - in Sweden. *Botanica Marina* 42:285-94.

- Kendrick, G. A. 1993. Sargassum Beds at Rottnest Island: Species Composition and Abundance. *The marine flora and fauna of Rottnest Island, Western Australia* 2:455-72.
- Kessler, W. S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69:181-217.
- Kilar, J. A. 1992. Seasonal and between-plant variability in the morphology of *Sargassum mathiesonii* sp. Nov. (Phaeophyta) from the Gulf of Mexico. *Journal of Phycology* 28:114-26.
- Kilar, J. A. y Hanisak, M. D. 1988. Seasonal patterns of morphological variability in *Sargassum polyceratium* (Phaeophyta). *Journal of Phycology* 24:467-73.
- Kilar, J. A., Littler, M. M. y Littler, D. S. 1989. Functional-morphological relationships in *Sargassum polyceratium* (Phaeophyta): phenotypic and ontogenetic variability in apparent photosynthesis and dark respiration. *Journal of Phycology* 25:713-20.
- Kirby, M. X., Jones, D. S. y MacFadden, B. J. 2008. Lower Miocene stratigraphy along the Panama Canal and Its bearing on the Central American Peninsula. *PLoS ONE* 3:1-14.
- Klug, W. y Cummings, M. R. 1999. . Conceptos de Genética. Prentice Hall, 790.
- Lamoreux, J. F., Morrison, J. C., Ricketts, T. H., Olson, D. M., Dinerstein, E., McKnight, M. W. y Shugart, H. H. 2006. Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature* 44:212-14.
- Lane, C. E., Lindstrom, S. C. y Saunders, G. W. 2007. A molecular assessment of northeast Pacific Alaria species (Laminariales, Phaeophyceae) with reference to the utility of DNA barcoding. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44:634-48.
- Lanteri, A. y Confalonieri, V. 2003. Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos In: Morrone, J. J. y Llorente, J. [Eds.] Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. CONABIO, MEXICO, pp. 185-94.

- Lavín, M. F., Fiedler, P. C., Amador, J. A., Ballance, L. T., Färber-Lorda, J. y Mestas-Nuñez, A. M. 2006. A review of eastern tropical Pacific oceanography: Summary. *Progress in Oceanography* 69:391-98.
- Lavin, M. F. y Marinone, S. G. 2003. An Overview of the Physical Oceanography of the Gulf of California. *In: Fuentes, O. U. V., Sheinbaum, J. y Ochoa, J. [Eds.] Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 173-204.
- Ledesma-Vázquez, J. y Carreño, L. 2010. Origin, age, and geological evolution of the Gulf of California. . *In: Brusca, R. [Ed.] The Gulf of California, Biodiversity and conservation*. Arizona-ASDM, pp. 7-23.
- Ledesma-Vázquez, J., Johnson, M. E., Gonzalez-Yajimovich, O. y Snatamaría-del-Angel, E. 2009. Gulf of California Geography, Geological origins, oceanography, and sedimentation patterns. *In: Johnson, M. E. y Ledesma-Vázquez, J. [Eds.] Atlas of Coastal Ecosystems in the Western Gulf of California*. The University of Arizona Press, Arizona.
- Leroux, S. J. y Shmiegelow, F. K. A. 2007. Biodiversity Concordance and the Importance of Endemism. *Conservation Biology* 21:266-68.
- Lincoln, R. J., Boxshall, G. A. y Clark, P. F. 2009. Diccionario de ecología, evolución y taxonomía. Fondo de Cultura Económica, 672.
- Littler, M. M. y Littler, D. S. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory test of functional form model. *The American Naturalist* 116:25-44.
- Llorente-Buousquets, J. y Luna-Vega, I. 1994. *Taxonomía Biológica*. Fondo de Cultura Económico, México, 586 pp.
- Lobban, C. S. y Harrison, P. J. 1994. *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press, U.S.A, 366.

- Lobban, C. S. y Wynne, M. J. 1981. *The Biology of Seaweeds*. University of California Press, 786.
- Lüning, K. 1990. *Seaweeds: their environment, Biogeography, and Ecophysiology*. Wiley, Germany, 527.
- Marradi, A. 1990. Classification, Typology, Taxonomy. *Quality and Quantity* 24:129-57.
- Martin, P. 2011. *Phylogeny, phylogeography and population connectivity of Lessonia (Phaeophyceae)*. Doctorate, Universidad de Wellington Victoria, 309 pp.
- Mateo-Cid, L. E., Mendoza-González, A. C., Aguilar-Rosas, R. y Aguilar-Rosas, L. E. 2006. Algas marinas bentónicas de Puerto Peñasco, Sonora, México. *Hidrobiológica* 16:45-65.
- Matschiner, M., Hanel, R. y Salzburger, W. 2013. Phylogeography and speciation processes in marine fishes and fishes from large freshwater lakes. In: Rutgers, D. S. [Ed.] *Phylogeography: concepts, intraspecific patterns and speciation processes*. NOVA, New York, pp. 1-29.
- Mattio, L. y Payri, C. 2010. Assessment of five markers as potential barcodes for identifying *Sargassum* subgenus *Sargassum* species (Phaeophyceae, Fucales). *Cryptogamie, Algologie* 31(4):467-85.
- Mattio, L. y Payri, C. E. 2011. 190 Year of *Sargassum* Taxonomy, Facing the advent of DNA Phylogenies. *Botanical Review* 77(1):31-70.
- Mattio, L., Payri, C. E. y Stiger-Pouvreau, V. 2008. Taxonomic revision of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) from French Polynesia based on morphological molecular analyses. *Journal of Phycology* 44(6):1541-55.
- Mattio, L., Payri, C. E. y Verlaque, M. 2009. Taxonomic revisión and geographic distribution of the subgenus *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) in the western and central Pacific Islands based on morphological and molecular analyses. *Journal of Phycology* 45:1-15.

- Mattio, L., Payri, C. E., Verlaque, M. y Reviere, B. d. 2010. Taxonomic revision of *Sargassum* sect. *Acanthocarpicae* (Fucales, Phaeophyceae). *Taxon* 9:1-9.
- Mattio, L., Zubia, M., Loveday, B., Crochelet, E., Duong, N., Payri, C. E., Bhagooli, R. y Bolton, J. J. 2013. *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) in Mauritius and Réunion, western Indian Ocean: taxonomic revision and biogeography using hydrodynamic dispersal models. *Phycologia* 52:578-94.
- Mayr, E. 1963. Populations, species and evolution. An abridgment of animal species and evolution. Harvard University Press, U.S.A, 425.
- McCourt, R. M. 1984. Niche differences between sympatric *Sargassum* species in the northern Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series* 18:139-48.
- Medlin, L. K., Kooistra, W. H. C. F., Potter, D., Saunders, G. W. y Andersen, R. A. 1997. Phylogenetic relationships of the 'golden algae' (haptophytes, heterokont chromophytes) and their plastids. *Plant Systematics and Evolution* 11:187-219.
- Melinte-Dobrinescu, M. y Brustur, T. 2008. Oligocene-Lower Miocene events in Romania. *Acta Paleontologica Romaniaae* 6:203-15.
- Miklaussen, A. J. 1997. *The Brown Algal origin of Land Plants and The algal origin of life on earth and in the universe*. Ragged Edge Press, 192.
- Millstein, R. 2002. Are random drift and natural selection conceptually distinct? *Biology and Philosophy* 17:33-53.
- Molina-Cruz, A. 1984. Evolución oceanográfica de la Boca del Golfo de California. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*:1-52.
- Morrone, J. J. y Crisci, J. V. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Reviews Inc.* 26:373-401.
- Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48:149-62.

- Morrone, J. J. 2007. Hacia una Biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 80:509-20.
- Morrone, J. J. 2013. *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 508.
- Mouritsen, O. G. 2013. *Seaweeds, edible, available and sustainable*. The University of Chicago Press, 287.
- Muraoka, D. 2004. Seaweed Resources as a Source of Carbon Fixation. *Bulletin of Fisheries Research Agen. Supplement* 1:59-63.
- Noiraksar, T. y Ajisaka, T. 2009. Taxonomy and distribution of *Sargassum* (Phaeophyceae) in the Gulf of Thailand. *Journal of Applied Phycology* 2:513-27.
- Norris, J. N. 2010. *Marine Algae of the North Gulf of California: Chlorophyta and Phaeophyceae*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington D. C, 276.
- Norton, T. A. 1981. Gamete Expulsion and Release in *Sargassum muticum*. *Botanica Marina* 24:465-70.
- Núñez-López, R. A. y Casas-Valdéz, M. M. 1996. Fenología de las especies de *Sargassum* (Fucales: Sargassaceae) en tres zonas de Bahía Concepción, B. C. S., México. *Revista Biología Tropical* 44:455-64.
- Nosek, J. y Tomáška, L. 2003. Mitochondrial genome diversity: evolution of the molecular architecture and replication strategy. *Current Genetics* 44:73-84.
- Oak, J. H., Suh, Y. y Lee, I. K. 2002. Phylogenetic Relationships of *Sargassum* subgenus *Bactrophycus* (Sargassaceae, Phaeophyceae) inferred from rDNA ITS Sequences. *Algae* 17(4):235-47.
- Palumbi, S. R. 1992. Marine speciation on a small planet. *Tree* 7 (4):114-18.
- Palumbi, S. R. 1994. Genetic Divergence, Reproductive Isolation and Marine Speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 25:547-72.

- Papenfuss, G. F. 1967. The History, morphology and taxonomy of *Hormophysa* (Fucales: Cystoseiraceae). *Phytomorphology* 17:42-47.
- Parenti, L. R. y Humphries, C. J. 2004. Historical biogeography, the natural science. *Taxon* 53:899-903.
- Parker, B. C. y Dawson, E. Y. 1965. Non calcareous Marine algae from California Miocen Deposits. *Weinheim Verlag von J. Cramer* 1:273-95.
- Paúl-Chávez, L. 2005. *Taxonomía y dinámica poblacional de Sargassum horridum para el suroeste del Golfo de California: implicaciones en manejo*. Doctoral, CICIMAR-IPN, 105 pp
- Paúl-Chávez, L. y Riosmena-Rodríguez, R. 2000. Floristic and Biogeographical trends in Seaweed Assemblages from a Subtropical Insular Island Complex in the Gulf of California. *Pacific Science* 54 (2):137-47.
- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R. y Chavez, F. P. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69:285-317.
- Phillips, N. 1995. Biogeography of Sargassum(Phaeophyta) in the Pacific basin. *In: Abbott, I. A. [Ed.] Taxonomy of Economic Seaweeds*. . La jolla, California: California Sea Grant College System. , pp. 107-45.
- Perez, F. 2013. Serial Cloner 2.6. SerialBasics 2004-2013.
- Phillips, N. 1995. Biogeography of Sargassum(Phaeophyta) in the Pacific basin. *In: Abbott, I. A. [Ed.] Taxonomy of Economic Seaweeds*. . La jolla, California: California Sea Grant College System. , pp. 107-45.
- Phillips, N. y Fredericq, S. 2000. Biogeographic and Phylogenetic Investigations of the Pantropical Genus *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) with respect to Gulf of Mexico species. *Gulf of Mexico Science* 18(2):77-87.

- Phillips, N. E., Smith, C. M. y Morden, C. W. 2005. Testing systematic concepts of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyceae) using portions of the rbcLS operon. *Phycological Research* 53:1-10.
- Quicke, D. L. J. 1993. Principles and Techniques of Contemporary Taxonomy. . Blackie Academic and Professional, London,
- Ralph, E. A. y Niiler, P. P. 1999. Wind-Driven currents in the Tropical Pacific. *Journal of Physical Oceanography* 29:2121-29.
- Rambaut, A. 2009. FigTree. Tree Figure Drawing Tool V. 1.3.1.
- Rao, A. S. y Rao, M. U. 2002. Seasonal growth pattern in *Sargassum polycystum* C. Agardh (Phaeophyta, Fucales) occurring at Visakhapatnam, east coast of India. *Indian Journal of Marine Sciences* 31:26-32.
- Riosmena-Rodríguez, R., Boo, G. H., López-Vivas, J. M., Hernández-Velasco, A., Sáenz-Arroyo, A. y Boo, S. M. 2012. The invasive seaweed *Sargassum filicinum* (Fucales, Phaeophyceae) is on the move along the mexican Pacific coastline. *Botanica Marina* 55:547-51.
- Riosmena-Rodríguez, R., Hinojosa-Arango, G., López-Vivas, J. M., León-Cisneros, K. y Holguin-Acosta, E. 2003. Caracterización espacial y biogeográfica de las asociaciones de macroalgas de Bahía del Rincón, Baja California Sur, México. *Revista Biología Tropical* 53:97-109.
- Rocap, G., Larimer, F. W., Lamerdin, J., Malfatti, S., Chain, P., Ahlgren, N. A., Arellano, A., Coleman, M., Hauser, L., Hess, W. R., Johnson, Z. I., Land, M., Lindell, D., Post, A. F., REgala, W., Shah, M., Shaw, S. L., Steglich, C., Sullivan, M. B., Ting, C. S., Tolonen, A., Webb, E. A., Zinser, E. R. y Chisholm, S. W. 2003. Genome divergence in two *Prochlorococcus* ecotypes reflects oceanic niche differentiation. *Nature* 424:1042-47.

- Rodríguez, F., Derelle, E., Guillou, L., Gall, F. L., Vaulot, D. y Moreau, H. 2005. Ecotype diversity in the marine picoeukaryote *Ostreococcus* (Chlorophyta, Prasinophyceae). *Environmental Microbiology* 7:853-59.
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J. P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. . *Bioinformatics* 19:1572-74.
- Ruiz-Geraldo, G. 2005. *Cartografía y Estratigrafía de la Cuenca Punta Colorada de la Isla San José, Baja California Sur, México*. Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, 101 pp.
- Rutgers, D. S. 2013. *Phylogeography, concepts, intraspecific patterns and speciation processes*. . Nova Science Publishers, Nueva York. , 207.
- Saad-Navarro, G. y Riosmena-Rodríguez, R. 2005. Variación espacial y temporal de la riqueza florística de macroalgas en la zona rocosa de Bahía de Muertos B. C. S. México. *Ciencia y Mar* 9:19-32
- Scala, S., Carels, N., Falciatore, A., Chiusano, M. L. y Bowler, C. 2002. Genome properties of the Diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Plant Physiology* 129:993-1002.
- Schiel, D. R. y Foster, M. S. 2006. The Population Biology of Large Brown Seaweeds: Ecological Consequences of Multiphase Life Histories in Dynamic Coastal Environments. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37:343-72.
- Schlichting, C. D. y Smith, H. 2002. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanism with evolutionary outcomes. *Evolutionary Ecology* 16:189-211.
- Setchell, W. A. 1937. The Templeton Crocker Expedition of the California Academy of Science, 1932. Report on Sargassums. *Proceedings of the California Academy of Science* 22:127-58.

- Setchell, W. A. y Gardner, N. L. 1924. The Marine Algae. *Expedition of the California academy of sciences to the Gulf of California in 1921*. Proceedings of the California Academy of science, California, pp. 695-949.
- Shimabukuro, H., Terada, R., Noro, T. y Yoshida, T. 2008. Taxonomic study of two *Sargassum* species (Fucales, Phaeophyceae) from the Ryukyu Islands, southern Japan: *Sargassum ryukyuense* sp. nov. and *Sargassum pinnatifidum* Harvey. *Botanica Marina* 51:26-33.
- Silva, P. C. 1992. Geographic Patterns of Diversity in Benthic Marine Algae. *Pacific Science* 46 (4):429-37.
- Silva, P. C. 2004. Classification, taxonomy, and phylogeny and their relation to nomenclature, with special reference to algae. In: Abbott, I. A. y McDermid, K. J. [Eds.] *Taxonomy of Economic seaweeds with reference to the Pacific and other locations*. Hawaii Sea Grant college Program, Hawaii, pp. 281.
- Simpson, S. L. y Sword, G. A. 2010. Evolving migration. *PNAS* 107:16753-54.
- Sorhannus, U. 2001. A "total evidence" analysis of the Phlogenetic relationships among the photosynthetic stramenopiles. *Cladistics* 17:227-41.
- Soto-Mardones, L., Marinone, S. G. y Parés-Sierra, A. 1999. Time and spatial variability of sea surface temperature in the Gulf of California. *Ciencias Marinas* 25(1):1-30.
- South, G. R. y Hay, C. H. 2011. Influence of wave action and latitude on morphology and standing crop of New Zealand *Durvillaea antarctica* (Chamisso) Hariot (Phaeophyta, Durvilleales). *Journal of the Royal Society of New Zealand* 9:289-96.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22:2688-90.
- Stebbins, G. L. J. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York and London, 643.

- Stiger, V., Horiguchi, T., Yoshida, T., Coleman, A. W. y Masuda, M. 2000.
Phylogenetic relationships of Sargassum (Sargassaceae, Phaeophyceae) with reference to a taxonomic revision of the section Phyllocystae based on ITS-2 nrDNA sequences. *Phycological Research* 48:251-60.
- Stiger, V., Horiguchi, T., Yoshida, T., Coleman, A. W. y Masuda, M. 2003.
Phylogenetic relationships within the genus Sargassum (Fucales, Phaeophyceae), inferred from ITS-2 nrDNA, with an emphasis on the taxonomic subdivision of the genus. *Phycological Research* 51:1-10.
- Stock, J. M. y Hodges, K. V. 1989. Pre-Pliocen extension around the Gulf of California and the Transfer of Baja California to the Pacific Plate. *Tectonics* 8:99-115.
- Swenson, N. G. 2013. Suture Zones and Phylogeographic concordance: are they the same and how should we test for their existence? In: Rutgers, D. S. [Ed.] Phylogeography: concepts, intraspecific patterns and speciation processes. NOVA, New York, pp. 105-1
- Swofford, D. L. 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Svendsen, H., Rosland, R., Myking, S., VArgas, J. A., Lizano, O. G. y Alfaro, E. J. 2006. A Physical-oceanographic study of Golfo Dulce, Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 54:147-70.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Nei, M. y Kumar, S. 2013. MEGA 6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance and Maximum Parsimony Methods. *Mol. Bio. and Evo* 28:2731-39.
- Taylor, W. R. 1945. Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 12:114-23.

- Taylor, W. R. y Arndt, C. H. 1929. The Marine algae of the Southwestern Peninsula of Hispaniola. *American Journal of Botany* 16:651-62.
- Taylor, P. R. y Hay, M. E. 1984. Functional morphology of intertidal seaweeds adaptive significance of aggregate vs. solitary forms. *Marine Ecology Progress Series* 18:295-302.
- Taylor, T. N., Taylor, E. L. y Krings, M. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. Academic Press Elsevier, 1230.
- Trasviña, A., Lluch-Cota, D., Filonov, A. E. y Gallegos, A. 1999. Oceanografía y El Niño. In: Magaña, V. [Ed.] *Los Impactos del Niño en México*. UNAM, México, pp. 69-101.
- Tseng, C. K., Yoshida, T. y Chiang, Y. M. 1985. East Asiatic species of *Sargassum* subgenus *Bactrophycus* J. Agardh (Sargassaceae, Fucales): with keys to the sections and species. In: Abbott, I. A. y Norris, J. N. [Eds.] *Taxonomy of economic seaweeds*. California Sea Grant college Program, University of California, La Jolla, Calif, pp. 1-14.
- Umhoefer, P. J. 2011. Why did the Southern Gulf of California rupture so rapidly? - Oblique divergence across hot, weak lithosphere along a tectonically active margin. *GSA Today* 21:4-10.
- Van den Hoek, C., Mann, D. G. y Jahns, H. M. 1998. *Algae. An introduction to Phycology*. Cambridge University Press, 627.
- Vandamme, A.-M. 2009. Basic concepts of molecular evolution. In: Lemey, P., Salemi, M. y Vandamme, A.-M. [Eds.] *The Phylogenetic Handbook*. Cambridge, U. S. A., pp. 3-29.
- Van De Peer, Y., Van der Auwera, G. y Wachter, R. D. 1996. The evolution of Stramenopiles and alveolates as derived by "substitution rate calibration" of small ribosomal subunit RNA. *Journal of Molecular Evolution* 42:201-10.
- Verbruggen, H. y Theriot, E. C. 2008. Building trees of algae: some advances in phylogenetic and evolutionary analysis. *Eur. J. Phycology* 43:229-52.

- Via, S., Gomulkiewicz, R., Jong, g. D., Scheiner, S. M., Schlichting, C. D. y Tienderen, P. H. V. 1995. Adaptative phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology y Evolution* 10:212-13.
- Viejo, R. M., Martínez, B., Arrontes, J., Astudillo, C. y Hernández, L. 2011. Reproductive patterns in central and marginal populations of a large brown seaweed: drastic changes at he southern range limit. *Ecography* 34:75-84.
- Wares, J. P. y Cunningham, W. C. 2001. Phylogeography and historical ecology of the north Atlantic intertidal. *Evolution* 55:2455-69.
- Whelan, S. y Money, D. 2010. The Prevalence of Multifurcations in Tree-space and Their Implications for Tree-search. *Molecular Biology and Evolution* 27:2674-77.
- Wiens, J. J. y Servedio, M. R. 2000. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. . *Proceedings of Royal Society of London, B, Biological Sciences* 267:631-36.
- Wiley, E. O. y Lieberman, B. S. 2011. Phylogenetics. The theory of phylogenetic systematics. A John Wiley y Sons, Inc., Publication, 3-20.
- Winston, J. E. 1999. Describing species. Practical taxonomic procedure for Biologist. Columbia University press, New York, 487.
- Witherington, B., Hirama, S. y Hardy, R. 2012. Young sea turtles of the pelagic Sargassum-dominated drift community: habitat use, population density, and threats. *Marine Ecology Progress series*. 463:1-22.
- Xu, T., Abbot, R. J., Milne, R. I., Mao, K., Du, F. K., Wu, G., Ciren, Z., Mieke, G. y Liu, J. 2010. Phylogeogrphahy and allopatric divergence of cypress species (*Cupressus* L.) in the Qinghai-Tibetan Plateau and adjacent regions. *BMC Evolutionary Biology* 10:194-203
- Yoon, H. S., Lee, J. Y., Boo, S. M. y Bhattacharya, D. 2001. Phylogeny of Alariaceae, Laminariaceae, and Lessoniaceae (Phaeophyceae) Based on Plastid-Encoded

RuBisCo Spacer and Nuclear-Encoded ITS Sequence Comparisons. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21(2):231-43.

Yoshida, T. 1983. Japanese species of *Sargassum* subgenus *Bactrophycus* (Phaeophyta, Fucales). *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University* 13(2):99-246.

Yoshida, T., Stiger, V. y Horiguchi, T. 2000. *Sargassum boreale* sp. nov. (Fucales, Phaeophyceae) from Hokkaido, Japan. *Phycol. Res* 48:125-32.

X. ANEXOS

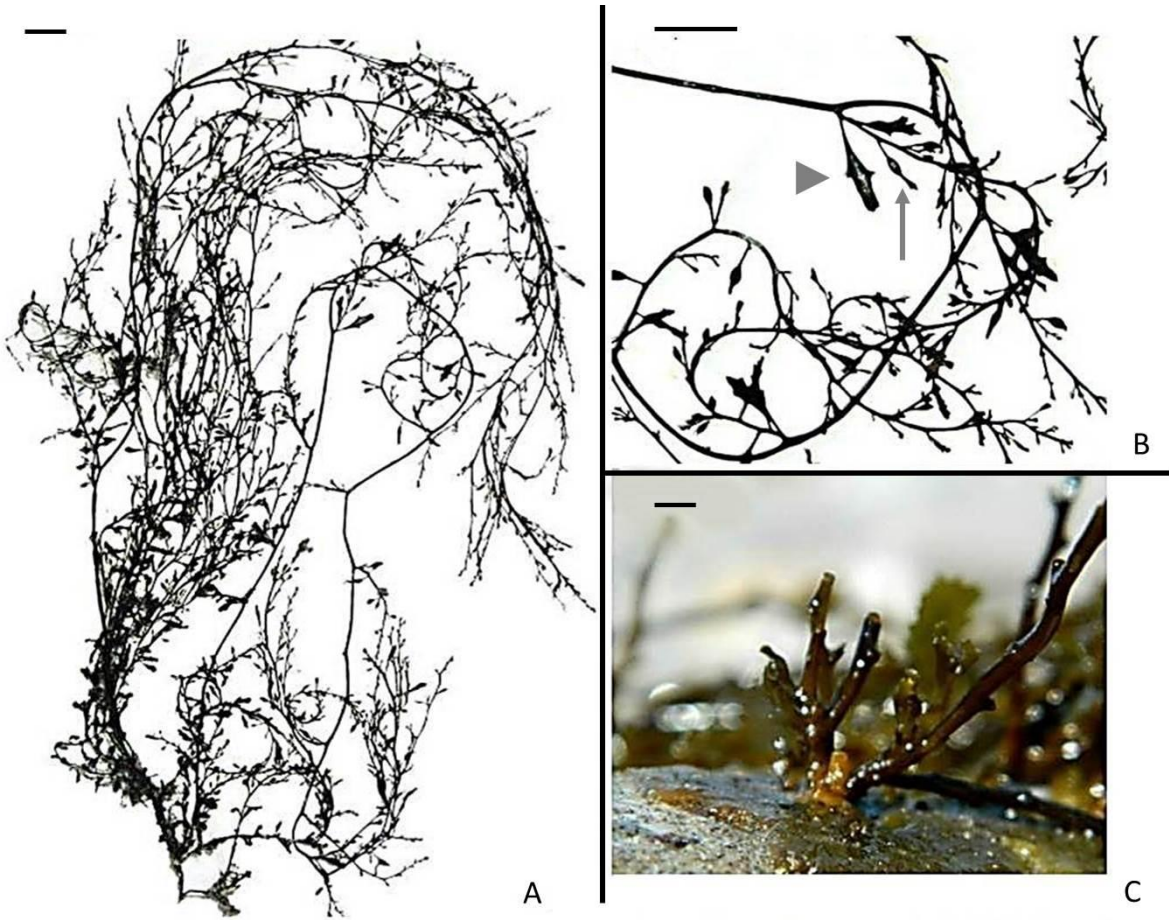


Figura 30. *Sargassum johnstonii* f. *gracile*. A) Talo; B) filioide (cabeza de flecha), aerocisto (flecha); C) Sujetador

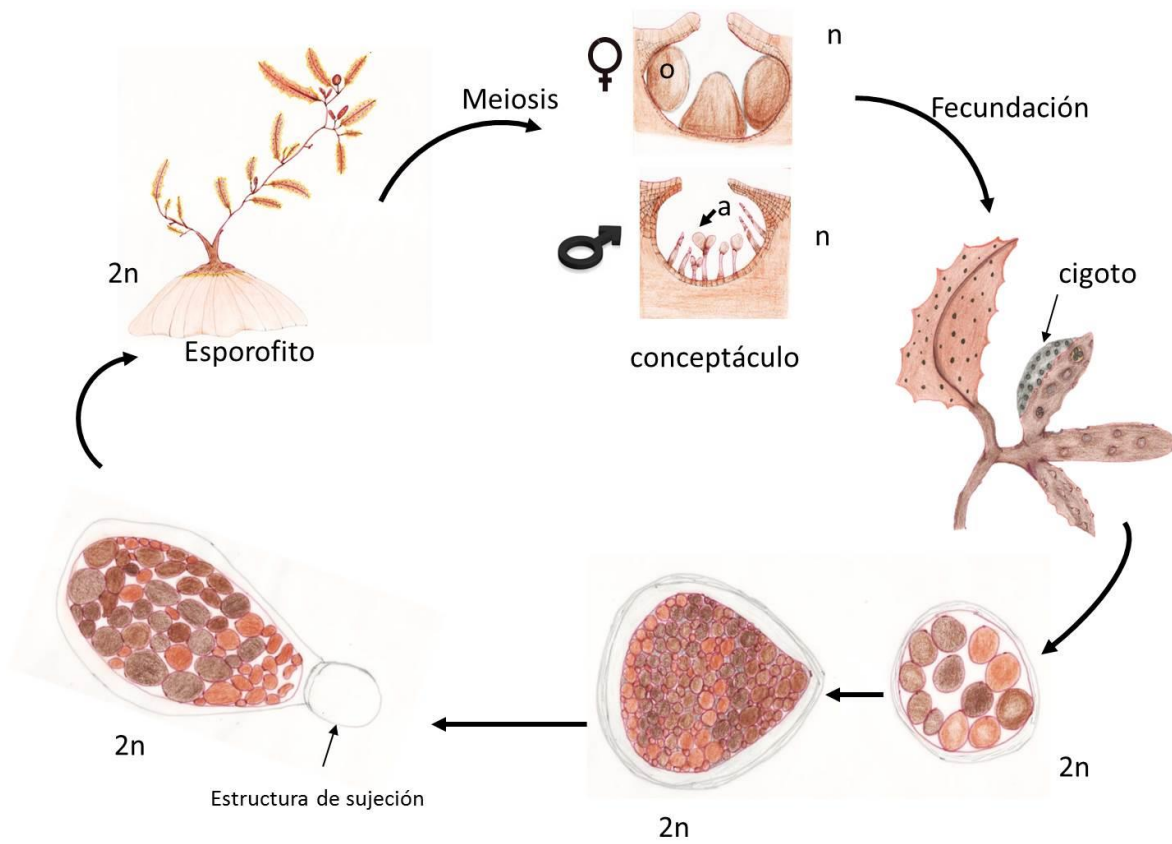


Figura 31. Historia de vida del género *Sargassum*, basado en Van den Hoek 1998 para las Fucales.

Tabla 10. Códigos de acceso de GenBank a los taxa utilizados para la reconstrucción del árbol de filogenia para el género *Sargassum* del Golfo de California.

Taxón	Marcador molecular		
	cox1	cox3	ITS2
<i>S. autumnale</i>		PF582	PF582
<i>S. aquifolium</i>	HQ41603	JN243775	EU882252
<i>S. aquifolium</i>	HQ416030	FJ170405	FJ170405
<i>S. carpophyllum</i>	HQ416035	EU833417	EU100799
<i>S. carpophyllum</i>		EU833416	
<i>S. confusum</i>		PF616	PF616
<i>S. coreanum</i>		PF324	PF613
<i>S. fallax</i>	GQ368266	JN243781	JN243809
<i>S. fallax</i>		GQ368281	
<i>S. filicinum</i>		PF958	PF958
<i>S. fulvelum</i>		PF634	PF634
<i>S. fusiforme</i>		PF589	PF589
<i>S. hemiphyllum</i>		PF584	PF584
<i>S. horneri</i>		PF1005	PF1005
<i>S. howeanum</i>	HQ416037	FJ170413	FJ170441
<i>S. howeanum</i>		IRD3950	IRD3950
<i>S. ilicifolium</i>		EU833391	EU833391
<i>S. ilicifolium</i>	HQ416043	JN243778	EU833453
<i>S. macrocarpum</i>		PF588	PF588
<i>S. micracanthum</i>		PF1420	PF1420
<i>S. miyabei</i>		PF1452	PF1452
<i>S. muticum</i>	EU681423	AB430582	AB043503
<i>S. muticum</i>	FJ409214	PF1010	PF1010
<i>S. nigrifolium</i>		PF1359	PF1359
<i>S. obtusifolium</i>		EU100831	EU100831
<i>S. pacificum</i>	HQ416045	EU100828	EU100783
<i>S. pacificum</i>		UPF3973	UPF3973
<i>S. patens</i>			FJ170405
<i>S. patens</i>		PF1407	PF1407

Continua Tabla 10.

Taxón	Marcador molecular		
	cox1	cox3	ITS2
<i>S. piluliferum</i>		PF949	PF949
<i>S. polycystum</i>		IRD1571	IRD1571
<i>S. sagamianum</i>		PF1033	PF1033
<i>S. scabridum</i>	HQ416048	FJ170451	FJ170451
<i>S. serratifolium</i>		PF1343	PF1343
<i>S. siliquastrum</i>		PF1423	PF1423
<i>S. spinuligerum</i>	HQ416051	IRD3972	IRD3972
<i>S. spinuligerum</i> var. <i>crispata</i>	HQ416052		
<i>S. spinuligerum</i>	IRD3978	JN243785	HQ416071
<i>S. thunbergii</i>		PF531	PF531
<i>S. turbinarioides</i>		EU882245	EU882245
<i>S. yamadae</i>		PF1356	PF1356
<i>S. yendoi</i>			FJ170451
<i>S. yendoi</i>		PF1032	PF1032
<i>S. yezoense</i>		PF1350	PF1350
<i>Cystophora torulosa</i>	GU289320	JN65448	JN637967
<i>C. retroflexa</i>	GU289340	JN654446	GU289346
<i>C. retroflexa</i>			GU289380
<i>C. torulosa</i>		JN654448	

Tabla 11. Información de colección de Taxa para las secuencias de ITS-2, *cox-3* y *cox-1*.

Taxon	Voucher y punto de colecta	Coordenadas	Número de acceso GenBank		
			ITS2	<i>cox-3</i>	<i>cox-1</i>
<i>Sargassum brandegeei</i>	SPM27; San Pedro Martir Island Mexico, May 2011	28°22'57.21"N, 112°18'6.63"W	JX560132	JX560120	New
<i>Sargassum herporhizum</i>	SPM14; San Pedro Martir Island Mexico, May 2011	28°22'57.21"N, 112°18'6.63"W	JX560130	New	New
<i>Sargassum herporhizum</i>	GS3		JX560131		
<i>Sargassum herporhizum</i>	GS2			JX560118	JX560106
<i>Sargassum johnstonii</i>	GS5; San Pedro Martir Island Mexico, May 2010	28°22'57.21"N, 112°18'6.63"W	-	JX560116	New
<i>Sargassum johnstonii</i>	IPA3; Miramar Island Mexico, May 2009	27°53'5.06"N, 110°57'21.02"W	JX560129	JX560115-	-
<i>Sargassum johnstonii</i>	GS7; San Pedro Martir Island Mexico, May 2010	28°22'57.21"N, 112°18'6.63"W	-	New	JX560103
<i>Sargassum lapazeanum</i>	ALT1; El Saladito Mexico Apr. 2010	24°27'3.16"N, 110°40'40.08"W	New	JX560117	JX560104
<i>Sargassum lapazeanum</i>	SC1; El Califín Mexico, May 2010	24°16'23.80"N, 110°37'19.75"W	New	-	-
<i>Sargassum lapazeanum</i>	1PGPS4; Punta Mechudo	24°45'48.66"N, 110°39'48.66"W	JX56127	-	-

Continúa tabla 11.

Taxon	Voucher y punto de colecta	Coordenadas	Número de acceso GenBank		
			ITS2	cox-3	cox-1
<i>Sargassum lapazeanum</i>	AYZ3; El Saladito May 2010	24°27'3.16"N, 110°40'40.08"W	JX560126	New	JX560105
<i>Sargassum lapazeanum</i>	EZ5; Piedras Coloradas Mexico, Mar. 2010	24°21'7.16"N, 110°40'43.63"W	New	New	New
<i>Sargassum horridum</i>	1PGPS8; Punta Mechudo Mexico, Feb. 2010	24°45'48.66"N, 110°39'48.66"W	New	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	ALT5; El Saladito Mexico, Mar. 2010	24°27'3.16"N, 110°40'40.08"W	JX560123	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	TCL14; El Tecolote Mexico, Mar. 2010	24°20'41.62"N, 110°18'11.47"W	New	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	2PGPS2; Las Animas Mexico, Feb. 2010	24°37'57.39"N, 110°43'46.93"W		JX560121-	-
<i>Sargassum horridum</i>	IESO1; Isla Espiritu Santo Mexico, Mar. 2010	24°27'10.36"N, 110°22'14.99"W	New	JX560120	JX560108

Continúa tabla 11.

Taxon	Voucher y punto de colecta	Coordenadas	Número de acceso GenBank		
			ITS2	cox-3	cox-1
<i>Sargassum horridum</i>	TCL2; El Tecolote Mexico, Apr. 2010	24°20'41.62"N, 110°18'11.47"W	New	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	1PGS1; Punta Mechudo Mexico, Feb. 2010	24°45'48.66"N, 110°39'48.66"W	New	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	2PGPS6; Las Animas Mexico, Feb. 2010	24°37'57.39"N, 110°43'46.93"W	New	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	BCE15; Bahía Concepción Mexico, Apr. 2010	26°40'32.38"N, 111°49'48.32"W	New	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	BS1; Piedras Coloradas Mexico, Feb. 2010	24°21'7.16"N, 110°40'43.63"W	New	-	JX560110
<i>Sargassum horridum</i>	LP5; La Paz Mexico, Mar. 2010	24°14'41.67"N, 110°19'42.23"W	New	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	IBS3		JX560122		
<i>Sargassum horridum</i>	EFN14; El Saladito Mexico, Apr. 2010	24°27'3.16"N, 110°40'40.08"W	New	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	TCL5; El Teclote Mexico, Mar. 2010	24°20'41.62"N, 110°18'11.47"W	New	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	BCE3; Bahía Concepción Mexico, May 2010	26°40'32.38"N, 111°49'48.32"W	New	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	SC8; Piedras Coloradas Mexico, May 2010	24°21'7.16"N, 110°40'43.63"W	New	-	-
<i>Sargassum horridum</i>	GS4; San Pedro Martir Island Mexico, May 2010	28°22'57.21"N, 112°18'6.63"W	-	New	JX560109
<i>Sargassum horridum</i>	LP3; Mexico, Mar. 2010	24°14'41.67"N, 110°19'42.23"W	-	New	New

Continúa Tabla 11.

Taxon	Voucher y punto de colecta	Coordenadas	Número de acceso GenBank		
			ITS2	cox-3	cox-1
<i>Sargassum horridum</i>	BCE22			JX560124	
<i>Sargassum sinicola</i>	TB8; El Tecolote Mexico, Apr. 2010	24°20'41.62"N, 110°18'11.47"W	New	-	-
<i>Sargassum sinicola</i>	GS12; San Pedro Martir Island Mexico, May 2010	28°22'57.21"N, 112°18'6.63"W	New	-	-JX560111
<i>Sargassum sinicola</i>	TCL4; El Tecolote Mexico, Apr. 2010	24°20'41.62"N, 110°18'11.47"W	New	-	JX560112-
<i>Sargassum sinicola</i>	SPMN1; San Pedro Martir Island Mexico, May 2010	28°22'57.21"N, 112°18'6.63"W	New	-	-
<i>Sargassum sinicola</i>	2PGPS1; Las Animas Mexico, Feb. 2010	24°37'57.39"N, 110°43'46.93"O	New	- JX560113	-
<i>Sargassum ulixem</i> sp. nov.	PF1314; Kino Bay Mexico, May 2010	28°47'39.35"N, 111°56'51.37"W	-	New	-
<i>Sargassum ulixem</i>	PF1474; Puerto Peñasco Mexico, May 2010	31°19'30.80"N, 113°36'21.58"W	New	-	-
<i>Sargassum ulixem</i>	GS1; San Pedro Martir Island Mexico, May 2010	28°22'57.21"N, 112°18'6.63"W	New	-	-
<i>Sargassum ulixem</i>	PF1472; Puerto Peñasco Mexico, May 2010	31°19'30.80"N, 113°36'21.58"W	New	-	New

Tabla 12. Resultados de la evaluación de Tajima comparando distintas secuencias con 831 pb.

Datos	Sitios
Sitios idénticos	431
Sitios divergentes	8
Diferencias únicas en <i>Sargassum howelii</i> (México)	6
Diferencias únicas en <i>S. templetonii</i> (Nicaragua)	5
Diferencias únicas en <i>Phaeodactylum tricornutum</i>	209
Total de sitios utilizados	659
Valor de X^2	0.09
Valor de p	0.763
Sitios idénticos	417
Sitios divergentes	10
Diferencias únicas en <i>S. ulixem</i> (Golfo de California)	10
Diferencias únicas en <i>S. brandegeii</i> (Panamá)	7
Diferencias únicas en <i>P. tricornutum</i>	195
Total de sitios utilizados	639
Valor de X^2	0.53
Valor de p	0.46

Tabla 13. Ejemplares integrados al Herbario Ficológico de Baja California Sur

No. Herbario	Código*	Nombre	Localidad	Fecha de Colecta
12449		<i>Sargassum herporhizum</i>	Puerto Peñasco, Sonora, México	13 May. 2010
12450		<i>Sargassum herporhizum</i>	Bahía Kino Sonora, México	13 May. 2010
12548		<i>Sargassum horridum</i>	Bahía Kino Sonora, México	13 May. 2010
12615		<i>Sargassum sinicola</i>	El tesoro, B. C.S., México	21 Mar. 2010
12647	LP4	<i>Sargassum horridum</i>	San Juan de la Costa, BCS., México	9 Feb. 2010
12648	BS1	<i>Sargassum horridum</i>	La Concha, B.C. S. México	17 Feb. 2010
12649	GS2	<i>Sargassum herporhizum</i>	La Cueva, Sonora, México	13 May. 2020
12650	SPM27	<i>Sargassum brandegeii</i>	Isla San Pedro Martir	
12651	TCL4	<i>Sargassum horridum</i>	El tecolote, B.C. S., México	10 Mar. 2010
12652		<i>Sargassum johnstonii</i>	La Cueva, Sonora, México	13 May. 2010
12653	TO4	<i>Sargassum sinicola</i>	El tesoro, B. C.S., México	21 Mar. 2010
12654	PF1314	<i>Sargassum ulixem</i>	Las Conchas, Sonora, México	14-Mayo- 2010

Continúa Tabla 13

No. Herbario	Código*	Nombre	Localidad	Fecha de Colecta
12655	PF1474	<i>Sargassum ulixem</i>	Puerto Peñasco, Sonora, México	14-Mayo- 2010
12656		<i>Sargassum ulixem</i>		14-Mayo- 2010
12669		<i>Sargassum templetonii</i>	Isla Juanilla, Nicaragua	14- Feb.-13
12670		<i>Sargassum pacificum</i>	Isla Juanilla, Nicaragua	14- Feb.-13
12673		<i>Sargassum pacificum</i>	Isla Juanilla, Nicaragua	14- Feb.-13
12674		<i>Sargassum templetonii</i>	Isla Juanilla, Nicaragua	14- Feb.-13
12836		<i>Sargassum sinicola</i>	El Tesoro, B.C.S., México	

*Nota: el código pertenece a ejemplares utilizados en el análisis molecular.