



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Taxonomía y relaciones filogenéticas del género
Polysiphonia (Ceramiales, Rhodophyta) basada en el gen
rbcL plastidial.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

LUIS TONATIUH JIMÉNEZ ZAMORA



**DIRECTOR DE TESIS:
M. en C. MARÍA LAURA GONZÁLEZ
RESENDIZ
2013**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Apellido paterno
Apellido materno
Nombre(s)
Teléfono
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Carrera
Número de cuenta

2. Datos del tutor

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

3. Datos del sinodal 1

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

4. Datos del sinodal 2

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

5. Datos del sinodal 3

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

6. Datos del sinodal 4

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

7. Datos del trabajo escrito.

Título

Número de páginas
Año

1. Datos del alumno

Jiménez
Zamora
Luis Tonatiuh
21 56 35 72
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
304330496

2. Datos del tutor

M en C
María Laura
González
Resendiz

3. Datos del Sinodal 1

Dra
Sandra Luz
Gómez
Acevedo

4. Datos del sinodal 2

Dra
Hilda Patricia
León
Tejera

5. Datos del sinodal 3

Dr
Abel
Sentíes
Granados

6. Datos del sinodal 4

M en C
Violeta
Patiño
Conde

7. Datos del trabajo escrito

Taxonomía y relaciones filogenéticas del género *Polysiphonia* (Ceramiales, Rhodophyta) basada en el gen *rbcL* plastidial.
66 p
2013



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Taxonomía y relaciones filogenéticas del género Polysiphonia (Ceramiales, Rhodophyta) basada en el gen rbcL plastidial

realizado por **Jiménez Zamora Luis Tonatiuh** con número de cuenta **304330496** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dra. Sandra Luz Gómez Acevedo

Propietario Dra. Hilda Patricia León Tejera

Propietario M. en C. María Laura González Resendiz

Suplente Dr. Abel Sentés Granados

Suplente M. en C. Violeta Patiño Conde

Atentamente,

"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU "

Ciudad Universitaria, D. F., a 03 de mayo de 2012

EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

MAG/CZS/mdm

Agradecimientos

Un trabajo profesional se logra gracias a personas con gran profesionalismo que día con día aportan a nuestra Universidad y nuestro País grandes resultados. Estoy orgulloso de pertenecer a esta gran casa de estudios y de reconocer el esfuerzo que mi equipo de sinodales llevó durante la realización de mi tesis de licenciatura.

Agradezco notablemente a mi tutora la M. en C. María Laura González Resendiz por su apoyo y grandes enseñanzas respecto al futuro y responsabilidad que los nuevos profesionistas tenemos con nuestro país así como llevar la estructura, consolidación y seriedad de mi reporte escrito a un buen final. A su vez mis agradecimientos a la M. en C. Violeta Patiño Conde por su esfuerzo en el asesoramiento de mis análisis filogenéticos ya que gracias a ella y a su compromiso profesional aportó a mi trabajo los principales matices para seguir una carrera exitosa y ética, así como su gran dedicación al dar cada paso junto conmigo en el presente proyecto, ambas, muchas gracias por ser pilares en la formación de mi vida académica y personal.

Agradezco con el mismo nivel a la Dra. Hilda Patricia León Tejera por permitirme ser parte de su equipo de laboratorio y por prestar atención a mis fortalezas y debilidades académicas con la finalidad de ser mejor persona día con día; también por ser en esencia, la voz de la experiencia y el conocimiento durante mi desempeño en el laboratorio. Mis grandes agradecimientos también para la Dra. Sandra Luz Gómez Acevedo por su apoyo y gran esfuerzo para obtener una tesis de gran calidad, por su asesoramiento y voz del profesionalismo, reconozco su tolerancia, actitud y seriedad en todos los puntos que rodearon los principales temas de mi escrito y por ser la persona quién entregó su gran calidad académica en mi formación como profesionista.

También mis más sinceros agradecimientos al Dr. Abel Sentíes Granados por sus comentarios, sugerencias y motivaciones en la consolidación de mi trabajo y por su gran conocimiento en el tema que fue la base de mi escrito. También quiero reconocer el trabajo de la M. en C. Luz Estela Zamudio Beltrán por brindarme la oportunidad de conocer herramientas técnicas básicas y necesarias para la culminación de mi trabajo y por la retroalimentación de conocimiento que perduró en una parte de mi proyecto.

A todos, mis más sinceros reconocimientos y agradecimientos por apoyarme en mi proceso de titulación, por lo tanto, me comprometo día con día a seguir sus consejos y enseñanzas de vida en cada paso que logre en mi vida profesional; cuentan conmigo y siempre los voy a considerar como los grandes profesionales que son.

Dedicatorias

Este trabajo va dedicado a mi gran familia que durante este tiempo estuvieron pendiente de mi proceso de titulación que junto conmigo sintieron y formaron parte porque sin ustedes no tendría un especial sentido mi carrera profesional y académica.

A mi papá Luis (gordo) mi mejor amigo quién desde muy pequeño me motivo a estudiar y sentirme orgulloso de la máxima casa de estudios la UNAM y tener en mente la responsabilidad que un profesionista llevará por siempre y también por ser quién veía conmigo desde hace mucho tiempo programas de animales marinos y terrestres así como documentales, los cuáles, creo que fueron mis principales motivaciones para ser un biólogo o un buen científico. A mi mamá Tina (Jetta) quién siempre platicó conmigo cada escalón que daba en el escrito y también por ser la persona que me ha apoyado todos los días para ser un mejor ser humano y compartir conmigo sus experiencias de vida en el ámbito profesional y personal.

A mis hermanas Mali quién es médico y que como todo científico está interesado en el tema e Ixzel Lic. en comunicación por convivir todos los días posibles conmigo y que como la hermana mayor es un pilar importante para poder despegar alto. En general los tres por estar orgullosos de sentirnos parte de la máxima casa de estudios y saber que esto tiene consigo muchas responsabilidades para el presente y el futuro.

No podía dejar pasar a los futuros herederos de la familia y a quién voy a transmitir mis conocimientos mis dos sobrinos Sofía (Shoshana) y Damián (Osher) quienes algún día podrán sentirse orgullosos de sus tíos y de mí mismo. Gracias a la única abuela que me queda (María) por cuidarme y recibirme en su casa cuando yo era sólo un niño, esta tesis también está dedicada a ti abuelita por ser parte de mi corazón y de mis mejores recuerdos, a mis primos y tíos que siempre han confiado en mí.

Este trabajo representó un esfuerzo inimaginable, una evolución de las metas y la buena educación, así como de los valores inculcados en mí y mis hermanas desde que éramos muy jóvenes, también representa un vínculo de una educación laica, abierta, tolerante, diversa con la que hemos vivido y aprendido dentro de la familia desde hace treinta años aproximadamente, por ello, quiero resaltar un motivo más para quién pueda leer esta dedicatoria y mi trabajo saber que la unión entre mi papá, mamá y hermanas es totalmente sana y funciona muy bien por sentirnos involucrados en tareas que nos hagan día con día mejores ciudadanos.

Gracias familia por apoyarme, de aquí en adelante esto representa el inicio de una o muchas carreras en las cuales yo podré participar y formar parte para ser un buen individuo como desde siempre fuimos educados con sus enseñanzas; dedicada también a todos mis amigos que estuvieron en el laboratorio, aulas de clase y en mi vida personal y académica por permitirme acercarme a ustedes y aprender bastante de un mundo del cuál quiero seguir siendo parte.

INDICE

1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCIÓN	2
2.1 El reino Protista y las algas	2
2.2 Las Rhodophyta	2
2.3 Historia de las Rhodophyta	3
2.4 Los genes <i>rbcL</i> plastidial y <i>18s</i> RNA ribosomal en la sistemática filogenética de las Rhodophyta	4
3. ANTECEDENTES	6
3.1 El género <i>Polysiphonia</i>	6
3.2 El género <i>Polysiphonia</i> : distribución geográfica y hábitat	10
3.3 Importancia ecológica de <i>Polysiphonia</i>	11
3.4 Ciclo de vida del género <i>Polysiphonia</i>	12
3.5 Reevaluación en la clasificación del género <i>Polysiphonia</i>	13
4. JUSTIFICACIÓN	15
5. OBJETIVO	16
6. MATERIALES Y MÉTODO	17
6.1 Muestra de taxones	17
6.2 Alineación de secuencias y análisis filogenéticos	20
6.3 Reconstrucción de caracteres ancestrales	24
7. RESULTADOS	25
7.1 Matriz morfológica y representación de algunas estructuras de importancia taxonómica para el género <i>Polysiphonia</i>	25
7.2 Resultados por análisis de máxima parsimonia para la matriz conjunta entre los genes <i>rbcL</i> plastidial y <i>18S</i> RNA	30
7.3 Resultados por análisis bayesianos para la matriz conjunta entre los genes <i>rbcL</i> plastidial y <i>18S</i> RNA y 13 caracteres morfológicos	32
7.4 Resultados por análisis de máxima verosimilitud para la matriz conjunta entre los genes <i>rbcL</i> plastidial y <i>18S</i> RNA	34
7.5 Reconstrucción de caracteres ancestrales por el método de máxima verosimilitud	38
8. DISCUSIÓN	44
8.1 Los análisis filogenéticos moleculares y la reconstrucción de caracteres ancestrales.	45
8.2 La ancestría del carácter vegetativo, ramas laterales con tricoblastos separados en segmentos internodales o en segmentos sucesivos.	46
8.3 El reconocimiento del Grupo Multipericentral y el caso de <i>Vertebrata lanosa</i> en el número de células pericentrales.	47
8.4 La ausencia de células corticales una posible diversificación ancestral.	49
8.5 El arreglo en línea recta de los tetrasporangios un carácter plesiomórfico.	50

8.6 El tipo de conexión entre rizoides y células pericentrales y la tendencia en conexión abierta del Grupo <i>Polysiphonia</i> .	51
8.7 El caso de <i>Neosiphonia howei</i> .	52
9. CONCLUSIONES	53
10. PERSPECTIVAS	54
10.1 Propuesta filogeográfica	54
11. LITERATURA CITADA	55
ANEXO A	66

INDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Cuadro 1. Marcadores filogenéticos para algas rojas y sus frecuencias de uso en 156 estudios. p. 5.

Figura 1. “Pit connection” entre dos células apicales en una *Ceramial*. p. 3.

Figura 1.2. Organización del ADN ribosomal de la región ITS de una célula eucarionte. p. 6.

Figura 2.1. Desarrollo de *Polysiphonia* mostrando la fase gametangial masculina, femenina y la fase tetrasporofítica. p. 8.

Figura 2.2. Desarrollo de *Polysiphonia* mostrando la fase vegetativa. p. 9.

Figura 3. Distribución geográfica del género *Polysiphonia* en el mundo. p. 10.

Figura 4. Distribución geográfica del género *Polysiphonia* para el territorio de México. p. 11.

Figura 5. Ciclo de vida del género *Polysiphonia*. p. 12.

Figura 6.1. Esquema de características morfológicas diagnosticas de *Polysiphonia* y *Neosiphonia*. p. 27.

Figura 6.2. Imágenes de algunas estructuras morfológicas de *Polysiphonia*. p. 28.

Figura 6.3. Imágenes de algunas estructuras morfológicas de *Polysiphonia*. p. 29.

Figura 7. Máxima parsimonia de los genes *rbcl* y *18S* RNA ribosomal en especies de *Polysiphonia* y *Neosiphonia*. p. 31.

Figura 8. Árbol bayesiano final combinando 3138 caracteres moleculares y 13 caracteres morfológicos. p. 33.

Figura 9. Filogenia reconstruida por el método de máxima verosimilitud del gen *rbcl* plastidial. p. 35.

Figura 10. Filogenia reconstruida por el método de máxima verosimilitud del gen *18S* RNA ribosomal. p. 36.

Figura 11. Filogenia reconstruida por el método de máxima verosimilitud de la matriz conjunta entre los genes *rbcl* plastidial y *18S* RNA ribosomal. p. 37.

Figura 12. Mapeo del carácter ramas laterales con tricoblastos en la máxima verosimilitud de la matriz conjunta entre los genes *rbcl* plastidial y *18S* RNA ribosomal. p. 39.

Figura 13. Mapeo del carácter número de células pericentrales en la máxima verosimilitud de la matriz conjunta entre los genes *rbcl* plastidial y *18S* RNA ribosomal. p. 40.

Figura 14. Mapeo del carácter presencia o ausencia de células corticales en la máxima verosimilitud de la matriz conjunta entre los genes *rbcl* plastidial y *18S* RNA ribosomal. p. 41.

Figura 15. Mapeo del carácter arreglo y disposición de los tetrasporangios en la máxima verosimilitud de la matriz conjunta entre los genes *rbcL* plastidial y *18S* RNA ribosomal. p. 42.

Figura 16. Mapeo del carácter tipo de conexión entre los rizoides y las células pericentrales en la máxima verosimilitud de la matriz conjunta entre los genes *rbcL* plastidial y *18S* RNA ribosomal. p. 43.

Figura 17. Propuesta filogeográfica de los grupos *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y Multipericentral en el mundo. p. 66.

Tabla 1. Especies de *Polysiphonia* registradas en México con su estatus taxonómico actual: (c) actualmente reconocido, (s) sinonimia y (p) sin revisión taxonómica actual con sus respectivos genes depositados en NCBI. p. 18-20.

Tabla 2. Especies incluidas en las matrices moleculares para los análisis filogenéticos en Máxima Parsimonia (MP), Inferencia Bayesiana (BI) y Máxima Verosimilitud (ML). p. 22.

Tabla 3. Caracteres anatómicos usados para los análisis filogenéticos. p. 23.

Tabla 4. Matriz de caracteres morfológicos de especies de *Polysiphonia* y *Neosiphonia* con su referencia. p. 26.

Taxonomía y relaciones filogenéticas del género *Polysiphonia* (Ceramiales, Rhodophyta) basada en el gen *rbcL* plastidial.

1. RESUMEN

El género *Polysiphonia* es un alga roja que comprende aproximadamente 200 especies en todo el mundo y 44 para México. Se distribuye en el Océano Pacífico, Atlántico, Índico, así como en regiones tropicales y templadas. Debido a su amplia distribución geográfica es considerada una especie clave en la ecología de las comunidades bentónicas marinas y por lo tanto indispensable en el conocimiento taxonómico para la estimación de la diversidad que circunda al género *Polysiphonia sensu lato*. En los últimos años se han realizado varios trabajos sobre la reevaluación taxonómica del grupo y muchos de ellos han considerado la recopilación de información morfológica y molecular para hacer más robusta su diagnosis y posición filogenética respecto a otros grupos.

En el presente estudio se retoman los principales caracteres morfológicos que se utilizan para la identificación de especies y géneros de los grupos *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y *Multiperical*. Se construye con los genes *rbcL* y *18S RNA* además de 13 caracteres anatómicos un árbol final bayesiano para conocer la topología en una evidencia total de los caracteres antes descritos. Por otro lado se mapea en un árbol de máxima verosimilitud de ambos genes los siguientes caracteres morfológicos bajo un contexto filogenético: disposición de los tricoblastos en las ramas laterales, número de células pericentrales, ausencia o presencia de células corticales, arreglo de los tetrasporangios y conexión de los rizoides con las células pericentrales. Se discuten las principales diferencias entre el presente trabajo y las propuestas de previos estudios que basan sus resultados en análisis de máxima parsimonia, así como la interpretación que estos mismos dan respecto a la topología de sus árboles combinando caracteres morfológicos con moleculares. Se discuten algunos conceptos como “*autapomorfias*” ó “*evolución en paralelo*” para comparar los resultados de otras publicaciones y los obtenidos en el presente trabajo a fin de esclarecer dichas diferencias.

Se concluye que los caracteres: número de células pericentrales, arreglo de los tetrasporangios y tipo de conexión de los rizoides con las células pericentrales son aquellos que juegan un papel importante en la delimitación y reevaluación de los grupos antes mencionados.

2. INTRODUCCIÓN

Las algas son organismos eucariontes fotoautótrofos productores de oxígeno con niveles de organización diversos. Las algas se encuentran en todas partes del mundo, forman estructuras que pueden resistir temperaturas extremas, desecación o largos periodos de latencia (González, 1987). En las últimas décadas la taxonomía ficológica ha cambiado considerablemente debido a los aportes de nuevas tecnologías, como la biología molecular, la microscopia electrónica y herramientas bioinformáticas.

2.1 El Reino Protista y las Algas

En la actualidad sabemos que durante la era perteneciente al Paleoproterozoico hace aproximadamente 2500 a 1600 millones de años se originó el primer fenómeno de endosimbiosis celular entre un organismo eucarionte y uno procarionte de acuerdo con análisis bayesianos y reloj molecular (Douzery *et al.*, 2004). Originando una de las grandes radiaciones entre los primeros grupos fotosintéticos en la tierra tales como las algas rojas, las algas verdes, las Glaucophyta y las mismas plantas (Yoon *et al.*, 2004). La aparición de estos organismos (algas y plantas) modificaron drásticamente los ecosistemas en la tierra haciendo posible la presencia de nuevos grupos biológicos y la aparición de nuevos nichos tanto en el mar como la tierra.

2.2 Las Rhodophyta

Uno de los grupos más importantes de algas son las (Rhodophyta) o también llamadas algas rojas. Estas forman un grupo de organismos eucariontes caracterizados por cloroplastos que contienen clorofila a y d dentro de sus plastidios, además de, ficoeritrina, ficocianina y aloficocianinas como pigmentos fotosintéticos accesorios (Freshwater, 1994). Una de las características particulares de este grupo es la presencia de “pit connections” microplasmodesmos los cuales son, conexiones entre dos células apicales durante el proceso de división celular (Cole y Sheath, 1990). Estas conexiones consisten de material electrodensos rodeados por una membrana aplanada llamada “plug cap” (Maddison y Schulz, 2007) (Figura 1).

Otras características filogenéticamente importantes son la ausencia de flagelo y centriolos en cualquiera de sus fases reproductivas (Cole y Sheath, 1990); además de presentar ficobilisomas, membranas tilacoidales no apiladas y carecer de una membrana endoplasmática que rodea los plastidios (Maggs *et al.*, 2007). También presentan almidón

de reserva contenidos en depósitos dentro del citoplasma mejor conocidos en inglés como “Floridean starch” (Maddison y Schulz, 2007).

Este grupo es numeroso y diverso, se reportan de 5000 a 6000 especies con formas de organización que van desde unicelulares hasta pluricelulares pueden presentarse de vida libre o asociadas a otras especies tanto marinas como de agua dulce en la mayoría de los mares y océanos del mundo (Keeling, 2010).

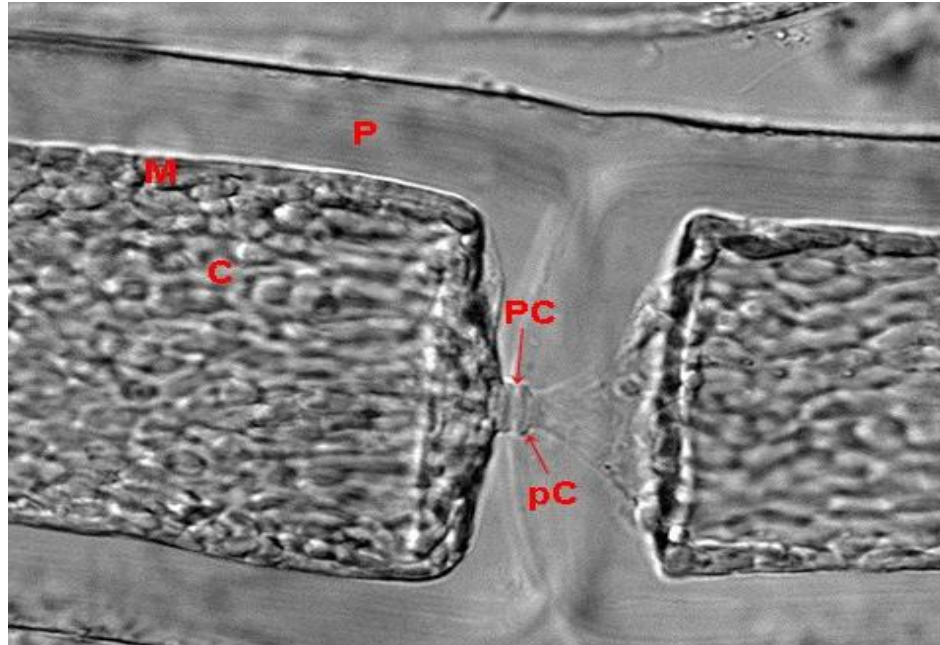


Figura 1. Imagen que muestra un “Pit connection” (PC) de una Ceramial entre dos células apicales con una membrana aplanada “Plug Cap” (pC) que rodea al material electrodenso, cloroplastos (C), una membrana plasmática que delimita cada célula apical (M) y una pared celular (P).

2.3 Historia de las Rhodophyta

Los primeros registros paleontológicos con formas parecidas a las rodofitas se remontan de hace 2,000 millones de años, siendo uno de los registros fósiles más antiguo *Bangiomorpha pubescens* que data de hace 1,200 millones de años en la Formación Hunting en la región del ártico Canadiense. Para 1998 al menos ocho fósiles descritos en Doushantou una formación China del finales del Proterozoico (600-550 millones de años) pertenecían a formas reproductivas pertenecientes a las algas rojas, mismo periodo en el cual las evidencias paleontológicas suponen la separación entre los grupos Bangiophyceae y Florideophyceae (Saunders y Hommersand, 2004).

En contraste, estudios moleculares que se basan en la subunidad corta de ADN ribosomal (*SSU rDNA*) del núcleo sugieren que las algas rojas se separaron de las algas verdes hace 1,500 millones de años aproximadamente; así como la separación del mayor grupo de Florideophyceae, antes de la aparición de las plantas hace 460 millones de años (Saunders y Hommersand, 2004).

Finalmente para hacer más clara su clasificación estudios posteriores basados en evidencia molecular, proponen dos Phyla dentro del grupo: Cyanidiophyta y Rhodophyta (Yoon *et al.*, 2006). Dentro de Rhodophyta 4 clases: Rhodellophyceae, Compsopogonophyceae, Bangiophyceae y Florideophyceae (Saunders y Hommersand, 2004) y posteriormente agregando dos clases: Porphyridiophyceae y Stylonematophyceae (Yoon *et al.*, 2010).

2.4 Los genes *rbcl* plastidial y 18s RNA ribosomal en la sistemática filogenética de las Rhodophyta

De los 18 genes más empleados para reconstruir filogenias en algas rojas los más importantes por su resolución filogenética son: el gen nuclear *18s RNA* ribosomal y el gen de plastidio *rbcl* subunidad larga (Cuadro 1).

Por su parte el gen *rbcl* explica las radiaciones más recientes en Rhodophyta y otros grupos derivados de la segunda endosimbiosis (Morden *et al.*, 1992). Este gen codifica para la subunidad larga de la enzima ribulosa 1,5 – bifosfato – carboxylasa – oxigenasa: esta región presenta diferentes tamaños en grupos de algas rojas, por ejemplo el género *Osmundea* con 1250 pb (Nam *et al.*, 2000) y para el género *Ceramium* entre 1434 y 1467 pb (Cho *et al.*, 2003). Esta enzima está compuesta por ocho subunidades largas y ocho cortas, en el caso de algas rojas ambas están codificadas por genes plastidiales, esto se observó en estudios apoyados en especies y poblaciones de *Gracilaria* y *Gymnogongrus* (Freshwater *et al.*, 1994).

El gen *rbcl* en comparación con el gen nuclear *18s RNA* ribosomal presenta mayor tasa de cambios mutacionales. Esta característica es una herramienta útil para resolver relaciones interespecíficas e intergénicas; sin embargo puede conducir al colapso de ramas y formación de politomías en diferentes grupos de organismos cuando se realizan estudios filogenéticos a niveles taxonómicos supraespecíficos (Felsenstein, 1978). Por otra parte este marcador se caracteriza por la ausencia de eventos de inserciones -

deleciones conservando regiones importantes como rasgo de los procesos evolutivos.

Marcadores filogenéticos para algas rojas y sus frecuencias de uso en 156 estudios				
Genoma	Marcador	Tipo	Referencia	Frecuencia
Nuclear	5S	ADN Ribosomal	Hori <i>et al.</i> (1985)	3
	18S	ADN Ribosomal	Bhattacharya <i>et al.</i> (1990)	62
	28S	ADN Ribosomal	Freshwater y Bailey (1998)	21
	Región ITS	Dos espaciadores ribosomales	Steane <i>et al.</i> (1991)	17
	Actina	Gen	Hoef-Emden <i>et al.</i> (2005)	1
Mitocondrial	<i>cox1</i>	Gen	Saunders (2005)	1
	<i>cox2-3</i>	Espaciador intergénico	Zuccarello <i>et al.</i> (1999)	11
Plastidial	16S	ADN ribosomal	Olson <i>et al.</i> (2005)	3
	<i>rbcL</i>	Gen	Freshwater <i>et al.</i> (1994)	77
	<i>rbcS</i>	Gen	Lee <i>et al.</i> (2001)	2
	Rubisco espaciador	Espaciador intergénico	Destombe y Douglas (1991)	22
	<i>psaA</i>	Gen	Yang y Boo (2004)	3
	<i>psaB</i>	Gen	Yoon <i>et al.</i> (2004)	1
	<i>psbA</i>	Gen	Seo <i>et al.</i> (2003)	4
	<i>psbC</i>	Gen	Yoon <i>et al.</i> (2002, 2006)	1
	<i>psbD</i>	Gen	Yoon <i>et al.</i> (2002, 2006)	1
	<i>tufA</i>	Gen	Yoon <i>et al.</i> (2004)	1
	Marcadores URP	Genes y espaciadores	Provan <i>et al.</i> (2004)	1

Cuadro 1. Marcadores filogenéticos para las algas rojas y sus frecuencias de uso en 156 estudios filogenéticos. El marcador nuclear 18s Ribosomal el más usado en esta categoría y el marcador *rbcL* de plastidio con mayor frecuencia como marcador plastidial para estudios filogenéticos (modificado de Maggs *et al.*, 2007).

Otros marcadores nucleares que se han utilizado en la investigación filogenética son aquellos genes no codificantes del ADN ribosomal los cuales están ordenados en unidades de transcripción idéntica y repetidas muchas veces. Las unidades de transcripción de los eucariontes están compuestas por genes que codifican para el ARN 18S (SSU ADN_r), 5.8S Y 28S (LSU ADN_r) y entre estos genes están los espaciadores denominados ITS (Figura 1. 2) (Hershkovitz *et al.*, 1999).

La segunda región de interés para el presente estudio es el gen 18S el cual tiene una longitud de aproximadamente 1800 pares de bases y está compuesta por un mosaico de regiones conservadas (universales) y semiconservadas y variables, las cuales tienen diferentes resoluciones filogenéticas además de ser muy empleadas para resolver

relaciones filogenéticas a categorías taxonómicas mayores (Hillis y Dixon, 1991). Por otro lado esta gen ha sido muy útil para resolver relaciones filogenéticas dentro de las rodofitas y con respecto a otros grupos de especies (Ragan *et al.*, 1994).

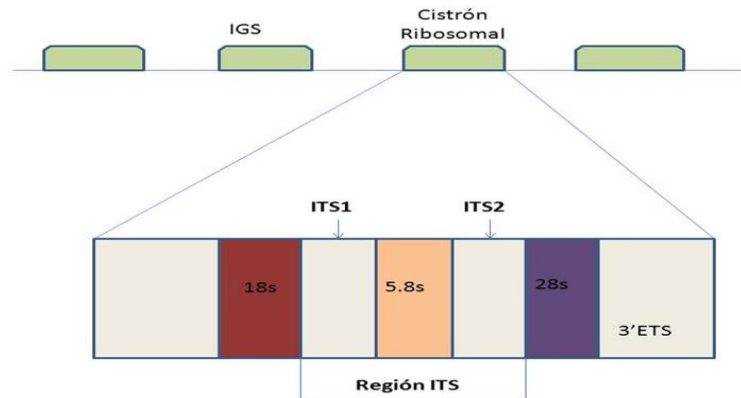


Figura 1.2 Organización del ADN ribosomal de la región ITS de una célula eucariótica. Se muestra un detalle del cistron ribosomal, con la localización y longitud relativa de los genes 18S, 5.8S, 28S y de los espaciadores externos (ETS) e internos (ITS) transcritos (Tomado y modificado de Díaz, 2008).

3. ANTECEDENTES

3.1 El Género *Polysiphonia*

La historia nomenclatural del género *Polysiphonia* inicia con el nombre de *Hutchinsia*, el cual primeramente fue propuesto por C. Agardh (1817), sin embargo el nombre ya había sido utilizado por Robert Brown in Aiton (1812), para plantas crucíferas, esto provocó que por regla nomenclatural de precedencia se cambiara al propuesto por Greville (1823), *Polysiphonia*, con el estatus de *nomen conservandum* (nom. cons.) (Guiry y Guiry, 2012).

Actualmente el género *Polysiphonia* se ubica dentro de la división Rhodophyta, en la clase Florideophyceae, en el orden Ceramiales y contenidas dentro de la familia Rhodomelaceae (Freshwater, 1994). Actualmente las nuevas clasificaciones retoman información morfológica y molecular para evaluar de una manera más robusta el número de especies que deberían ser colocadas dentro del género *Polysiphonia* considerando las sinonimias y nombres que actualmente reconocen a este grupo.

Morfológicamente las características diagnósticas del género son las siguientes: en la fase vegetativa el desarrollo del talo está compuesto por ramas cilíndricas polisifónicas en un sistema de desarrollo primario, principalmente con crecimiento indeterminado y con la presencia de ramas postradas. Por otro lado pueden presentar tamaños muy variables, por ejemplo de 10 a 20 mm en *Polysiphonia sertularioides* y de 10 a 15 cm en *P. senticulosa* (Hollenberg, 1942).

Los rizoides en su mayoría son unicelulares, formados por células pericentrales las cuales pueden estar o no separadas por una pared celular (conexión cerrada o conexión abierta) con estas mismas. El número de células pericentrales puede variar en cantidad teniendo de 4 a 25, el número suele caracterizar a las especies, algunas de estas pueden presentar células corticales que se forman de las células pericentrales (Kim *et al.*, 2000). Frecuentemente la célula apical en las ramas principales forma ramas con crecimiento exógeno, en espiral, de dos tipos, tricoblastos monosifónicos y ramas polisifónicas; los tricoblastos sin la presencia de cloroplasto y en ocasiones por la ruptura o caída de algunos de ellos se forman las “células cicatriz” dejando atrás la células basales (Greville, 1823 en Guiry y Guiry, 2012).

Las plantas gametangiales generalmente son dioicas, con nacimiento espermatangial en capítulos cilíndricos o piramidales, en sustitución de un tricoblasto o en una de las ramas inferiores a estos, con o sin una célula terminal estéril. El nacimiento de las ramas carpogoniales se forma en sustitución de tricoblastos, pero en ramas polisifónicas cortas. Las células del pericarpo están rodeando los primeros estadios del procarpo y normalmente hay un tricoblasto asociado. Después de la fertilización existe un crecimiento del pericarpo para formar una variedad de estructuras globosas, el cistocarpo, en los cuales grandes carposporangios se producen en pequeños gonimoblastos que emergen de la fusión de una célula, proceso que se lleva a cabo para formar el carpogonio maduro (Kim *et al.*, 2000). Respecto a las ramas espermatangiales se forman en las ramas polisifónicas del gametofito masculino con la excepción de dos o más segmentos proximales de los ápices de estas prolongaciones, estos mismos segmentos formarán las células pericentrales (Kim *et al.*, 2000). Estas células llegarán a ser las células espermatangiales madre.

Después de la fertilización entre las células sexuales del gametofito masculino y femenino llegarán a formar y cortar gonimoblastos hasta la formación del cistocarpo maduro que originará las carposporas (Kim *et al.*, 2000), proceso que forma parte de la fase

gametangial. En la fase tetrasporofítica los tetrasporangios se producen en plantas diploides que son isomórficas con el gametofito, esta fase es el producto de la maduración de las carposporas diploides. Los tetrasporangios están divididos en forma tetraédrica, distribuidos en las partes distales de las ramas tetrasporangiales con disposición en espiral o línea recta (Greville, 1823 en Guiry y Guiry, 2012). Estas a su vez formarán las tetrasporas que madurarán y formarán nuevamente los gametofitos masculinos o femeninos de *Polysiphonia* (Figura 2.1 y 2.2).

a) Fase gametangial masculina con espermatangias b) Fase gametangial femenina con cistocarpos c) Fase tetrasporofítica con tetrasporangios

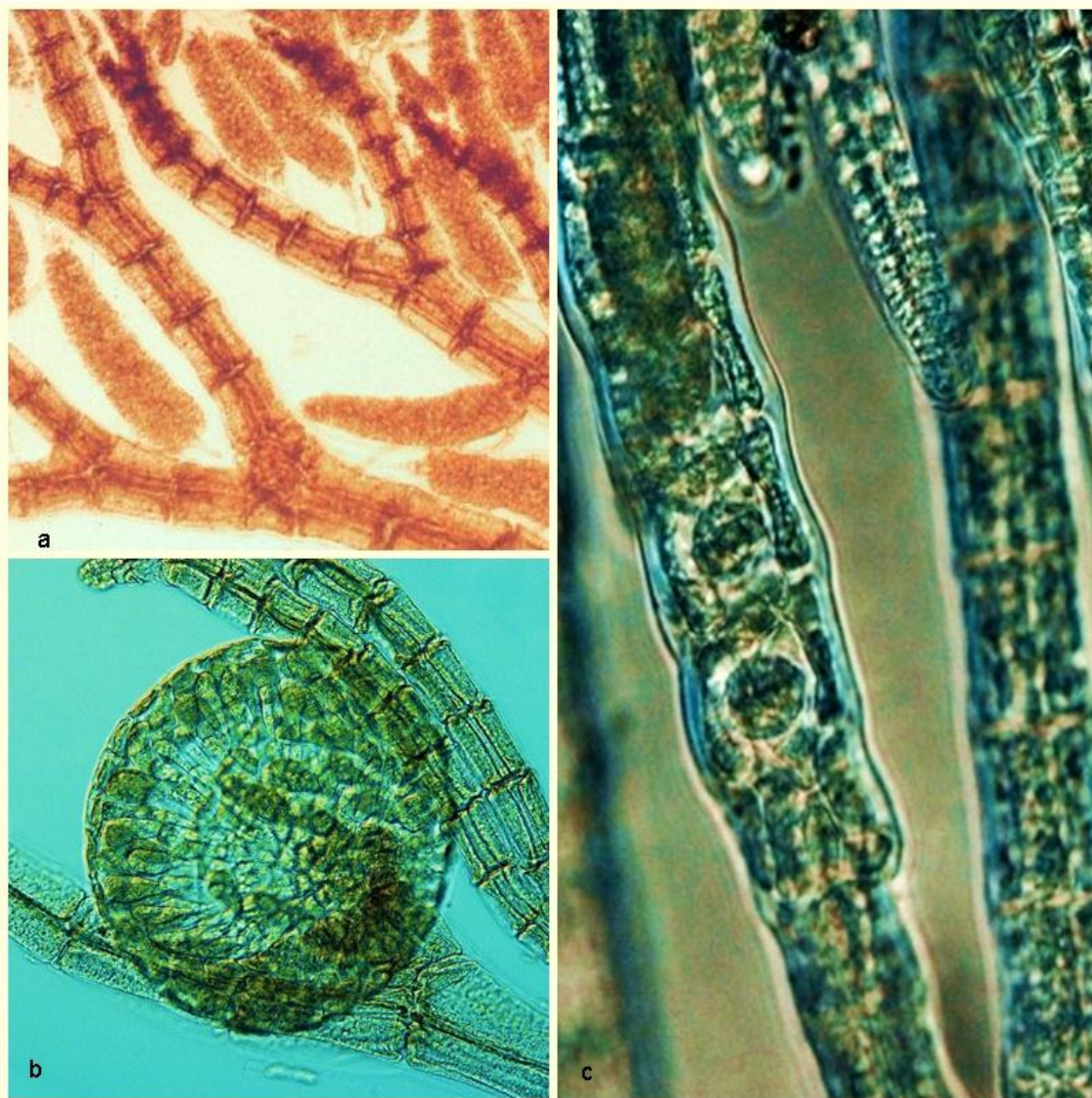


Figura 2.1. Desarrollo de *Polysiphonia* mostrando la fase gametangial masculina, femenina y la fase tetrasporofítica.

a) Talo polisifónico de *Polysiphonia*, b) Tricoblastos en el ápice de un talo polisifónico en la fase vegetativa, c) Corte transversal de un talo polisifónico mostrando células pericentrales, d) Fragmento de un talo polisifónico

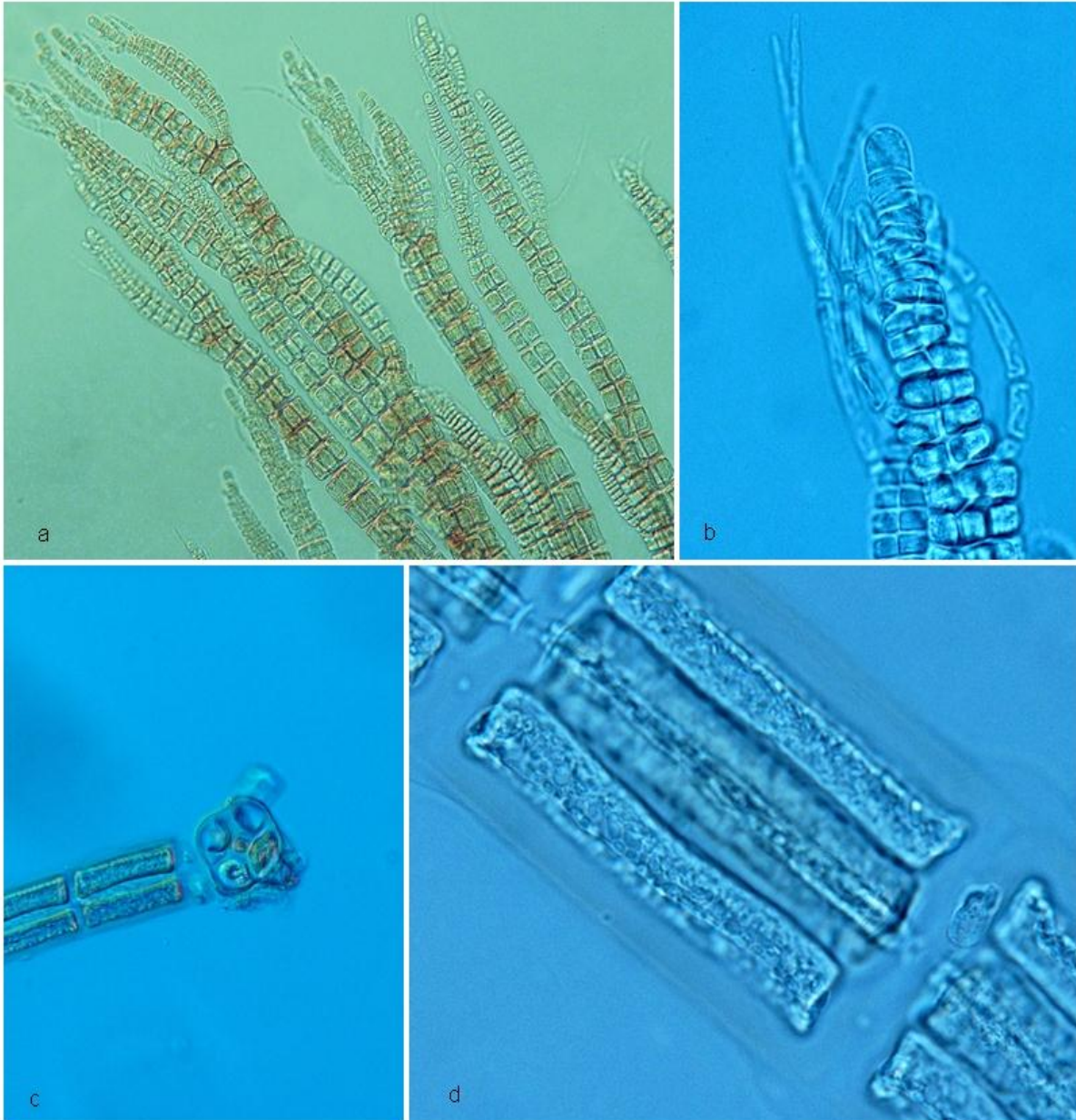


Figura 2.2. Desarrollo de *Polysiphonia* mostrando la fase vegetativa.

3.2 El género *Polysiphonia*: distribución geográfica y hábitat

Polysiphonia, un grupo de algas rojas, es una especie que suele encontrarse en las rocas y como epífita, a veces en asociación con animales marinos como tortugas; es intermareal en todos los niveles, y a menudo en charcos y surcos de poca profundidad. Su distribución mundial abarca Europa, Islas del Atlántico, Norte y Sudamérica, África y Asia (Guiry y Guiry, 2012).

Es considerada una especie cosmopolita y podemos encontrarla ampliamente distribuida en los Océanos Pacífico y Atlántico y con menor distribución geográfica en los Océanos Índico, Ártico y regiones entre Europa y África como el mar Mediterráneo (Figura 3), (Guiry y Guiry, 2012).

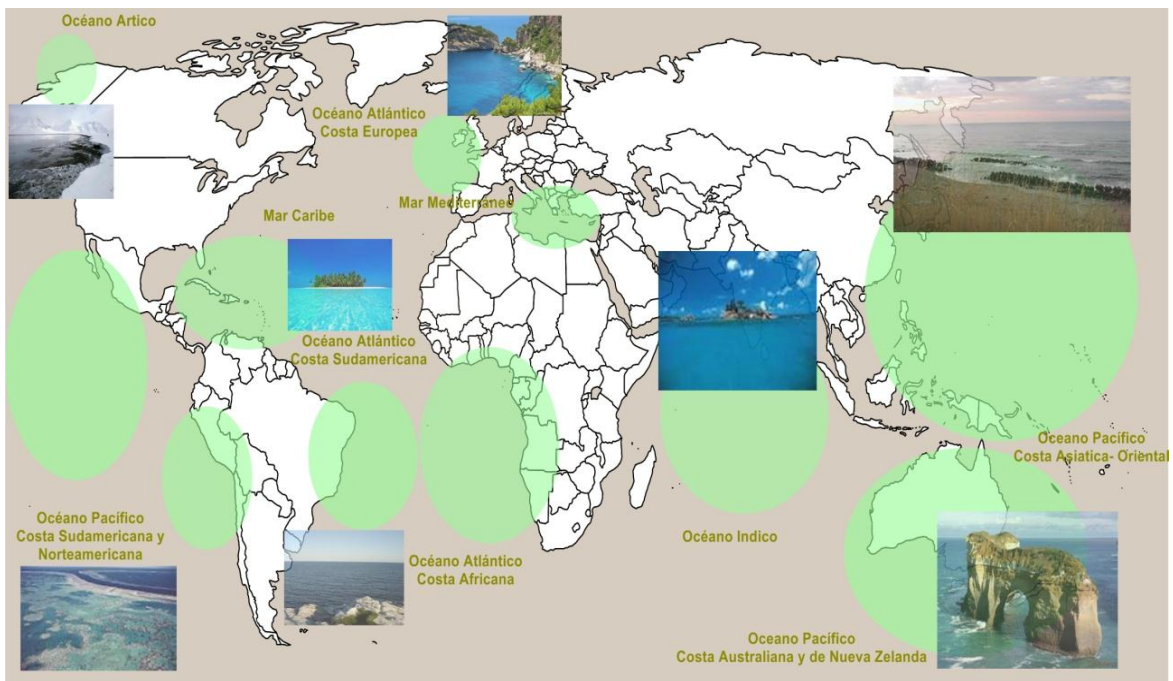


Figura 3. Distribución geográfica del género *Polysiphonia* en el mundo

En México es interesante la distribución del género ya que se encuentra desde la costa del Pacífico templado que comprende a partir de Baja California norte hasta regiones cercanas a las costas de Oaxaca o Pacífico tropical (Senties, 1993). *Polysiphonia* tiene una amplia distribución geográfica en el océano Pacífico a diferencia del Golfo de México y lo que comprende el mar caribe (Figura 4). Por otro lado por estudios anteriores se habían reportado 68 especies para el territorio de México (González *et al.*, 1996, Ortega *et al.*, 2001, Senties, 1993).

Sin embargo en la actualidad solamente 44 están reconocidas como *Polysiphonia* en México (Guiry y Guiry, 2012) de las cuales la mayor parte se encuentran distribuidas en el Pacífico Mexicano. Para el mundo existen en total 192 especies de éste género reconocidas nomenclaturalmente.

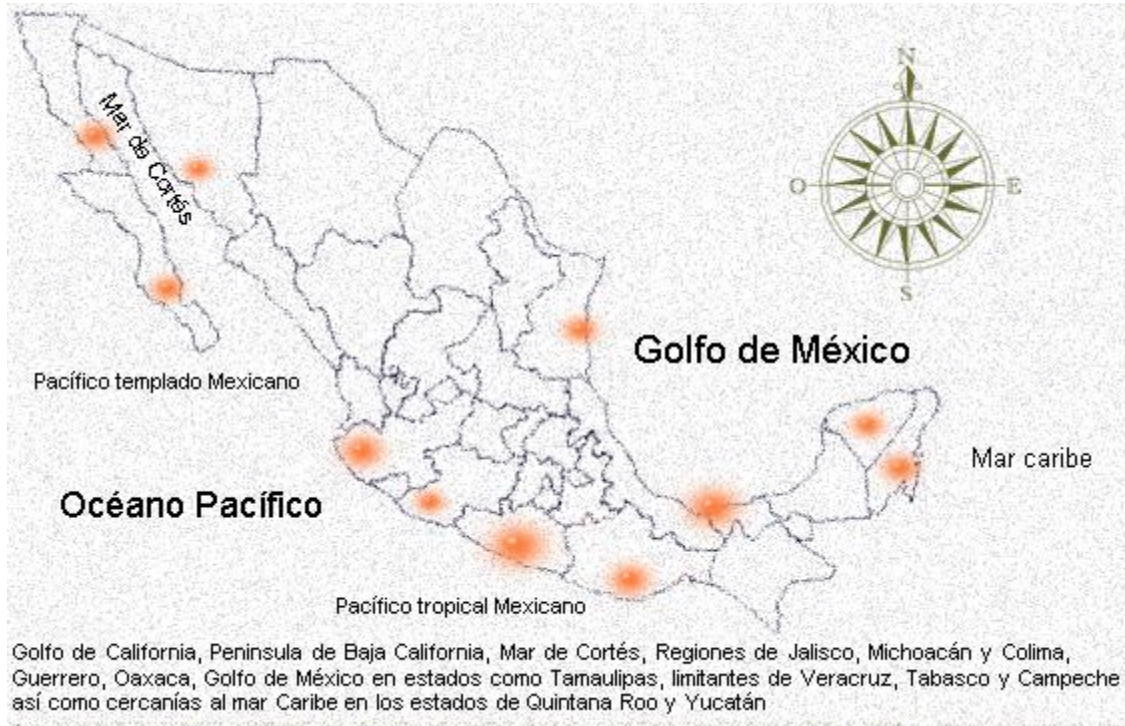


Figura 4. Distribución geográfica del género *Polysiphonia* para el territorio de México

3.3 Importancia ecológica de *Polysiphonia*

El género *Polysiphonia* en los arrecifes de coral forma parte de los tapetes algales, importantes para peces como la especie *Stegastes nigricans*, que suele defender su territorio de otros animales herbívoros, esta especie regula los tapetes algales al mismo tiempo que cuida su territorio, efecto que condiciona la estructura de las comunidades de las algas bénticas en ese ecosistema (Hata *et al.*, 2002). *Polysiphonia* prolifera por este tipo de interacción mutualista, permitiéndole ventajas de crecimiento sobre otras algas (Hata *et al.*, 2010). Por otra parte esta interacción mutualista se lleva a cabo en un extenso territorio que comprende el Pacífico oriental y el Océano Índico. A su vez estos tapetes algales son ricos en biomasa, altamente productivos además de permitir la fotosíntesis de algas en ambientes marinos especialmente especies filamentosas que pertenecen a las Rhodophyta (Hata *et al.*, 2010).

3.4 Ciclo de vida del género *Polysiphonia*

El ciclo de vida en las Rhodophyta consiste de tres fases (Trifásico). En *Polysiphonia* se lleva a cabo por una fase gametangial, una carposporangial y una última tetrasporangial. La parte gametangial (haploide) contienen los gametofitos los cuáles producen los espermacios y carpogonios (haploides) este último sigue unido al talo gametofito (aún después de la fecundación). Estas dos células diferenciadas se unirán para formar una célula diploide y después de ésta fecundación el núcleo diploide migra y se fusiona con una célula auxiliar (Saunders y Hommersand, 2004). Después de esto una compleja serie de fusiones llevará a la célula a formar el carposporofito, ésta es otra fase (carposporangial) (Kim *et al.*, 2000). Por consiguiente se lleva a cabo por mitosis la formación de carposporas (diploides) que madurarán y formarán el tetrasporofito, donde se forman por meiosis las tetrasporas (haploides) la cuales darán origen nuevamente al gametofito masculino o femenino y así nuevamente hasta la fecundación (Figura 5).

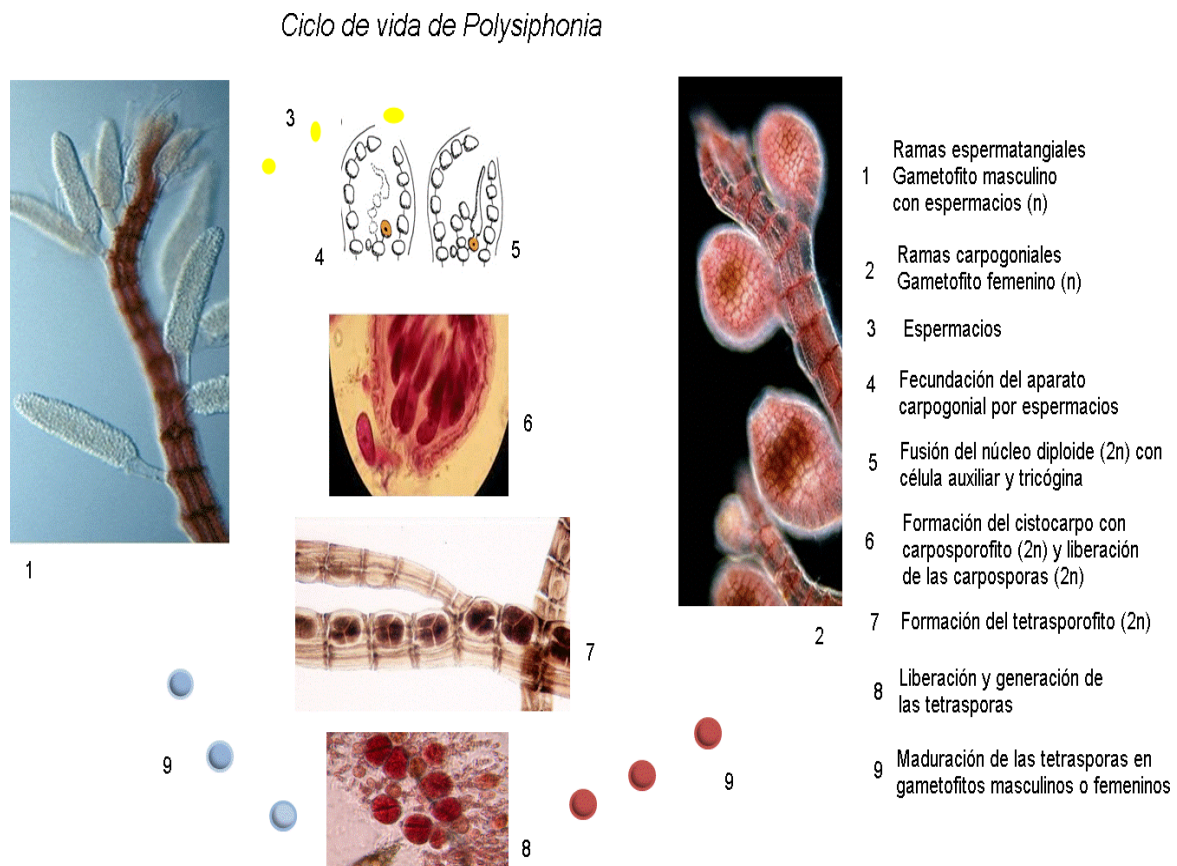


Figura 5. Ciclo de vida general de *Polysiphonia*

3.5 Reevaluación en la clasificación del género *Polysiphonia*

La delimitación del género *Polysiphonia* está basada en el holotipo *Polysiphonia urceolata* que en la actualidad es una sinonimia de *Polysiphonia stricta*, designación que fue utilizada para agrupar las especies de *Polysiphonia* dentro del grupo. Sin embargo la diagnosis original difiere de la mayoría del resto de los miembros que pertenecen al género ya que no todas presentan cuatro células pericentrales y carecen de células corticales como en *P. stricta* (Kim *et al.*, 2000). Otras características como la ausencia de tricoblastos, rizoides no septados, arreglo de tetrasporangios en línea recta y la ausencia de una cubierta celular postesporangial se consideran caracteres que pueden o no presentarse en la diagnosis original para delimitar el género *Polysiphonia* (Kim *et al.*, 2000).

Esto ha llevado a incluir a muchas de éstas especies dentro del género *Neosiphonia* lo cual se considera una alternativa para su reevaluación debido a que agrupa la mayoría de las características morfológicas que se excluyen en la diagnosis original del grupo como la ausencia de ramas postradas, ramas laterales con tricoblastos en segmentos sucesivos, procarpos con tres células en las ramas carpogoniales (Kim y Lee, 1999); así como la presencia de rizoides en conexión cerrada y el arreglo en espiral de los tetrasporangios (Kim, 2003). Posteriormente se ha propuesto un grupo multipericentral para agrupar aquellas especies con talos polisifónicos que presentan más de 4 ó 5 células pericentrales (Choi *et al.*, 2001).

Existe una fuerte polémica sobre la delimitación de *Polysiphonia* porque la mayoría de los caracteres diagnósticos suelen presentarse tanto en *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y el grupo Multipericentral. De acuerdo a esto en Choi *et al.* (2001) por el método de Máxima Parsimonia se obtuvo una filogenia representativa que combinaba datos moleculares con morfológicos y delimitaba los tres grupos principales; sin embargo las evidencias mostraron un gran número de evoluciones en paralelo así como grupos no monofiléticos encontrados en dicho análisis, no olvidando estudios similares como en Stuercke y Freshwater (2008).

Por la importante presencia que el género *Polysiphonia* tiene en México (Pedroche y Senties 2003; Senties, 1993), las especies registradas en México en este trabajo también recopilan los caracteres más importantes como en previos estudios entre los cuales destacan : número de células pericentrales, presencia o ausencia de corticación, arreglo

de los tetrasporangios, tipo de conexión entre los rizoides y las células pericentrales, así como tricoblastos separados por uno o más segmentos internodales. A diferencia de Choi *et al.* (2001) y del estudio morfológico de Kim *et al.* (2000), el presente trabajo está hecho bajo el método de reconstrucción de caracteres ancestrales por el método de Máxima Verosimilitud interpretando de diferente manera los resultados en la delimitación del género a comparación de los anteriores trabajos. Este trabajo tiene una interpretación filogenética semejante al estudio por De Clerck *et al.* (2006) también utilizando métodos filogenéticos basados en Máxima Verosimilitud en los cuáles se mapean los caracteres morfológicos uno por uno a diferencia de Choi *et al.* (2001).

Finalmente la reevaluación para estudios futuros al presente trabajo tiene como principal objetivo evaluar las características diagnósticas del género *Polysiphonia* y llevar estos estudios a una clasificación más robusta. Además tener conocimiento de los genes más empleados para la reconstrucción filogenética en las rodofitas (Verbruggen *et al.*, 2010) y sobre algunos conceptos para delimitar especies por su referencia geográfica para futuros trabajos como en McIvor *et al.* (2001).

4. JUSTIFICACIÓN

Este trabajo surge a partir de la incorporación de herramientas filogenéticas basadas en secuencias moleculares, a la taxonomía morfológica. En México la inclusión de este tipo de herramientas es particularmente escasa para algas marinas; así, la importancia de este trabajo es proveer de información básica sobre la incorporación de nuevas metodologías, aplicadas a este grupo, tomando como modelo especies mexicanas del género *Polysiphonia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta).

El presente estudio es de tipo analítico, sumándose a trabajos realizados en áreas como la sistemática molecular, la taxonomía morfológica y de estudios comparativos para especies mexicanas de *Polysiphonia*.

Además este trabajo reúne y trata de hacer integrativa algunos aspectos de la taxonomía morfológica, bajo las nuevas propuestas moleculares a fin de orientar su papel en el fortalecimiento de la taxonomía de las algas rojas en México, tomando como ejemplo el género *Polysiphonia*.

5. OBJETIVO

Objetivo general

- Evaluar algunos caracteres morfológicos de importancia taxonómica, para especies de *Polysiphonia* registradas en México, bajo un contexto filogenético con caracteres moleculares depositados en el National Center for Biotechnology Information (NCBI), a fin de analizar su estatus filogenético entre las Rhodomelaceae.

Objetivos particulares

1. Revisar el estatus nomenclatural actual de especies de *Polysiphonia* registradas para México.
2. Reconocer y elegir caracteres morfológicos diagnósticos y moleculares de las especies de *Polysiphonia* y *Neosiphonia* presentes en México.
3. Realizar una consulta en el NCBI seleccionando los principales marcadores moleculares depositados para los géneros *Polysiphonia* y *Neosiphonia*.
4. Inferir un análisis Bayesiano para la matriz conjunta de caracteres morfológicos y moleculares de especies de *Polysiphonia* y *Neosiphonia*.
5. Obtener un árbol filogenético de máxima verosimilitud empleando solo datos moleculares para la reconstrucción de los principales caracteres ancestrales en especies de *Polysiphonia* y *Neosiphonia*

6. MATERIALES Y MÉTODO

6.1 Muestra de Taxones

Se obtuvo una tabla informativa de las especies de *Polysiphonia* que se registraron para México en previos estudios (González *et al.*, 1996; Ortega *et al.*, 2001; Sentíes, 1993). De las 68 especies registradas, únicamente 13 de ellas tenían depositadas en el NCBI (National Center for Biotechnology Information) secuencias de los genes *rbcl* y *18S* RNA, el resto fueron excluidas de las matrices por no contar con accesibilidad a ésta base de datos para los análisis posteriores. Además se incluyeron 10 especies más de *Polysiphonia* para obtener una muestra mas amplia, aún cuando pertenecían a registros fuera de México. Por otro parte se recurrió a la revisión del estatus taxonómico actual (Guiry y Guiry, 2012) para conocer si los nombres seguían siendo los mismos o cambiaron recientemente (Tabla 1).

De las 13 especies cuyos nombres se han registrado en México, pertenecen a estudios previos en diferentes estados del territorio mexicano; por lo tanto la accesibilidad a los ejemplares de herbario fue limitada para reconocer y extraer caracteres morfológicos. Sin embargo, se contó con aquellos representativos para el género *Polysiphonia* y *Neosiphonia* depositados en la colección de la Facultad de Ciencias, UNAM, por anteriores trabajos; las cuales fueron: *Neosiphonia sphaerocarpa*, *Polysiphonia mollis* y *Polysiphonia sertularioides* (Sánchez, 2009) esta última presente en la matriz morfológica y molecular debido a la información de ambos genes y la descripción morfológica por medio del microscopio óptico (Olympus modelo Bx 51, llevado a una cámara digital de microscopio Olympus DP12-2 para la documentación y medición de las estructuras).

Respecto al resto de las especies incluidas en las matrices, los caracteres morfológicos fueron extraídos de la bibliografía nacional e internacional considerando que las identificaciones se basan en las principales claves y revisiones taxonómicas publicadas para el género (Hollenberg, 1942; Hollenberg y Norris 1977; Kapraun *et al.*, 1983; Kim *et al.*, 2000; Maggs y Hommersand 1993; Sentíes, 1993) entre otras publicaciones importantes (ver referencias de la Tabla 4, en Resultados). Cuidadosamente se compararon las descripciones tomando aquellos caracteres que estaban estandarizados para los códigos de las diferentes claves taxonómicas y de esta manera evitar errores de interpretación.

Se tomó como grupo externo para todos los análisis filogenéticos a las especies *Rhodomela confervoides* y *Bostrychia moritziana*, cuyo árbol mas parsimonioso obtenido a partir de la matriz conjunta entre caracteres moleculares y morfológicos se describe entre algunas tribus de la familia Rhodomelaceae y se proponen como grupos genéticamente separados de *Polysiphonia* (Choi *et al.*, 2001), así como interpretativos para categorías taxonómicas a nivel de género (Stuercke y Freshwater, 2008), también por el acceso a la información molecular en NCBI (National Center for Biotechnology Information) y de bibliografía referente a datos morfológicos. Se consideró a *Rhodochaete parvula* para ser parte del grupo externo, pero la inconsistencia de la alineación molecular sugirió descartar la especie; sin embargo es importante mencionarla ya que podría ser un taxón para inferir relaciones filogenéticas a nivel molecular en clasificaciones taxonómicas superiores a género (Yoon *et al.*, 2006).

Tabla 1. Especies de *Polysiphonia* registradas en México con su estatus taxonómico actual: (c) actualmente reconocido, (s) sinonimia y (p) sin revisión taxonómica actual con sus respectivos genes depositados en NCBI.

	Nombre de la especie	Estatus	Nombre de la especie	No. de acceso <i>rbcl</i>	No. de acceso <i>18S</i> RNA	Con registro en México
1	<i>P. abcissooides</i>	c	<i>P. abcissooides</i>	-	-	✓
2	<i>P. acuminata</i>	c	<i>P. acuminata</i>	-	-	✓
3	<i>P. anomala</i>	c	<i>P. anomala</i>	HM573550	HM560654	x
4	<i>P. aterrima</i>	c	<i>P. aterrima</i>	GU385831	HM560638	x
5	<i>P. atlantica</i>	c	<i>P. atlantica</i>	EU492910	HM560631	✓
6	<i>P. bajacali</i>	s	<i>Neosiphonia bajacali</i>	HM573572	HM560659	✓
7	<i>P. beaudettei</i>	s	<i>Neosiphonia beaudettei</i>	-	-	✓
8	<i>P. bifurcata</i>	c	<i>P. bifurcata</i>	-	-	✓
9	<i>P. binneyi</i>	c	<i>P. binneyi</i>	HM573561	HM560636	✓
10	<i>P. breviarticulata</i>	c	<i>P. breviarticulata</i>	EU492911	-	✓
11	<i>P. breviarticulata</i> var. <i>mexicana</i>	p	No sujeta a verificación	-	-	✓
12	<i>P. brodiaei</i>	c	<i>P. brodiaei</i>	GQ252564	-	✓
13	<i>P. californica</i>	s	<i>P. paniculata</i>	-	-	✓
14	<i>P. collinsi</i>	c	<i>P. collinsi</i>	-	-	✓
15	<i>P. concinna</i>	s	<i>P. johnstonii</i> var. <i>concinna</i>	-	-	✓
16	<i>P. constricta</i>	c	<i>P. constricta</i>	GU385832	HM560639	x
17	<i>P. confusa</i>	c	<i>P. confusa</i>	-	-	✓
18	<i>P. cuspidata</i>	s	<i>Bryocladia cuspidata</i>	-	-	✓
19	<i>P. decussata</i>	c	<i>P. decussata</i>	-	-	✓
20	<i>P. denudata</i>	c	<i>P. denudata</i>	AF342914	-	✓
21	<i>P. dyctiurus</i>	s	<i>Tayroliella dyctiurus</i>	-	-	✓
22	<i>P. eastwoodiae</i>	s	<i>Neosiphonia tongatensis</i>	-	-	✓
23	<i>P. echinata</i>	s	<i>Neosiphonia echinata</i>	HM573561	HM560658	✓
24	<i>P. exilis</i>	c	<i>P. exilis</i>	-	-	✓
25	<i>P. ferulacea</i>	s	<i>Neosiphonia ferulacea</i>	HM573574	HM560645	✓
26	<i>P. flaccidissima</i>	s	<i>Polysiphonia sertularioides</i>	-	-	✓
27	<i>P. foetidissima</i>	c	<i>P. foetidissima</i>	-	-	✓
28	<i>P. fracta</i>	s	<i>Neosiphonia echinata</i>	-	-	✓

Cont. Tabla 1.

29	<i>P. fucooides</i>	c	<i>P. fucooides</i>	EU492913	HM560627	x
30	<i>P. gorgoniae</i>	s	<i>Neosiphonia gorgoniae</i>	-	-	✓
31	<i>P. guadalupensis</i>	c	<i>P. guadalupensis</i>	-	-	✓
32	<i>P. hancockii</i>	c	<i>P. hancockii</i>	-	-	✓
33	<i>P. hapalacantha</i>	c	<i>P. hapalacantha</i>	-	-	✓
34	<i>P. havanensis</i>	c	<i>P. havanensis</i>	HM573554	HM560641	✓
35	<i>P. hendryi</i>	c	<i>P. hendryi</i>	-	-	✓
36	<i>P. hendryi var. compacta</i>	c	<i>P. hendryi var. compacta</i>	-	-	✓
37	<i>P. hendryi r var. gardneri</i>	c	<i>P. hendryi r var. gardneri</i>	-	-	✓
38	<i>P. homoia</i>	c	<i>P. homoia</i>	HM573553	HM560653	✓
39	<i>P. howeii</i>	s	<i>Neosiphonia howeii</i>	HM573543	AY237282	✓
40	<i>P. inconspicua</i>	s	<i>P. confusa</i>	-	-	✓
41	<i>P. johnstonii</i>	c	<i>P. johnstonii</i>	-	-	✓
42	<i>P. johnstonii var. concinna</i>	c	<i>P. johnstonii var. concinna</i>	-	-	✓
43	<i>P. lanosa</i>	s	<i>Vertebrata lanosa</i>	EU492914	AY617143	x
44	<i>P. macrocarpa</i>	c	<i>P. macrocarpa</i>	HM573545	HM560632	✓
45	<i>P. marchantae</i>	c	<i>P. marchantae</i>	-	-	✓
46	<i>P. masonii</i>	c	<i>P. masonii</i>	-	-	✓
47	<i>P. minutissima</i>	c	<i>P. minutissima</i>	-	-	✓
48	<i>P. mollis</i>	c	<i>P. mollis</i>	-	-	✓
49	<i>P. nathanielli</i>	c	<i>P. nathanielli</i>	-	-	✓
50	<i>P. opaca</i>	c	<i>P. opaca</i>	-	-	✓
51	<i>P. pacifica</i>	c	<i>P. pacifica</i>	GQ252565	-	✓
52	<i>P. pacifica var. delicatula</i>	c	<i>P. pacifica var. delicatula</i>	GQ252566	-	✓
53	<i>P. pacifica var. gracilis</i>	c	<i>P. pacifica var. gracilis</i>	-	-	✓
54	<i>P. paniculata</i>	c	<i>P. paniculata</i>	-	AY617144	✓
55	<i>P. pentamera</i>	s	<i>Neosiphonia polyphisa</i>	HM573564	HM560644	x
56	<i>P. pernacola</i>	c	<i>Polysiphonia pernacola</i>	HM573576	HM560637	x
57	<i>P. perpusilla</i>	s	<i>Taenioma perpusillum</i>	-	-	✓
58	<i>P. pseudovillum</i>	c	<i>P. pseudovillum</i>	HM573568	HM560650	x
59	<i>P. ramentacea</i>	c	<i>P. ramentacea</i>	-	-	✓
60	<i>P. richardsonii</i>	s	<i>P. fibrillosa</i>	-	-	✓
61	<i>P. saccorhiza</i>	s	<i>Neosiphonia saccorhiza</i>	-	-	✓
62	<i>P. savatieri</i>	s	<i>P. japonica var. savatieri</i>	-	-	✓
63	<i>P. schneideri</i>	c	<i>P. schneideri</i>	HM573567	HM560629	x

Cont. Tabla 1.

64	<i>P. scopolorum</i>	c	<i>P. scopolorum</i>	-	-	✓
65	<i>P. scopolorum var. villum</i>	c	<i>P. scopolorum var. villum</i>	EU492916	HM560633	✓
66	<i>P. sertularioides</i>	c	<i>P. sertularioides</i>	HM573548	HM560652	✓
67	<i>P. simplex</i>	s	<i>Neosiphonia simplex</i>	AF342909	-	✓
68	<i>P. sinicola</i>	c	<i>P. sinicola</i>	-	-	✓
69	<i>P. snyderae</i>	s	<i>Polysiphonia mollis</i>	-	-	✓
70	<i>P. snyderae var. Intricata</i>	c	<i>P. snyderae var. Intricata</i>	-	-	✓
71	<i>P. sonorensis</i>	c	<i>P. sonorensis</i>	-	-	✓
72	<i>P. sphaerocarpa</i>	s	<i>Neosiphonia sphaerocarpa</i>	-	-	✓
73	<i>P. sphaerocarpa var. cheloniae</i>	c	<i>P. sphaerocarpa var. cheloniae</i>	-	-	✓
74	<i>P. stricta</i>	c	<i>P. stricta</i>	EU492916	FR865635	x
75	<i>P. subtilissima</i>	c	<i>P. subtilissima</i>	HM573575	HM560635	✓
76	<i>P. tepida</i>	s	<i>Neosiphonia tepida</i>	-	-	✓
77	<i>P. tongatensis</i>	s	<i>Neosiphonia tongatensis</i>	HM573570	HM560642	✓
78	<i>P. tuberosa</i>	c	<i>P. tuberosa</i>	-	-	✓
79	<i>Rhodochaete parvula</i>	s	<i>Rhodochaete pulchella</i>	AY119777	AJ880420	✓
80	<i>Rhodomela confervoides</i>	c	<i>Rhodomela confervoides</i>	AF083381	AY617145	x
81	<i>Bostrychia moritziana</i>	c	<i>Bostrychia moritziana</i>	AY920816	FR865636	✓

6.2 Alineación de secuencias y análisis filogenéticos

La alineación de secuencias consistió en dos grupos de genes *rbcL* plastidial y 18S RNA, ambos para las 25 especies a analizar (Tabla 2). El ejercicio correspondió en una alineación múltiple de secuencias llevado a cabo en Clustal X2 (Larkin *et al.*, 2007) y posteriormente una manual en Mesquite 2.75 (Maddison y Maddison, 2012).

En primer lugar, el resultado de ambas alineaciones se sujetó a un análisis de Máxima Parsimonia (MP) de los genes concatenados *rbcL* y 18S RNA. Este análisis se ejecutó usando PAUP 4.0 (Swofford, 2002), el cual consistió en un número de 100 réplicas, completado por adiciones stepwise utilizando un método de búsqueda heurística (TBR) con iguales pesos de cambio. Los valores de soporte estuvieron basados por bootstrap de las 100 réplicas sin adición de secuencias por réplica.

Posteriormente, para la Inferencia Bayesiana con datos moleculares y morfológicos, se construyó una matriz morfológica con 13 caracteres anatómicos entre los cuales destacan: estructuras vegetativas, estructuras reproductivas masculinas y estructuras tetrasporangiales (Tabla 3). Para este análisis bayesiano se excluyó el carácter número 4 (Ramas laterales de origen endógeno) debido a que presentaba un mayor número de inconsistencias a evaluar.

El análisis bayesiano consistió en un enfoque de evidencia total en el cual se combinaron en una única matriz 3151 caracteres morfológicos y moleculares para un total de 25 especies, en la cual el grupo externo estuvo conformado por: *Bostrychia moritziana* y *Rhodomela confervoides*. Este análisis se realizó en una matriz particionada de los genes *rbcL* plastidial y *18S RNA* ribosomal, con 3138 caracteres en total y trece caracteres anatómicos. Un enfoque de la inferencia Bayesiana como se aplica en el programa Mr. Bayes 3.1 (Ronquist *et al.*, 2005) se llevó a cabo con la matriz combinada. La búsqueda se basó en tres particiones: la primera con los datos morfológicos y las siguientes dos con las matrices de los genes *rbcL* plastidial y *18S RNA* ribosomal. El análisis corrió 2 millones de generaciones, tomando una muestra cada 100 árboles. Se calculó (GTR + I + Γ) como el mejor modelo evolutivo con base en el Criterio de Información Akaike con una proporción de sitios invariantes y distribución gamma. Para los datos morfológicos se usó el modelo Mk que es una generalización del modelo Jukes y Cantor (1969:JC69) asumiendo una distribución gamma discreta para las tasas relativas, donde "M" permanece como "Markov" y "k" se refiere al número de estados observados ($k \geq 2$) sin ningún estado considerado plesiomórfico o apomórfico *a priori* (Yang, 1994; Lewis, 2001). La tasa de heterogeneidad entre las particiones se fijó en la variable para permitir que cada una evolucionara bajo ritmos diferentes. Se empleó el modelo MCMC (Markov Chain Monte Carlo) para verificar la misma topología de los caracteres multiestado y explorar las diferentes proporciones y frecuencias de cada uno.

Tabla 2. Especies incluidas en las matrices moleculares para los análisis filogenéticos en Máxima Parsimonia (MP), Inferencia Bayesiana (BI) y Máxima Verosimilitud (ML).

	Nombre de la especie	No. de acceso <i>rbcl</i>	No. de acceso <i>18S</i> <i>RNA</i>
1	<i>P. atlantica</i>	EU492910 ¹	HM560631 ²
2	<i>Neosiphonia bajacali</i>	HM573572 ²	HM560659 ²
3	<i>P. binneyi</i>	HM57356 ²	HM560636 ²
4	<i>Neosiphonia echinata</i>	HM573561 ²	HM560658 ²
5	<i>Neosiphonia ferulácea</i>	HM573574 ²	HM560645 ²
6	<i>P. havanensis</i>	HM573554 ²	HM560641 ²
7	<i>P. homoia</i>	HM573553 ²	HM560653 ²
8	<i>Neosiphonia howeii</i>	HM573543 ²	AY237282 ³
9	<i>P. macrocarpa</i>	HM573545 ²	HM560632 ²
10	<i>P. scopolorum var. villum</i>	EU492915 ¹	HM560633 ²
11	<i>P. sertularioides</i>	HM573548 ²	HM560652 ²
12	<i>P. subtilissima</i>	HM573575 ²	HM560635 ²
13	<i>Neosiphonia tongatensis</i>	HM573570 ²	HM560642 ²
14	<i>P. pseudovillum</i>	HM573568 ²	HM560650 ²
15	<i>P. anomala</i>	HM573550 ²	HM560654 ²
16	<i>P. constricta</i>	GU385832 ⁴	HM560639 ²
17	<i>P. aterrima</i>	GU385831 ⁴	HM560638 ²
18	<i>Vertebrata lanosa</i>	EU492914 ¹	AY617143 ⁵
19	<i>P. fucooides</i>	EU492913 ¹	HM560627 ²
20	<i>P. sticta</i>	EU492916 ¹	FR865635 ⁶
21	<i>P. schneideri</i>	HM573567 ²	HM560629 ²
22	<i>P. pentamera</i>	HM573564 ²	HM560644 ²
23	<i>P. pernacola</i>	HM573576 ²	HM560637 ²
24	<i>Rhodomela confervoides</i>	AF083381 ⁷	AY617145 ⁵
25	<i>Bostrychia moritziana</i>	AY920816 ⁸	FR865636 ⁶

1. Stuercke y Freshwater (2008), 2. Mamoozadeh *et al.* (2010), 3. Phillips (2003), 4. Freshwater *et al.* (2010), 5. Zuccarello *et al.* (2004), 6. Gachon *et al.* (2011), 7. de Jong *et al.* (1998), 8. Zuccarello y West (2005).

Tabla 3. Listado de caracteres morfológicos consensados en la literatura para los análisis filogenéticos.

No. Caracter	Codificación
Estructuras Vegetativas	
1	Forma de las células apicales: piramidales(0), cilíndricas(1)
2	Desarrollo de las ramas erectas indeterminadas: en ejes principales(0) en una progresiva y extensa base(1)
3	Ramas laterales de origen exógeno: ausentes(0), presentes(1)
4	Ramas laterales de origen endógeno: presentes(0), ausentes(1)
5	Ramas laterales iniciales incluyendo los tricoblastos iniciales: separado por uno o más segmentos internodales(0), formado en segmentos sucesivos(1)
6	Ramas laterales adventicias: presentes(0), ausentes(1)
7	Número de células pericentrales: cuatro(0), cinco(1), mas de cinco(2)
8	Ramas postradas: ausente(0), presente(1)
9	Células corticales: ausente(1), presente(0)
10	Conexión entre rizoides y células pericentrales: separados por una pared(0), abierta o intercelular(1)
Estructuras Reproductivas Masculinas	
11	Ejes Espermatangiales: en la superficie de las células corticales(0), en ramas pigmentadas y determinadas(1), en el primero y algunas veces en el segundo, tricoblastos dicotómicos y fértiles (no pigmentados)(2), en tricoblastos Iniciales (3).
Estructuras Tetrasporangiales	
12	Nivel de los ejes tetrasporangiales: de dos en dos(0), en verticilos(1), solos(2)
13	Arreglo de los Tetrasporangios: rectos(0), en series y espiral(1)
14	Distribución de los Tetrasporangios: agregados en soros(0), empacados en stichidia(1), dispersos(2)

Para obtener el árbol de Máxima Verosimilitud (ML) a partir de las matrices conjuntas entre los genes *rbcl* y *18S RNA*, se realizaron 100, 1000 y 2000 réplicas para el cálculo de bootstrap y largo de ramas. El modelo se calculó en la plataforma PAUP 4.0 versión Macintosh para ModelTest (Posada y Crandall, 1998) obteniendo (GTR+I+G) como el mejor; la alineación de cada gen estuvo sujeto a un análisis de Máxima Verosimilitud usando PhyML 2.4.4 (Guindon y Gascuel, 2003) para estimar los valores de soporte de cada nodo, usando el modelo de sustitución nucleotídica GTR con una distribución gamma y obtenerlo por RAx ML 7.0.3 (Stamatakis, 2006) para el árbol más probable.

6.3 Reconstrucción de caracteres ancestrales

Para la reconstrucción de los estados ancestrales se utilizó el árbol de máxima verosimilitud de la matriz conjunta entre ambos genes (*rbcL* y *18S RNA*). Los caracteres que tuvieron mayor resolución filogenética fueron los siguientes: a) disposición de los tricoblastos en ramas laterales, b) número de células pericentrales, c) presencia o ausencia de células corticales, d) disposición o arreglo de los tetrasporangios y e) tipo de conexión entre los rizoides y las células pericentrales. Se tomaron estos caracteres a nivel genérico para delimitar especies en un contexto filogenético, tal como en previos estudios y propuestas para la reevaluación de ciertos grupos de algas (De Clerck *et al.*, 2006). Además fueron los caracteres que presentaron una mayor información según la matriz morfológica (ver Tabla 4 en Resultados), así como también los menos ambiguos.

El modelo que se utilizó para evaluar la tasa de cambio entre los estados fue Mk1 (“Markov K-state 1 parameter model”) que es una generalización del modelo de Jukes y Cantor (1969:JC69), disminuyendo inconsistencias en los parámetros estadísticos (Lewis, 2001; Maddison y Maddison, 2012). Para los datos multiestado se usó un modelo equivalente a Mk1 y AssymMk para evaluar las tasas de cambio (Maddison y Maddison 2012; Pagel, 1999). El cálculo de probabilidades para el mapeo de caracteres por Máxima Verosimilitud se estimó considerando el parámetro de largo de ramas como “oportunidades de selección” ó “tiempo operacional”, tomando un modelo de Markov de tiempo continuo, que representa la probabilidad de transición de un estado de carácter i a un estado de carácter j a lo largo de la longitud de la rama t . $P_{ij}(t) = m(\alpha, \beta, t)$ donde α y β son los estados de transición (Nagy *et al.*, 2010; Pagel, 1999).

7. RESULTADOS

7.1 Matriz morfológica y representación de algunas estructuras de importancia taxonómica para el género *Polysiphonia* y *Neosiphonia*

Se presenta la matriz morfológica (Tabla 4) con sus respectivas referencias y codificación presentada en la tabla 3 en materiales y método, en ella se presenta el nombre de la especie con los 14 caracteres morfológicos. La codificación con el símbolo (?) representa que no se ha encontrado en las publicaciones que describen a las especies ó que dicha estructura no se ha documentado todavía. En esta matriz se destaca que las primeras 13 especies corresponde a registros en México y también podemos ver que al final de la misma se encuentra la bibliografía correspondiente a cada taxón para su identificación.

En la figura 6.1 se presentan las siguientes estructuras con la finalidad de ilustrar y esquematizar las principales características anatómicas del género *Polysiphonia* y *Neosiphonia*: a) tetrasporas en rama tetrasporangial, b) formación de los cistocarpos, c) tetrasporas en línea recta en rama tetrasporangial, d) corte transversal con células pericentrales y corticales, e) rizoide en conexión cerrada, f) rizoide en conexión abierta, g) corte transversal con células pericentrales, h) rama apical con tricoblastos, i) cistocarpo con carposporas.

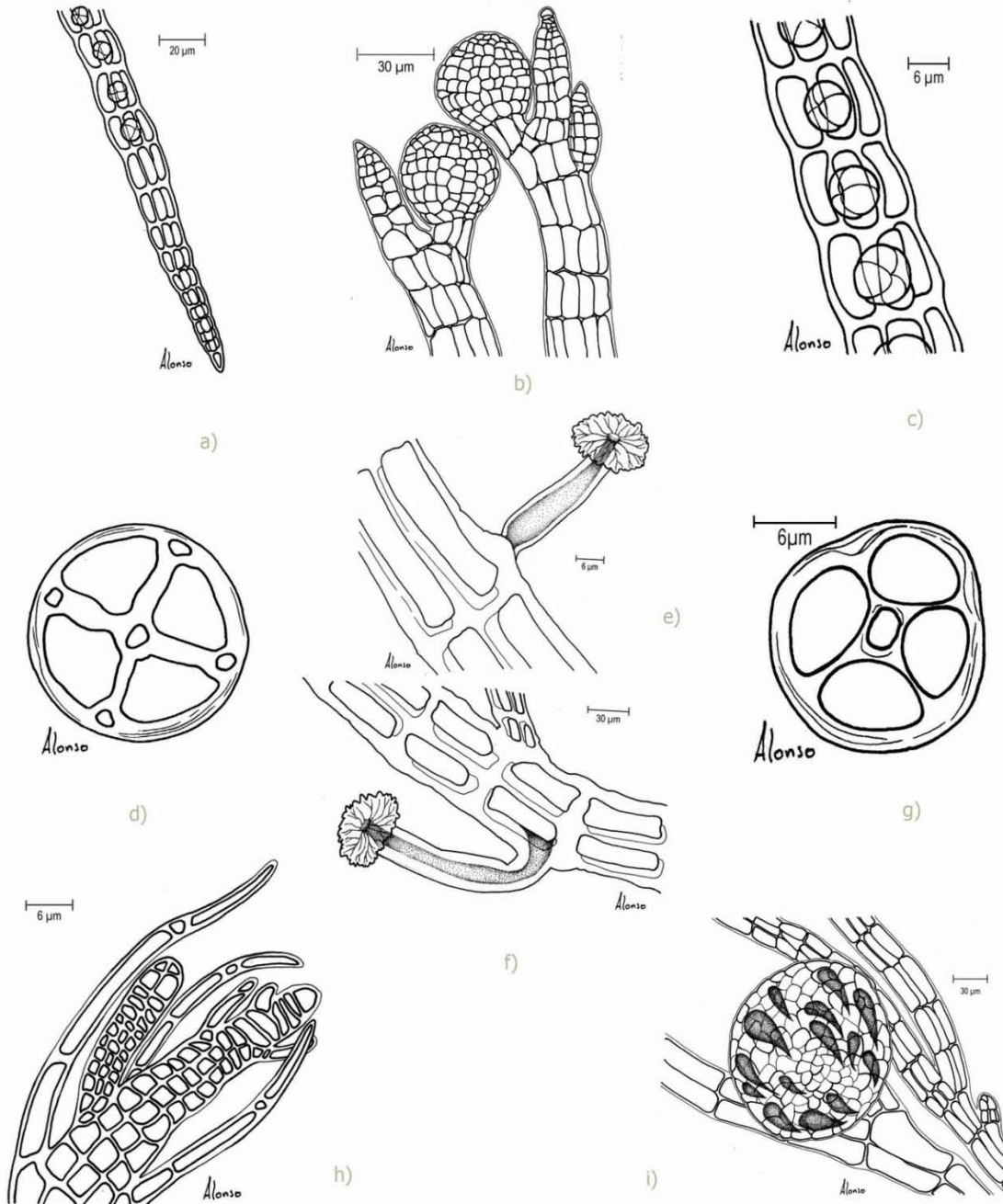
En la figura 6.2 y 6.3 se muestran las principales características morfológicas del género *Polysiphonia* y *Neosiphonia*: a) rama tetrasporangial, b) tetrasporas, c) ramas con tricoblastos, d) tricoblastos, e) talo polisifónico, f) célula cicatriz, g) tricoblastos apicales, h) rizoide en conexión abierta en contacto con células pericentrales, i) tricoblasto asociado a rama apical, j) rama apical con tricoblastos, k) corte transversal con células pericentrales, l) cistocarpo, m) formación de cistocarpos, n) tricoblastos apicales, ñ) cistocarpo maduro y formación de cistocarpo, o) cistocarpo maduro; con sus respectivas especies.

Tabla 4. Matriz de caracteres morfológicos de especies de *Polysiphonia* y *Neosiphonia* con su referencia.

	Nombre	Carácter														Referencia
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
1	<i>P. atlantica</i>	1	?	0	0	1	0	0	1	1	1	3	?	0	?	1, 7,11,18
2	<i>Neosiphonia bajacali</i>	1	0	?	?	0	?	0	1	0	1	1	?	1	1	14,16,19
3	<i>P. binneyi</i>	1	1	?	?	0	0	0	?	?	1	?	2	1	2	7, 13
4	<i>Neosiphonia echinata</i>	1	?	?	?	0	0	0	?	0	0	?	?	1	1	13,14,20
5	<i>Neosiphonia ferulacea</i>	1	1	1	1	0	?	0	1	1	0	?	?	1	2	2, 7,9,11,21
6	<i>P. havanensis</i>	1	1	?	?	0	0	0	?	?	1	?	0	1	?	7, 13 ,21,22
7	<i>P. homoia</i>	1	1	?	?	0	?	1	1	1	0	2	?	1	2	5,16,23
8	<i>Neosiphonia howei</i>	1	0	1	1	0	?	2	1	?	0	2	?	1	?	5,7,9,22
9	<i>P. macrocarpa</i>	1	?	0	0	1	0	0	1	1	1	3	0	?	?	11,24
10	<i>P. scopolorum var. villum</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	2	?	0	1	4, 6,7,11,25
11	<i>P. sertularioides</i>	1	1	1	1	1	?	0	1	0	1	3	0	0	1	3,4, 8,11,25
12	<i>P. subtilissima</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	3	?	0	2	2, 3,7, 8,9,26
13	<i>Neosiphonia tongatensis</i>	1	?	1	1	?	?	0	?	1	0	?	?	1	?	10,27
14	<i>P. pseudovillum</i>	1	1	?	?	0	?	0	1	1	0	3	?	1	?	8
15	<i>P. anomala</i>	1	1	?	?	0	?	0	0	1	0	?	?	1	?	8
16	<i>P. constricta</i>	1	0	?	?	0	?	2	1	1	0	?	?	0	?	3
17	<i>P. aterrira</i>	1	?	0	0	?	1	2	1	1	?	2	0	1	2	3,17
18	<i>Vertebrata lanosa</i>	1	0	1	1	0	1	2	1	1	1	3	2	1	2	1
19	<i>P. fucooides</i>	1	0	1	1	1	1	2	1	1	0	2	2	1	2	1
20	<i>P. sticta</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	3	2	0	2	1
21	<i>P. schneideri</i>	1	?	1	1	0	0	2	1	1	0	2	?	0	1	15
22	<i>P. pentamera</i>	1	0	1	1	0	?	1	1	1	0	2	?	1	?	5
23	<i>P. pernacola</i>	1	?	0	0	1	?	0	1	1	1	2	?	0	?	3
24	<i>Rhodomela confervoides</i>	1	0	1	0	0	0	2	1	0	?	1	0	0	2	12
25	<i>Bostrychia moritziana</i>	1	1	1	0	0	1	2	1	0	0	1	0	0	1	12
26	<i>Rhodochaete parvula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12,28

1. Maggs y Hommersand. (1993), 2. Meñez E. (1964), 3. Adams, N. (1991), 4. Hollenberg y Norris (1977), 5. Hollenberg G. (1968), 6. Aguilar y Aguilar (2010), 7. Kapraun *et al.*, (1983), 8. Hollenberg G. (1968)**Oligosiphonia*, 9. Guimaraes *et al.*, 2004, 10. Kim y Lim (2008), 11. Kapraun y Norris (1982), 12. Choi *et al.*, (2001), 13. Harvey (1853), 14. Mamoozadeh y Freshwater (2011), 15. Stuercke y Freshwater (2010), 16. Hollenberg y Dawson (1961), 17. Hooker y Harvey (1845), 18. Callejas *et al.*, (2005), 19. Enciso y Saviere 20. Martínez L. (1999), 21. González-Ortega *et al.*, (2009) ,22. Collado Vides *et al.*, (1995), 23. Saviere-Zaragoza *et al.*, (2007), 24. Callejas (2002), 25. Dreckman *et al.*, (2006), 26. Mateo-Cid *et al.*, (2006), 27. Ortega M *et al.*, (2001) ,28. Cetz *et al.*, (2008).

Figura 6.1 a) Tetrasporas en rama tetrasporangial, b) Formación de cistocarpos, c) Tetrasporas en línea recta en rama tetrasporangial, d) Corte transversal con células pericentrales y con células corticales, e) Rizoides en conexión cerrada, f) Rizoides en conexión abierta, g) Corte transversal con células pericentrales e) Rizoides en conexión abierta, g) Corte transversal con células pericentrales h) Rama apical con tricoblastos, i) Cistocarpo con carposporas



Por Alonso López Toledo

Figura 6.2 a) rama tetrasporangial en *Polysiphonia sertularioides*, b) tetrasporas en *P. sertularioides*, c) ramas con tricoblastos en *P. sertularioides*, d) tricoblastos en *P. sertularioides*, e) talo polisifónico en *P. mollis*, f) célula cicatriz en *P. sertularioides*, g) tricoblastos apicales en *P. mollis*, h) rizóide en conexión abierta en *P. sertularioides*.

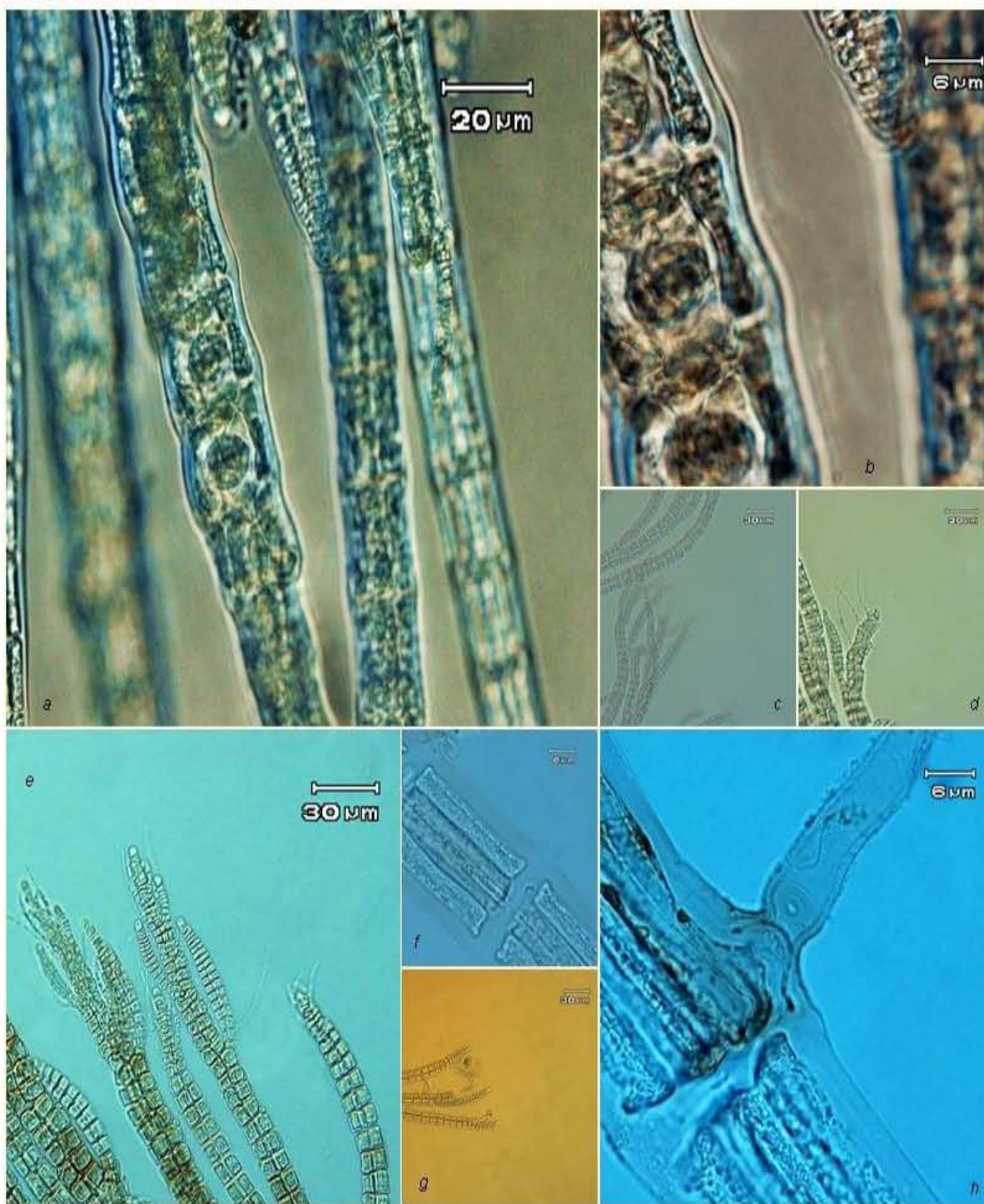
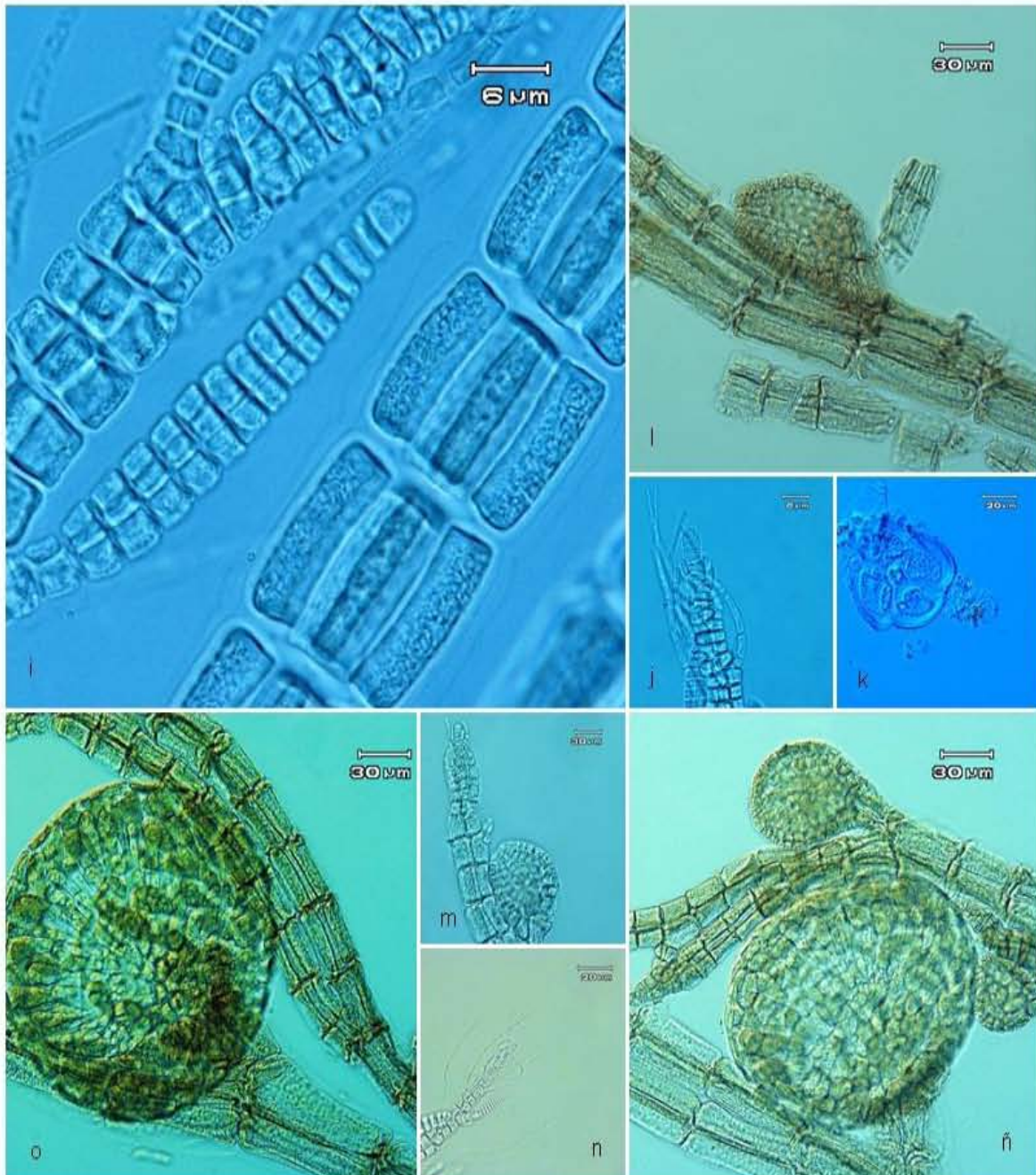


Figura 6.3 i) Tricoblasto asociado a rama apical en *Polysiphonia sertularioides*, j) rama apical con tricoblastos en *P. sertularioides*, k) corte transversal con células pericentrales en *P. sertularioides*, l) cistocarpo en *Neosiphonia sphaerocarpa*, m) formación de cistocarpos en *N. sphaerocarpa*, n) tricoblastos apicales en *P. sertularioides*, ñ) cistocarpo maduro y formación de cistocarpo en *N. sphaerocarpa*, o) cistocarpo maduro en *N. sphaerocarpa*



7.2 Resultados por Análisis de Máxima Parsimonia para la matriz conjunta entre los genes *rbcL* plastidial y 18s RNA ribosomal

Tras el análisis de máxima parsimonia se obtuvo un solo árbol. El árbol está representado con los valores de bootstrap en las ramas de la máxima parsimonia. La topología del árbol con el grupo externo conformado por: *Bostrychia moritziana* y *Rhodomela confervoides* (Figura 7).

Como se puede observar en la figura 7 se obtuvo un grupo de *Polysiphonia sensu lato* que incluye las especies: *Neosiphonia howei*, *Polysiphonia subtilissima*, *Polysiphonia scopolorum* var.villum, *Polysiphonia stricta*, *Polysiphonia macrocarpa*, *Polysiphonia atlantica*.

Otro para Grupo Multipericentral: *Polysiphonia constricta*, *Polysiphonia aterrira*, *Polysiphonia fucoides* y *Vertebrata lanosa*.

Además se observa el Grupo *Neosiphonia* derivado de los dos anteriores con las siguientes especies: *Polysiphonia anomala*, *Polysiphonia sertularioides*, *Polysiphonia pernacola*, *Neosiphonia echinata*, *Polysiphonia binneyi*, *Polysiphonia havanensis*, *Polysiphonia homoia*, *Neosiphonia pentamera*, *Polysiphonia schneideri*, *Polysiphonia pseudovillum*, *Neosiphonia tongatensis*, *Neosiphonia ferulacea* y *Neosiphonia bajacali*.

La búsqueda del árbol atendió a un método heurístico, más rápido que los métodos exactos con la misma probabilidad de cambios por sustitución, (Holder y Lewis, 2003).

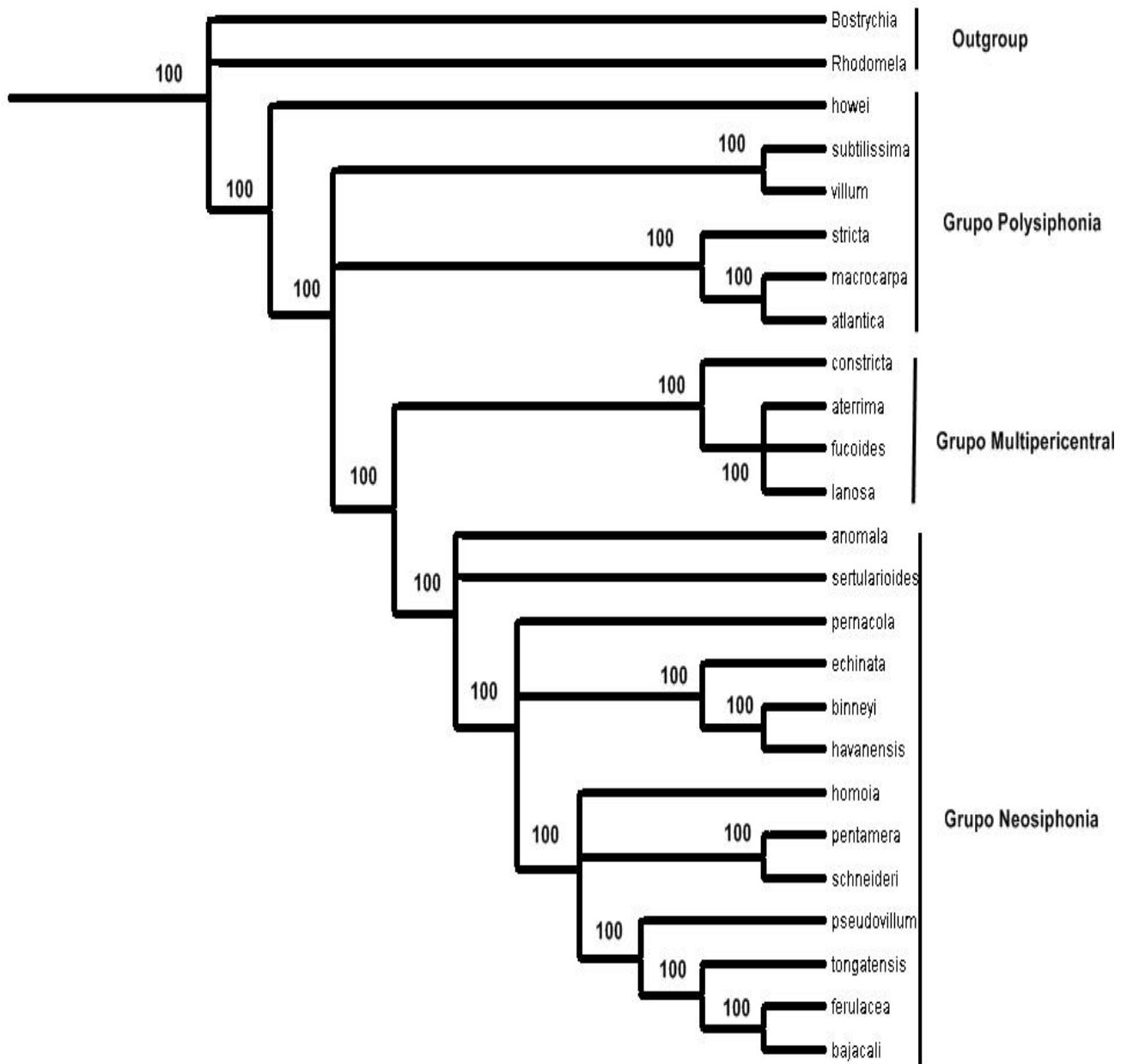


Figura 7. Filogenia reconstruida por el método de Máxima Parsimonia para la matriz conjunta de genes *rbcL* plastidial y *18S*RNA ribosomal. 100 replicas y los bootstrap son mostrados en los nodos.

7.3 Resultados por Análisis Bayesianos para la matriz conjunta entre los genes *rbcL* plastidial, 18S RNA ribosomal y 13 caracteres morfológicos.

Se obtuvo el consenso final de los árboles Bayesianos atendiendo a una matriz con un enfoque que calculó las probabilidades posteriores de los árboles dado la probabilidad condicional de la hipótesis y los datos observados. Esta probabilidad posterior es proporcional al producto de la verosimilitud de los datos condicionada a que un árbol es correcto (De Luna et. al., 2005). Las matrices correspondieron a los genes *rbcL* plastidial, 18S RNA ribosomal y una matriz de trece caracteres anatómicos multiestado.

En el árbol bayesiano final se obtuvieron tres grupos diferenciados en las siguientes especies (Figura 8).

Outgroup: *Rhodomela confervoides* y *Bostrychia moritziana*.

Grupo Polysiphonia: *Polysiphonia atlantica*, *Polysiphonia macrocarpa*, *Polysiphonia stricta*, *Polysiphonia scopolorum* var. *villum*, *Polysiphonia subtilissima* y *Neosiphonia howei*.

Grupo Neosiphonia: *N. bajacali*, *N. ferulacea*, *N. tongatensis*, *P. pseudovillum*, *P. schneideri*, *N. pentamera*, *P. homoia*, *P. binneyi*, *P. havanensis*, *N. echinata*, *P. pernacola*, *P. sertularioides* y *P. anomala*.

Grupo Multipericentral: *P. constricta*, *P. aterrima*, *V. lanosa* y *P. fucoides*.

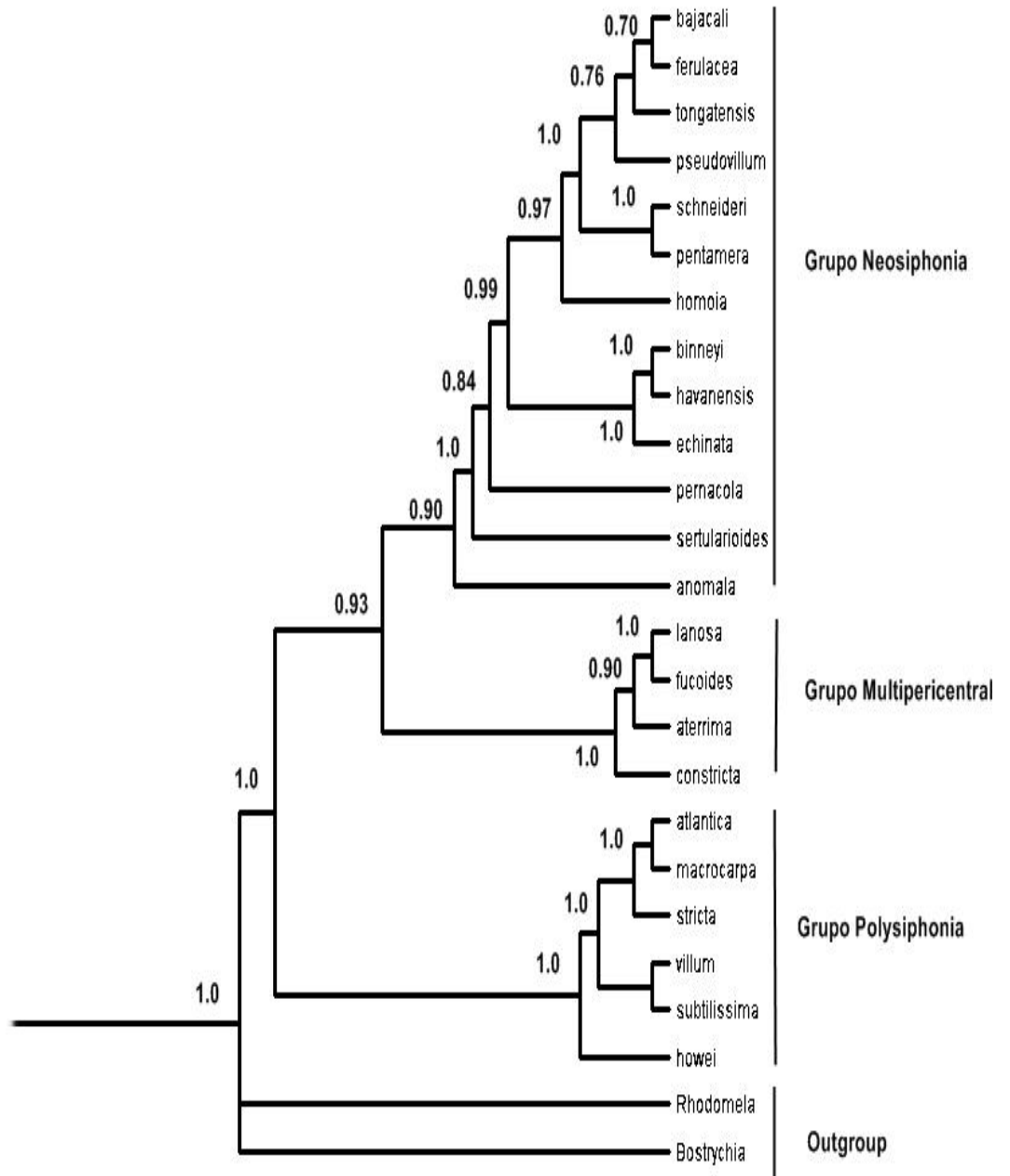


Figura 8. Árbol Bayesiano final combinando 3138 caracteres moleculares y 13 caracteres morfológicos de 23 especies y dos grupos externos. Los números en el interior de las ramas indican las probabilidades posteriores.

7.4 Resultados por Análisis de Máxima Verosimilitud de la matriz conjunta entre los genes *rbcL* plastidial y 18S RNA ribosomal

Se realizaron dos análisis por separado de cada gen: *rbcL* plastidial y 18S RNA ribosomal; para cada caso se obtuvo el árbol mas probable y por lo tanto los bootstrap se representaron en las ramas internas de los arboles. Para la filogenia representada por el gen *rbcL* plastidial (Figura 9) se obtuvieron 3 grupos representados por : *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y el Grupo Multipericentral. Para la filogenia representada por el gen 18S RNA ribosomal (Figura 10) se obtuvieron de igual manera los tres grupos anteriormente mencionados con valores de bootstrap superiores al arbol mas probable del gen *rbcL* plastidial. Con la finalidad de reconstruir una filogenia de ambos genes por el método de máxima verosimilitud se obtuvo un árbol concatenado (Figura 11) entre los dos marcadores mismo que es utilizado para la reconstrucción de los caracteres ancestrales obteniendose los siguientes grupos:

Grupo *Polysiphonia*: *Polysiphonia howei*, *Polysiphonia scopolorum* var. *villum*, *Polysiphonia subtilissima*, *Polysiphonia stricta*, *Polysiphonia macrocarpa* y *Polysiphonia atlantica*.

Grupo Multipericentral: *Polysiphonia constricta*, *Polysiphonia aterrima*, *Polysiphonia fucoides* y *Vertebrata lanosa*.

Grupo *Neosiphonia*: *Polysiphonia homoia*, *Neosiphonia tongatensis*, *Neosiphonia ferulacea*, *Neosiphonia bajacali*, *Polysiphonia pseudovillum*, *Polysiphonia scheneideri*, *Neosiphonia pentamera*, *Neosiphonia echinata*, *Polysiphonia binneyi*, *Polysiphonia havanensis*, *Polysiphonia pernacola*, *Polysiphonia sertularioides* y *Polysiphonia anomala*.

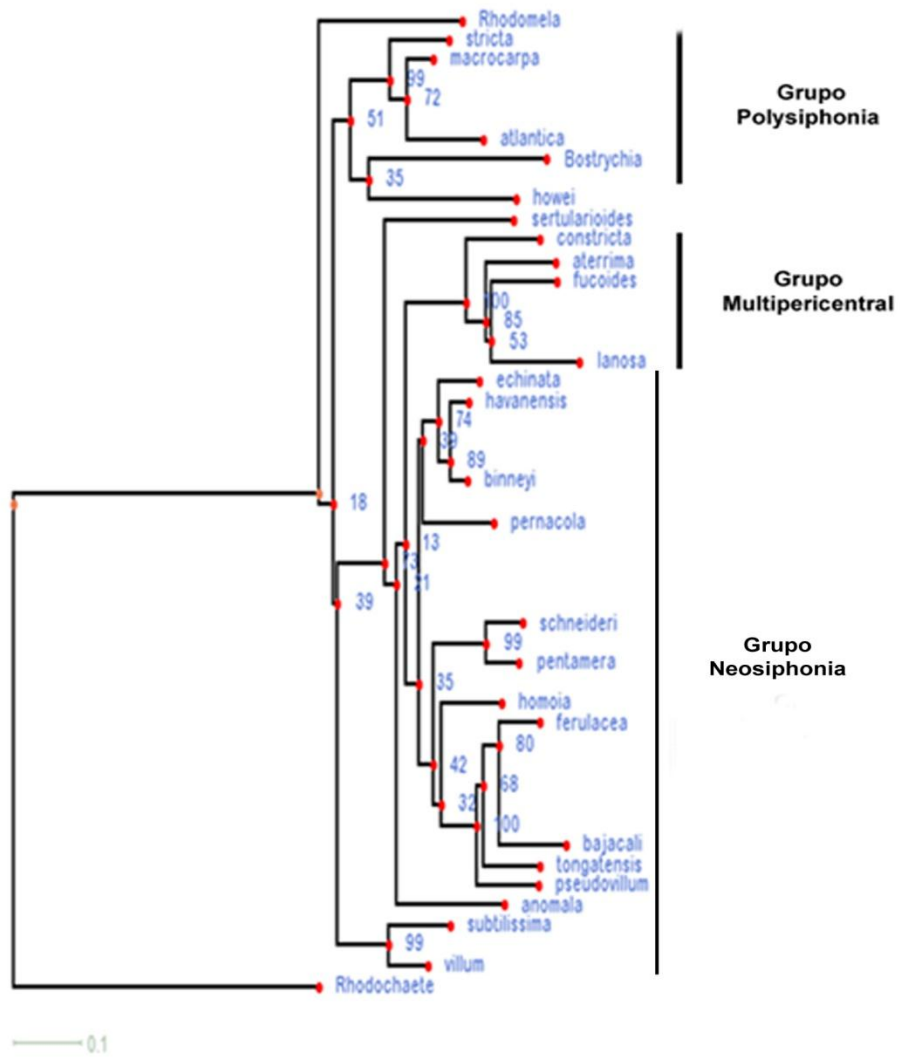


Figura 9. Filogenia reconstruida por el método de máxima verosimilitud (maximum Likelihood) para la alineación del gen *rbcL* plastidial. Los valores en las ramas representan los bootstrap de la máxima verosimilitud. Se presenta escala = 0.1 de sustituciones por sitio.

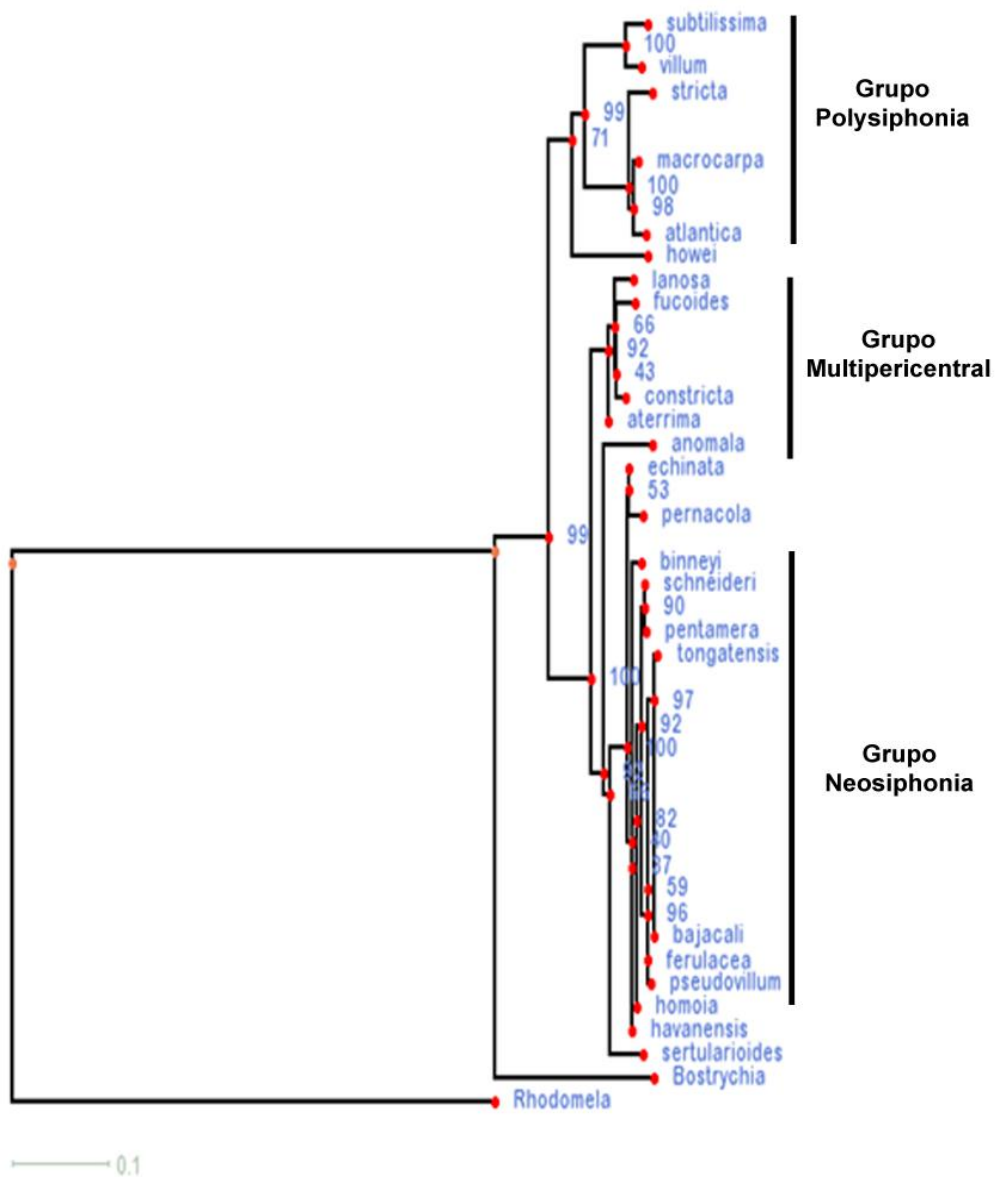


Figura 10. Filogenia reconstruida por el método de máxima verosimilitud (maximum Likelihood) para la alineación del gen 18S RNA ribosomal. Los valores en las ramas representan los bootstrap de la máxima verosimilitud. Se representa escala = 0.1 de sustituciones por sitio.

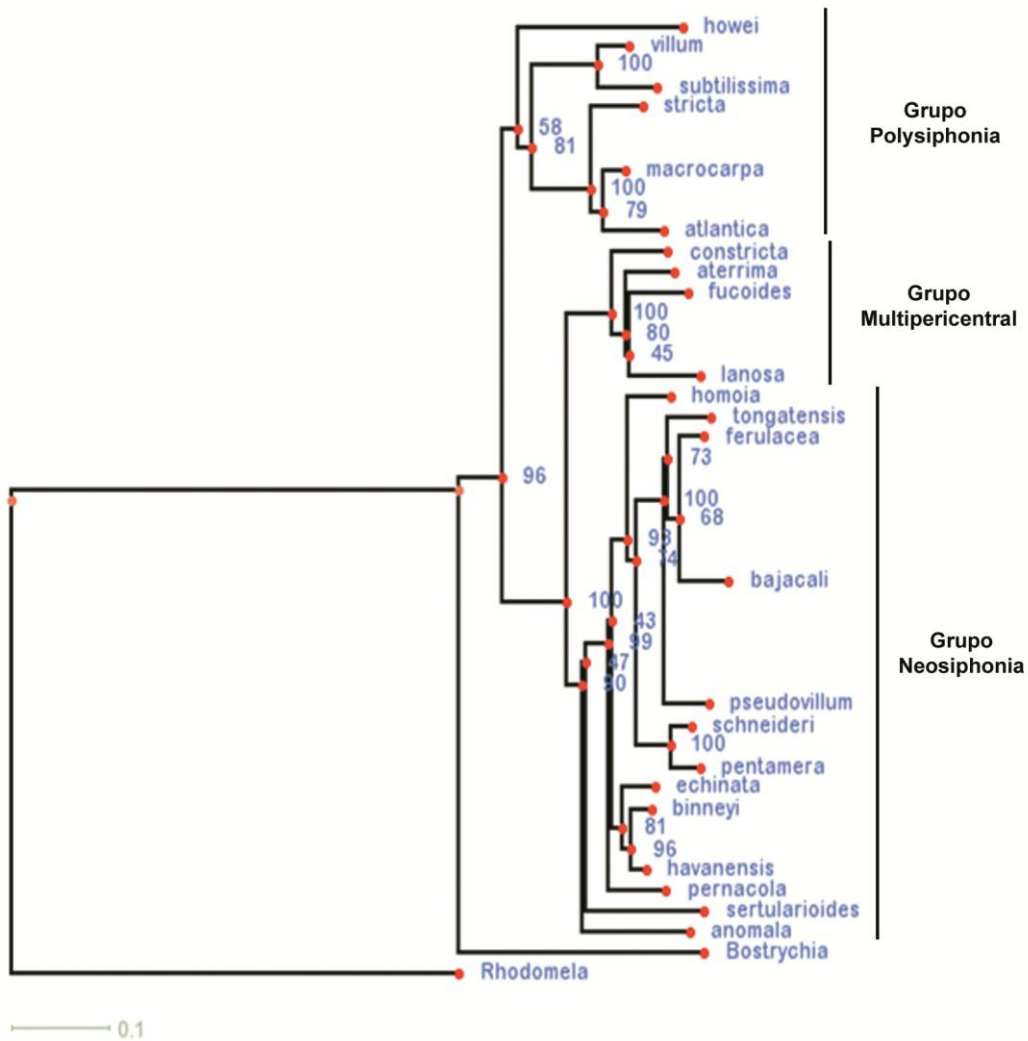


Figura 11. Filogenia reconstruida por el método de máxima verosimilitud (maximum Likelihood) para la alineación del gen *rbcL* plastidial y *18S* RNA ribosomal. Los valores en las ramas representan los bootstrap de la máxima verosimilitud. Se representa escala = 0.1 sustituciones por sitio.

A continuación se presenta la reconstrucción de caracteres ancestrales, análisis que es exploratorio y permite entender la evolución de caracteres determinados así como el probable origen de estos mismos. La finalidad del mapeo de caracteres consistió en reconstruir los nodos ancestrales con base en las reconstrucciones moleculares del árbol más probable.

7.5 Reconstrucción de caracteres ancestrales por el método de máxima verosimilitud

Se obtuvieron cinco arboles de los caracteres anatómicos más informativos para la reconstrucción de caracteres ancestrales bajo el árbol más probable con la matriz conjunta de los genes *rbcL* plastidial y 18S RNA ribosomal (Figura 11). Los arboles correspondieron a los siguientes caracteres anatómicos: a) Ramas laterales con tricoblastos (Figura 12), b) Número de células pericentrales (Figura 13), c) Presencia o Ausencia de células corticales (Figura 14), d) Arreglo de los tetrasporangios (Figura 15), e) Tipo de conexión entre los rizoides y las células pericentrales (Figura 16). Para cada reconstrucción se observan los nodos con el carácter o mapeo de caracteres en cada rama terminal y en los nodos ancestrales. La característica “equivocal” corresponde al 100 por ciento de los arboles probables que tuvieron una reconstrucción errónea, probablemente porque el carácter o algunos de sus estados de carácter no existieron en determinados nodos o por la falta de especies no incluidas en dicho análisis aún fuera del grupo *Polysiphonia*. La optimización y discusión de cada árbol con sus respectivos caracteres se discuten más adelante.

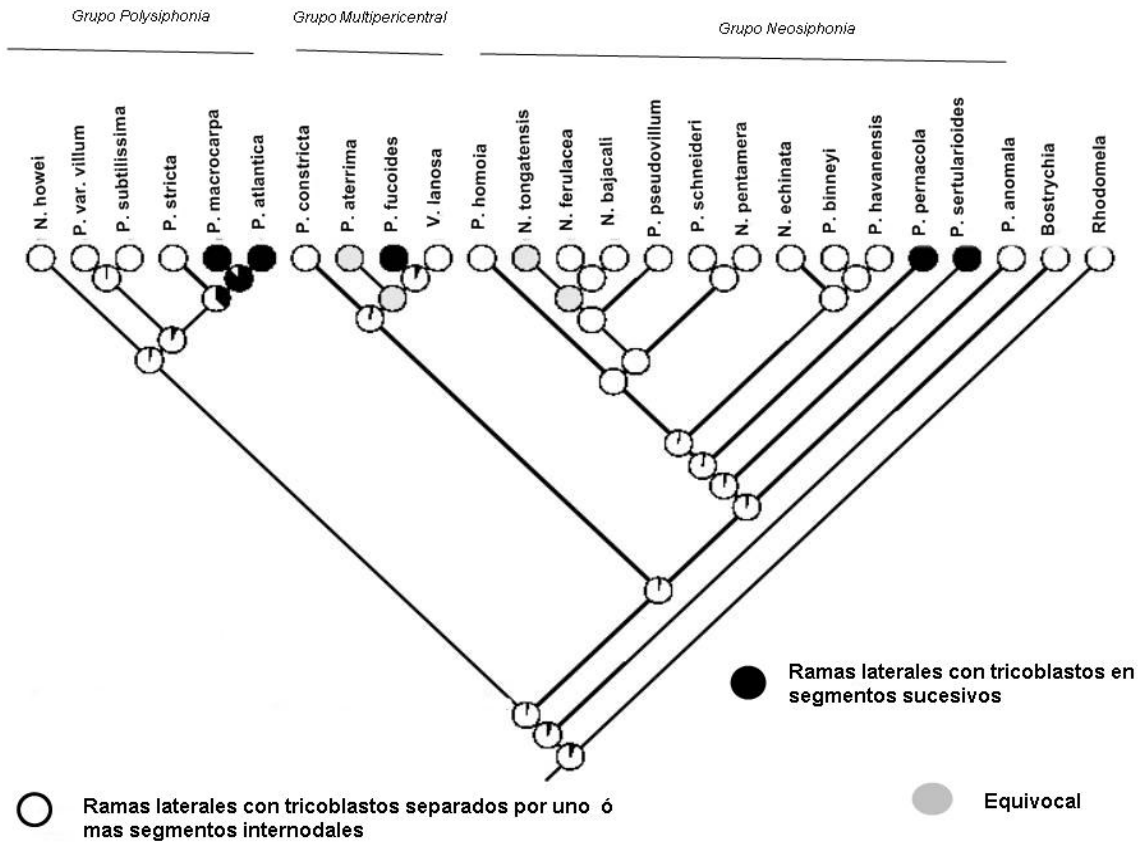


Figura 12. Mapeo de un carácter vegetativo (Ramas laterales con tricoblastos) dentro de un árbol de máxima verosimilitud de los genes *rbcl* plastidial y *18S* RNA (maximum Likelihood) con especies de *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y Grupo Multipericentral con el grupo externo conformado por *Bostrychia moritziana* y *Rhodomela confervoides*.

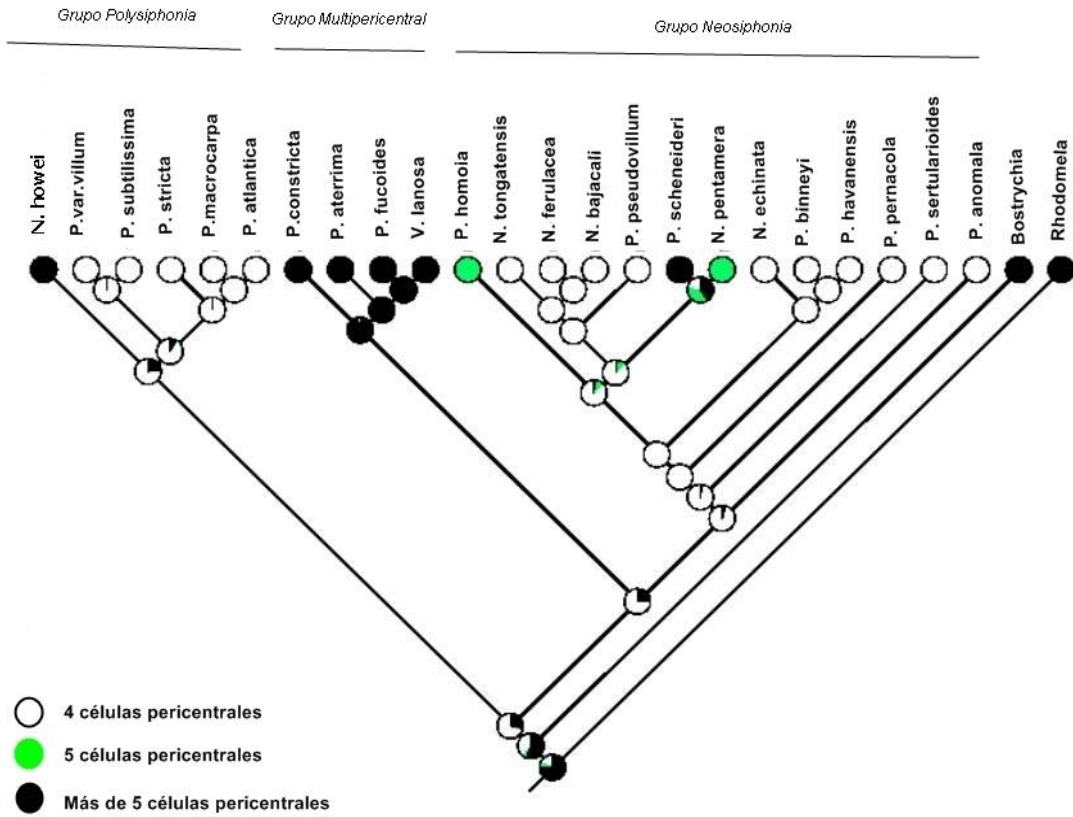


Figura 13. Mapeo de un carácter vegetativo (Número de células pericentrales) dentro de un árbol de máxima verosimilitud de los genes *rbcL* plastidial y *18s* RNA (maximum Likelihood) con especies de *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y Grupo Multipericentral con el grupo externo conformado por *Bostrychia moritziana* y *Rhodomela confervoides*.

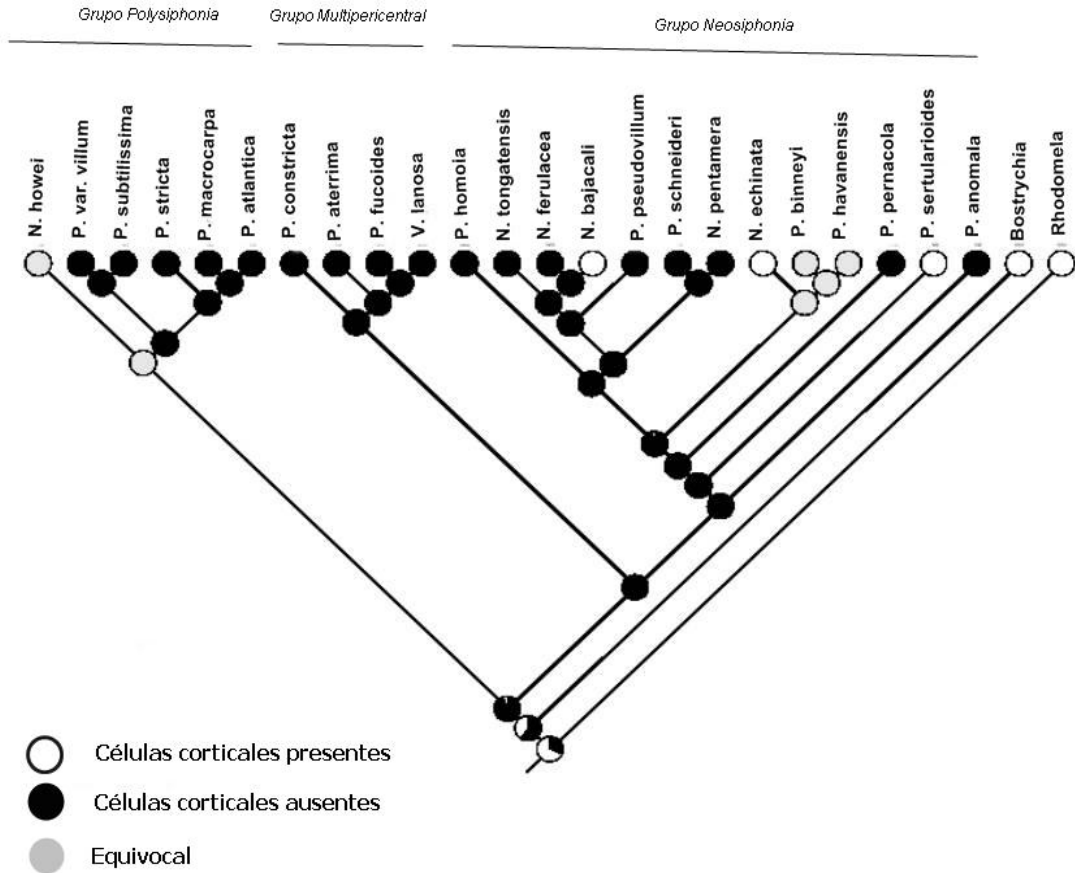


Figura 14. Mapeo de un carácter vegetativo (Presencia o Ausencia de células corticales) dentro de un árbol de máxima verosimilitud de los genes *rbcL* plastidial y *18S* RNA (maximum Likelihood) con especies de *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y Grupo Multipericentral con el grupo externo conformado por *Bostrychia moritziana* y *Rhodomela confervoides*.

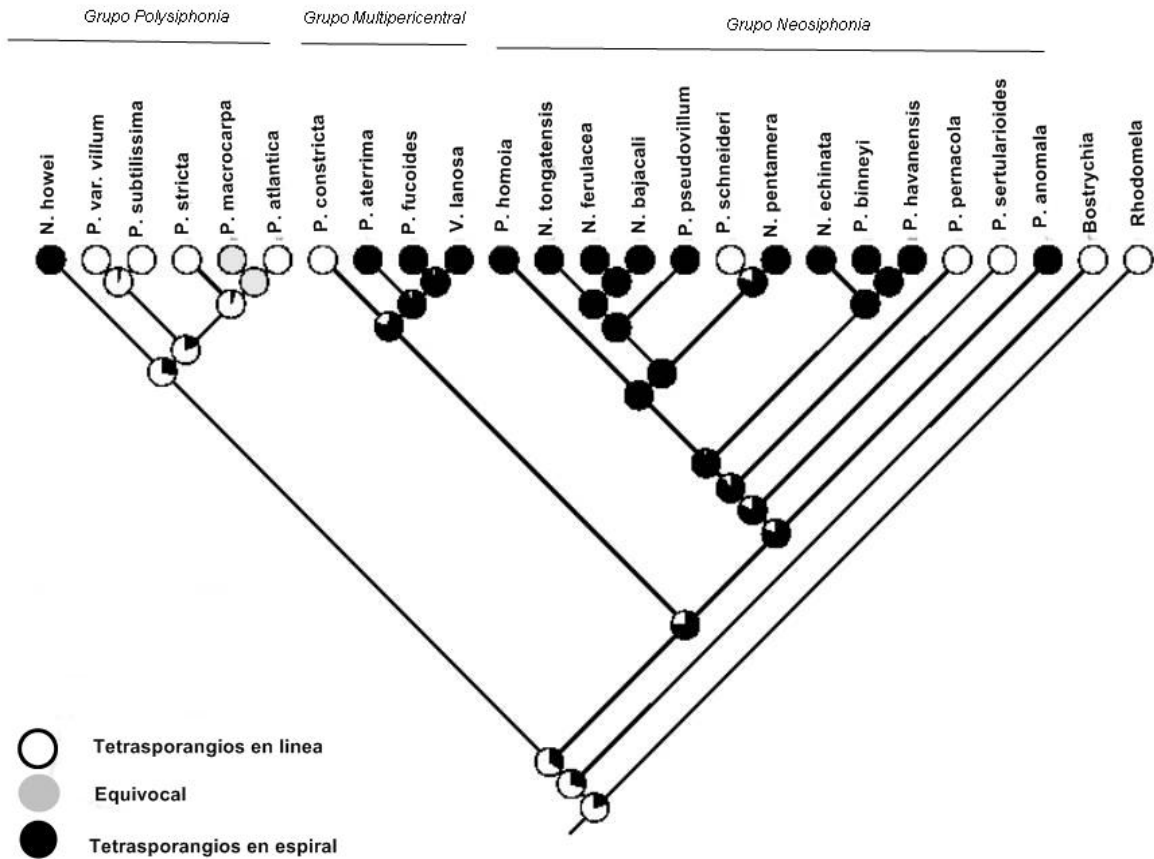


Figura 15. Mapeo de un carácter tetrasporangial (Arreglo de los tetrasporangios) dentro de un árbol de máxima verosimilitud de los genes *rbcl* plastidial y *18S* RNA (maximum Likelihood) con especies de *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y Grupo Multipericentral con el grupo externo conformado por *Bostrychia moritziana* y *Rhodomela confervoides*.

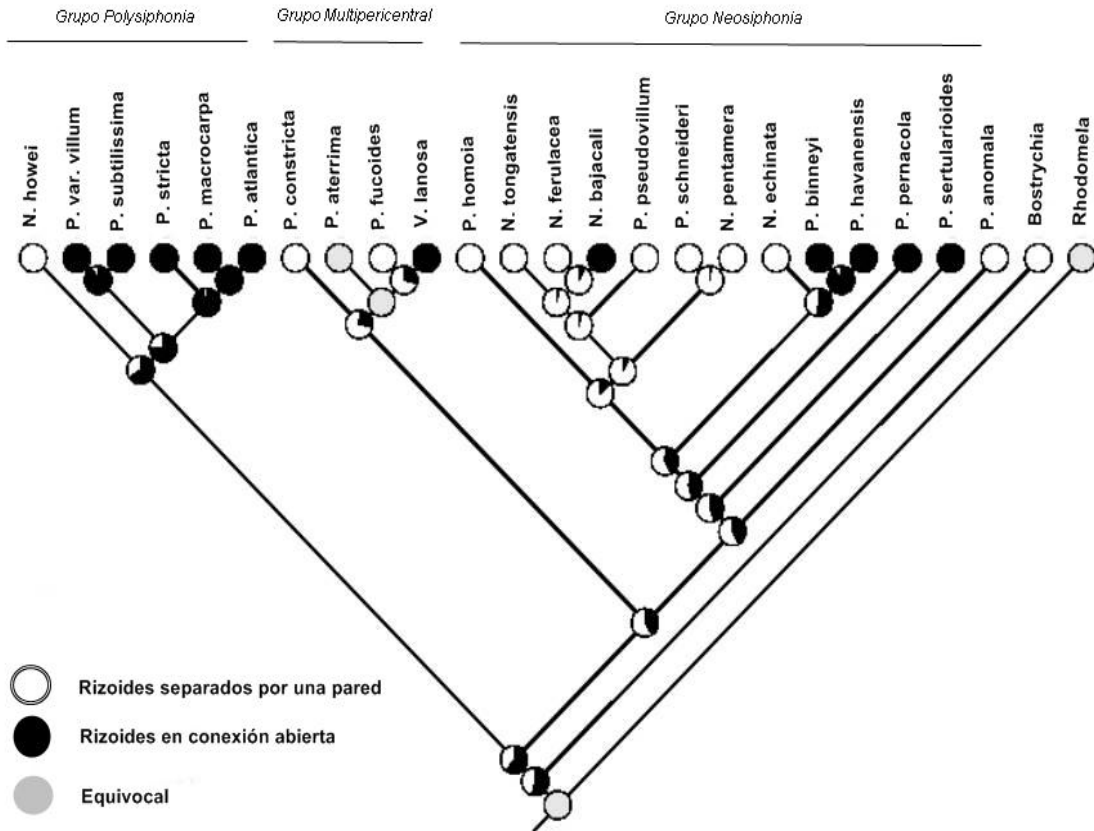


Figura 16. Mapeo de un carácter vegetativo (Tipo de conexión de los rizoides y las células pericentrales) dentro de un árbol de máxima verosimilitud de los genes *rbcl* plastidial y *18S* RNA (maximum Likelihood) con especies de *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y Grupo *Multipericentral* con el grupo externo conformado por *Bostrychia moritziana* y *Rhodomela confervoides*.

8. DISCUSIÓN

La resolución de problemas taxonómicos es importante ya que fortalece la delimitación de especies y por tanto trae consigo una clasificación más robusta. Actualmente, las clasificaciones robustas son esenciales para el conocimiento de la biodiversidad respecto de la sobre y subestimación de especies. Esto conlleva además, a mejorar las herramientas de conservación y manejo de zonas prioritarias.

En la revisión del estatus nomenclatural del género *Polysiphonia* se puede decir que: para algaebase (Guiry y Guiry, 2012), se consideran 994 nombres de especies, listado que actualmente comprende sinonimias para el género *Neosiphonia* y algunas para el grupo Multipericentral como *Vertebrata lanosa*. De acuerdo a las nuevas clasificaciones y delimitaciones éste número se reduce a 194 nombres taxonómicamente aceptados para *Polysiphonia sensu lato* en el mundo (Guiry y Guiry, 2012), de las cuales 44 se registran para México.

A pesar de lo anterior no se han realizado estudios moleculares sobre la diversidad genética de especies presentes en México, razón por la cual el NCBI (National Center for Biotechnology Information) carece de secuencias de genes empleados para la reconstrucción de filogenias moleculares o para estudios filogeográficos de ejemplares colectados en nuestro país.

Sin embargo, dentro de un contexto filogenético, los datos recopilados en este trabajo son suficientes para desarrollar hipótesis sobre la evolución que algunas especies de *Polysiphonia* tienen respecto a otras tribus de la familia Rhodomelaceae y entre sí mismas tal como se ha planteado en anteriores estudios (Choi *et al.*, 2001; Stuercke y Freshwater, 2008).

Aunque estas publicaciones reúnen información sobre la delimitación de *Polysiphonia sensu lato*, los métodos en los cuales basan sus resultados son diferentes a las metodologías planteadas en el presente trabajo, por lo que debemos considerar una discusión abierta e introductoria de los aportes que los análisis filogenéticos aquí presentados contrastan con los estudios anteriormente mencionados.

8.1 Los análisis filogenéticos moleculares y la reconstrucción de caracteres ancestrales.

El punto principal que llevó al presente estudio sobre la reevaluación del género *Polysiphonia* trae consigo una serie de complementos teóricos que se derivan de diversos métodos que en la actualidad se aplican para reconstruir árboles filogenéticos dentro de un contexto evolutivo. Basándonos en lo que implica un estudio de este nivel, no podíamos pasar por alto la discusión que circunda en la optimización de los diferentes enfoques de las tres metodologías empleadas: Máxima Parsimonia (MP), Máxima Verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (BI). Se discuten algunos conceptos con la finalidad de interpretar los resultados del presente trabajo de la mejor manera.

En el estudio de Choi *et al.* (2001), así como en el trabajo realizado por Freshwater y Stuercke (2008), sus árboles resultado de la matriz conjunta entre los genes *18s RNA* y 28 caracteres morfológicos para el primero; y del gen *rbcL* y 22 caracteres morfológicos del segundo dan origen a lo que sería un árbol de Máxima Parsimonia a fin de resumir aquellos caracteres morfológicos que definen a las especies que los autores utilizaron.

A pesar de que el método de Máxima Parsimonia es empleado para interpretar caracteres discretos como los morfológicos, existen una serie de dificultades y conceptos evolutivos que han sido retomados por autores dedicados al trabajo de la estimación filogenética. Uno de estos conceptos son las autapomorfías, caracteres que no son informativos dentro de un análisis por Máxima Parsimonia, y que es manejado como “evolución en paralelo” por quienes recurren a este método (Lewis, 2001). En el estudio de Choi *et al.* (2001), se puntualiza que cuatro de las cinco principales características morfológicas que definen los géneros *Neosiphonia*, *Polysiphonia* y al grupo Multipericentral, mismos que son evaluados en este estudio, evolucionan en paralelo entre sí haciendo un poco difícil una interpretación evolutiva considerando que provienen de un ancestro en común, aún cuando su árbol con datos moleculares no contiene homoplasias o carece de politomías.

Si observamos el árbol de máxima parsimonia del presente estudio (Figura 7) notaremos que los valores de bootstrap que representan el 100% tienen un valor alto, pero aún con estos valores de soporte podemos encontrar algunas politomías dentro del grupo que contiene al género *Neosiphonia*, homoplasias que pueden ser interpretadas por otros autores como errores de muestreo o falta de optimización del método computarizado.

Respecto al análisis de la Inferencia Bayesiana (Figura 8) se puede decir que un gran porcentaje de probabilidades posteriores corresponden a valores altos, obteniendo una topología similar a la de Máxima Verosimilitud (Figura 11) y Máxima Parsimonia (Figura 7) con la diferencia que éste evoluciona dado un modelo y datos, además que los caracteres morfológicos evolucionan como una evidencia total teniendo una fuerte conexión con los valores de bootstrap del árbol de la matriz conjunta entre *rbcL* y *18S RNA* en Máxima Verosimilitud (Figura 11). Aunque este último árbol tiene una topología parecida al que presenta Choi *et al.* (2001), así como en el de Máxima Parsimonia (Figura 7) el mapeo de caracteres tiene un enfoque distinto bajo este análisis para ponderar las siguientes estructuras anatómicas: tricoblastos en ramas laterales, número de células pericentrales, arreglo de los tetrasporangios, presencia o ausencia de las células corticales y tipo de conexión entre los rizoides y las células pericentrales, debido a que se pueden explicar los siguientes conceptos “evolución en paralelo” “convergencia evolutiva” o “autapomorfías” no sólo bajo un evento histórico, sino también como las probabilidades de diversificación de los anteriores caracteres en los nodos que representan la topología y tiempo de las ramas del árbol más probable (Lewis, 2001; Pagel, 1999; Maddison y Maddison, 2012).

A continuación se discutirá la optimización de la reconstrucción de cada uno de los anteriores caracteres bajo el método de Máxima Verosimilitud y las implicaciones que dentro de este criterio tienen en la delimitación de especies y géneros contrastándolos con resultados de previos estudios.

8.2 La ancestría del carácter vegetativo, ramas laterales con tricoblastos separados en segmentos internodales o en segmentos sucesivos.

En el género *Polysiphonia* hay tricoblastos que surgen o se encuentran en las ramas laterales del talo; existen dos disposiciones en los que se les puede encontrar, ya sea en segmentos sucesivos o bien separados por uno o más segmentos internodales, éstos al caer dejan cicatrices celulares persistentes en el punto de fijación (Senties, 1993) facilitando la descripción del carácter aún cuando son maduras.

En la Figura 12 observamos la reconstrucción del carácter ancestral ya mencionado y podemos observar que de ambos estados de carácter el nodo plesiomórfico es el que se caracteriza por poseer ramas laterales con tricoblastos separados por uno o más segmentos internodales, aún para el nodo más antiguo que origina todo el clado. Además para los tres grupos *Neosiphonia*, *Polysiphonia* y *Multipericentral*, los nodos ancestrales

son los mismos con la diferencia que en el grupo *Polysiphonia* hay una tendencia para poseer tricoblastos en segmentos sucesivos en las especies *Polysiphonia macrocarpa* y *P. atlantica*. En el grupo Multipericentral, *P. fucooides* presenta este carácter aún cuando su nodo ancestral no lo contiene. De igual manera este estado se presenta en el grupo *Neosiphonia* en las especies *P. pernacola* y *P. sertularioides* (Figura 12).

Para el estudio de Choi *et al.* (2001) este carácter evoluciona en paralelo entre el grupo *Neosiphonia* y el grupo Multipericentral y una más con la especie *Dasya baillouviana*. En Stuercke y Freshwater (2008) es un carácter que evoluciona en paralelo entre las especies que derivan en *Neosiphonia harveyi* y las que dan origen a *P. breviararticulata*. Por otro lado, en la Figura 12 del presente estudio, en este carácter el nodo plesiomórfico así como la mayoría en las ramas terminales corresponde a la presencia de tricoblastos separados por uno o más segmentos internodales y no por una evolución en paralelo sino por una diversificación temprana y con pocos cambios de divergencia que llevaron a ésta característica a predominar en los tres grupos; sin embargo, en el nodo que deriva en *Polysiphonia atlantica* y *P. macrocarpa* se puede observar una mayor diversificación hacia tricoblastos en segmentos sucesivos. Esto podría explicar que solamente en algunas especies esta estructura morfológica diversifica más rápido (Figura 12), sobre todo en especies del grupo *Polysiphonia* en el cual se propone evaluar los ejemplares de las anteriores especies para realizar estudios sobre tasas de diversificación entre ambas así como propuestas en estudios de genética de poblaciones.

8.3 El reconocimiento del Grupo Multipericentral y el caso de *Vertebrata lanosa* en el número de células pericentrales.

El número de células pericentrales ha caracterizado la taxonomía del grupo desde las primeras descripciones de Hollenberg hace aproximadamente 50 años, además de ser el más diverso en cuanto a esta característica alrededor del mundo (Stuercke y Freshwater, 2008).

En el estudio de Choi *et al.* (2001) se reconoce al grupo Multipericentral combinando datos moleculares con anatómicos en un análisis de parsimonia, e incluyen a las siguientes especies como parte de este grupo: *Boergeseniella fruticulosa*, *Enellitosiphonia stimpsonii*, *Polysiphonia nigra*, *Polysiphonia fucooides* y *Vertebrata lanosa*. En dicho estudio ellas comparten una importante sinapomorfía, el hecho de tener más de cinco células pericentrales; sin embargo puntualiza que es un carácter que evoluciona en

paralelo con *Polysiphonia virgata* que en su trabajo es considerada como miembro del grupo *Neosiphonia*.

En la Figura 13 podemos omitir la evolución en paralelo por una divergencia temprana del número de células pericentrales dentro del nodo que diversifica al grupo *Neosiphonia* del Multipericentral, pero lo más interesante es observar las posibles y rápidas tasas de cambio que existen entre los tres estados de carácter en el grupo *Neosiphonia*. Esto lleva consigo otra interpretación al trabajo de Choi *et al.* (2001), es decir, a pesar que más de cinco células pericentrales caracterizan al grupo Multipericentral identificando especies y por tanto delimitando géneros, muy probablemente tendremos algunas que presenten esta característica y no pertenezcan al grupo Multipericentral, como en este estudio *Neosiphonia howei* y *Polysiphonia schneideri* presentan esta característica (Figura 13). De aquí la importancia en el mapeo de un carácter para proveer futuras investigaciones sobre convergencias evolutivas con caracteres morfológicos, por tanto, sí puede ser una característica morfológica que agrupa a la mayoría de especies dentro del grupo Multipericentral, pero no es única y fácilmente interpretada por las claves taxonómicas debido a que molecularmente pueden ser otras especies las que presentan ésta diagnosis.

Respecto al estudio de Stuercke y Freshwater (2008), caracteres como ausencia de corticación; forma de las ramas laterales adventicias (lineares y lanceoladas); así como el crecimiento de ramas erectas que se originan de los rizoides basales, evolucionan en paralelo respecto a *Polysiphonia fucoides* con *P. breviararticulata* y *P. denudata*. Para analizar este caso, se puede decir, que aún teniendo una serie de características que definen al grupo Multipericentral por el método de parsimonia, muchos de estos estados de carácter como el de ausencia de corticación, es una diagnosis que en las claves taxonómicas es uno de los primeros criterios que funcionan para delimitar una especie, ya que algunos miembros del grupo *Polysiphonia* también carecen de células corticales, por tanto, recurrimos al mismo problema de identificación.

Independientemente de las características taxonómicas que identifican a *Vertebrata lanosa* es interesante resumir que es una especie simbiote del alga parda *Ascophyllum nodosum*, además de interactuar con el hongo también parásito *Mycophycias ascophylli* (Garbary *et al.*, 2005). Estas interacciones abren paso a estudios de coevolución entre especies, así como de biogeografía y especiación, debido a que esta alga se encuentra en el Atlántico noroeste restringiendo a la vez la distribución de sus parásitos. El resto de

las especies del grupo Multipericentral se encuentran de igual manera distribuidas, es decir, en el Atlántico noroeste, dando un enfoque distinto para solucionar los problemas taxonómicos de este grupo.

8.4 La ausencia de células corticales una posible diversificación ancestral

En este trabajo, la mayoría de las especies estuvieron caracterizadas por la ausencia de células corticales que rodean a las células pericentrales de talo, sin embargo el nodo más ancestral que diversifica a los tres grupos tiene como característica la presencia de estas células (Figura 14).

Cabe destacar que para Choi *et al.* (2001) la presencia de corticación de células que define al grupo *Neosiphonia* evoluciona en paralelo con especies del grupo Multipericentral, con excepción de *Neosiphonia savatieri* la cual no presenta células corticales. En el estudio de Stuercke y Freshwater (2008) las células corticales se presentaron en sólo tres de los nueve ejemplares que se definen como *Polysiphonia breviarticulata*, y en todos aquellos bajo el nombre de *Neosiphonia harveyi*, las cuales sumadas al estudio de Choi *et al.* (2001) evolucionarían en paralelo con Multipericentral y *Polysiphonia*.

En la Figura 14 del presente estudio observamos que sólo dos especies del grupo *Neosiphonia* presenta corticación. *N. bajacali* y *N. echinata*; sin embargo el nodo que diversifica en grupo *Polysiphonia*, Multipericentral y *Neosiphonia* presenta el estado de células corticales ausentes, lo que puede indicar que las tasas de cambio en esta característica son recientes. Además para *Neosiphonia howei* no se encontró en la literatura alguna descripción con respecto a la presencia de corticación (Kapraun *et al.*, 1983).

Por otro lado, un dato importante es el que nos menciona Stuercke y Freshwater (2008) basándose en el estudio de Kudo y Masuda (1986), el cual menciona que la presencia de corticación se condiciona al desarrollo de estructuras reproductivas, la cual no siempre se lleva a cabo en especies como *Polysiphonia japonica* y *Polysiphonia akkeshiensis*, evaluadas en aquel trabajo.

Lo que se propone en este estudio es evaluar si el carácter presencia o ausencia de células corticales depende del ciclo de vida y algunas características que condicionan

el desarrollo de *Polysiphonia* o *Neosiphonia*, o si se trata de un caracter que se encuentra evolucionando bajo un contexto evolutivo.

8.5 El arreglo en línea recta de los tetrasporangios una caracter plesiomórfico

De acuerdo al estudio de Choi *et al.* (2001), el arreglo de los tetrasporangios en línea recta es característico del grupo *Polysiphonia*. En este estudio, este mismo caracter es el ancestral y diversificó para el estado en espiral solo en los nodos que representan al grupo *Neosiphonia* y Multipericentral, es decir, el grupo *Polysiphonia* conservó esta característica ancestral a diferencia de los otros dos (Figura 15). Posiblemente sea uno de los puntos morfológicos más fuertes dentro del grupo respecto a los resultados de Choi *et al.* (2001) y los obtenidos en esta reconstrucción.

Evidentemente existen excepciones que ejemplifican uno de los puntos con mayor debate entre la ponderación de caracteres morfológicos vs moleculares. Por ejemplo, las claves taxonómicas tradicionales basadas en morfología, suelen discriminar especies si alguno de los ejemplares que se observa no tiene la característica diagnóstica descrita en determinada línea. Si esto fuera así, según estas tendencias, especies que no tienen tetrasporangios en espiral tales como *P. schneideri*, *P. pernacola* y *P. sertularioides* (Figura 15) estarían directamente fuera del grupo que las contiene, en este caso *Neosiphonia* y serían colocadas dentro del grupo *Polysiphonia*. Sin embargo, este mismo grupo comparte un nodo ancestral que corresponde con el arreglo en espiral para todo el grupo, dándonos como ejemplo que aunque los caracteres morfológicos difieran entre especies del mismo conjunto, estos mismos pueden estar presentes aún cuando la mayoría del conjunto no las presenten (Figura 15).

Sin embargo, respecto a los estudios de Stuercke y Freshwater (2008) y Choi *et al.* (2001), la característica de tetrasporangios en línea recta es un caracter fuertemente ilustrativo para identificar especies de *Polysiphonia*, aún cuando en sus estudios evoluciona en paralelo con el grupo *Neosiphonia*. Para este trabajo, la diversificación en el nodo que explica la divergencia entre *Polysiphonia* y *Neosiphonia* se puede interpretar como uno de los más fuertes para decir que los tetrasporangios en línea recta son característicos en *Polysiphonia* y los tetrasporangios en espiral son de *Neosiphonia* aún cuando *P. schneideri*, *P. pernacola*, *P. sertularioides* y *N. howei* son la excepción, posiblemente por la expresión de esos mismos caracteres ancestrales al momento de la

diversificación. Es decir, de acuerdo a los trabajos previos y del presente estudio se propone que sea una característica morfológica distintiva para ambos géneros.

8.6 El tipo de conexión entre rizoides y células pericentrales y la tendencia en conexión abierta del Grupo *Polysiphonia*

En la Figura 16 podemos observar que los cambios entre los estados de carácter que representan el tipo de conexión entre rizoides y las células pericentrales son los más diversos respecto a los anteriores árboles que reconstruyen los caracteres ancestrales antes discutidos. El nodo ancestral que divide al grupo *Polysiphonia* de *Neosiphonia* y el grupo Multipericentral tiene ambos estados de carácter: rizoides en conexión abierta y cerrada con las mismas probabilidades para diversificarse en los grupos antes mencionados; sin embargo el estado de carácter que representa al grupo *Polysiphonia* presenta rizoides en conexión abierta; el grupo Multipericentral con algunos cambios repentinos pero tendiendo a rizoides en conexión cerrada con la excepción de *Vertebrata lanosa*, misma que en el estudio de Choi *et al.* (2001) evoluciona en paralelo con el grupo *Polysiphonia*.

Un dato muy interesante es el que representa al nodo que diversifica en *Neosiphonia*, si observamos la Figura 16 notaremos que este grupo parece dividirse en dos, uno con las especies: *Neosiphonia pentamera*, *N. tongatensis*, *N. ferulacea*, *Polysiphonia pseudovillum*, *P. schneideri* y *P. homoi*a para la característica de rizoides en conexión cerrada con la excepción de la especie *N. bajacali*. El siguiente grupo con las especies: *P. binneyi*, *P. havanensis*, *P. pernacola* y *P. sertularioides* con la característica de rizoides en conexión cerrada excepto *N. echinata* y *P. anomala*. Esto quiere decir que es de los caracteres con mayor grado de diversificación en el presente trabajo, posiblemente por ser una de las estructuras más importantes ecológicamente hablando por su función de fijarse al sustrato o a otras superficies sólidas.

En el estudio de Stuercke y Freshwater (2008), la conexión cerrada entre los rizoides y las células pericentrales está presente en el género *Neosiphonia* y en todos los ejemplares que identifican como *Polysiphonia atlantica*, así como en *Polysiphonia breviararticulata*, *P. denudata* y *P. fucooides*. Esta última especie mencionada es presentada en Choi *et al.* (2001) dentro del grupo Multipericentral, misma que evoluciona en paralelo con el grupo *Polysiphonia*.

En el presente estudio más que decir que evolucionan en paralelo se interpreta que el grupo *Polysiphonia* tiende a tener rizoides en conexión abierta con excepción de *N. howei*. Por otro lado que el grupo *Neosiphonia* está diversificándose más rápido en dos grupos que representan los dos estados de carácter antes planteados, estos resultados nos indican que es una característica morfológica que puede presentarse en ambos grupos, pero en el grupo *Neosiphonia* tiene cambios evolutivos más frecuentes.

8.7 El caso de *Neosiphonia howei*

Recientemente se han propuesto como características diagnósticas para el género *Neosiphonia* el poseer ramas lateras con tricoblastos sucesivos, rizoides en conexión cerrada por una pared y arreglo en espiral de los tetrasporangios (Kim, 2003)

En Choi *et al.* (2001), el género *Neosiphonia* presenta 4 células pericentrales y de corticación periférica a estas células, además de tener conexiones entre rizoides y células pericentrales separados por una pared, ramas carpogoniales con tres células, ejes de desarrollo espermatangial con dicotomía de tricoblastos fértiles y la presencia de tetrasporangios con arreglo en espiral.

Respecto al carácter de tricoblastos en segmentos sucesivos, en este estudio se menciona que es un carácter ancestral presente en los nodos de los tres grupos de interés (Figura 13) y por lo tanto difícilmente podría ser un carácter diagnóstico suficientemente informativo para diferenciar entre los diferentes grupos.

Respecto a la conexión entre rizoides y células pericentrales en conexión cerrada por una pared, en los trabajos de Choi *et al.* (2001); Stuercke y Freshwater (2008) y en el presente podría ser una característica distintiva del género *Neosiphonia*, así como también los tetrasporangios con arreglo en espiral. Desafortunadamente el carácter ramas carpogoniales con tres células y los ejes de desarrollo espermatangial con dicotomía en tricoblastos fértiles, no pueden ser presentados en el presente trabajo debido a la escasez de información entre las clasificaciones presentes en México y las que actualmente se han registrado en el mundo.

Por otro lado, molecularmente hablando, *Neosiphonia howei* es una especie mayormente relacionada con el grupo *Polysiphonia* a diferencia de las interpretaciones con los resultados morfológicos. Es probable que presentando mayores estudios con esta especie a nivel filogeográfico se resuelva esta incongruencia entre los datos, además de que el

hecho de tratarse de una especie cosmopolita y con un amplio rango de distribución (Guiry y Guiry, 2012) dificulta su interpretación. Se propone resolver su estatus a nivel genético para diferenciar poblaciones y esclarecer de mejor manera la posición de esta especie que ha sido cambiada de *Polysiphonia* al grupo *Neosiphonia*; debido a que morfológicamente sí presenta la mayoría de las características propuestas por Kim (2003), pero que molecularmente no se resuelve en la reconstrucción de caracteres ancestrales.

9. CONCLUSIONES

Este estudio contrasta con trabajos valiosos en el tema, como el de Choi *et al.* (2001), Kim (2003), Kim y Lee (1999), así como en el trabajo de Stuercke y Freshwater (2008) en las diferencias encontradas entre el grupo *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y grupo Multipericentral, aplicando análisis filogenéticos utilizando información morfológica y molecular. La diferencia principal radica en la depuración de datos y la incorporación de caracteres de descripciones en especies mexicanas, así como en la optimización del método bajo un contexto filogenético distinto, con énfasis en la reconstrucción de caracteres ancestrales, presentados y elaborados por Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana, contrastándolo con Máxima Parsimonia en los anteriores estudios.

Por otro lado la reconstrucción de caracteres ancestrales de cada uno de los evaluados en el presente trabajo puntualiza diferentes interpretaciones evolutivas, argumentando la importancia tanto de identificar especies como de ponderar caracteres esenciales para la clasificación en este caso del género *Polysiphonia* con respecto al grupo Multipericentral y *Neosiphonia*, (Ranking vs. Grouping). Por ejemplo en la discusión final del carácter arreglo de los tetrasporangios se llega a la conclusión que podría ser uno de los más importantes para identificar especies de *Polysiphonia* con respecto a otros grupos.

También cabe destacar la importancia del mapeo de un carácter morfológico sobre una filogenia basada en evidencia molecular a diferencia de el mapeo total de caracteres o la evidencia total como en el caso de los análisis Bayesianos,; esta diferencia radica en la resolución que un carácter tiene al presentarse en un nodo de diversificación, ventaja que antecede el método de Máxima Verosimilitud sobre otros métodos tradicionales.

Se destaca entre otras observaciones, que para construir una filogenia basada en caracteres morfológicos falta estandarizar la información y por otro lado incorporarla a

especies registradas en México. Esto es para facilitar el trabajo de revisión y experimentación dentro de un protocolo científico.

Finalmente las clasificaciones basadas en una delimitación robusta de la especie son básicas para el desarrollo de otro tipo de estudios por ejemplo ecológicos, biogeográficos, fisiológicos entre otros en mi opinión por hacer una evaluación filogenética integral con mayor evidencia y respaldo de investigación.

10. PERSPECTIVAS

10.1 Propuesta Filogeográfica

La Figura 17 presentada en el anexo A, representa las distribuciones geográficas de los grupos *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y Multipericentral según Guiry y Guiry (2012). La intención es hacer notar que los tres grupos se congregan en diferentes zonas geográficas con la finalidad de estimular el interés de quienes colectan en ciertas regiones ya sea del Pacífico Mexicano o el Caribe y contribuir en posibles estudios a futuro para análisis de filogeografía con haplotipos del gen *rbcL* de plastidio (ver McIvor *et al.*, 2001), así como de trabajos especializados en ecología de poblaciones y biogeografía, para la delimitación de grupos. Por lo tanto, a partir de este trabajo considero que es importante integrar toda la información disponible del género incluyendo la incorporación de herramientas moleculares y filogenéticas, para nutrir las bases de datos básicas y necesarias en nuestro país. Por tanto desarrollar una biología evolutiva y sólida en el conocimiento del género *Polysiphonia* debido a su importancia ecológica.

11. LITERATURA CITADA

- ADAMS N. (1991). *The New Zealand species of Polysiphonia Greville (Rhodophyta)*. New Zealand Journal of Botany, 1991, Vol. 29: 411-427.
- AGUILAR- ROSAS R, AGUILAR ROSAS L. (2010). *Presencia simultánea de las fases tetrasporangial sobre el mismo talo en Polysiphonia scopolorum var.villum (Rhodomelaceae, Rhodophyta)*. Revista Mexicana de Biodiversidad 81: 187-189.
- CALLEJAS JIMÉNEZ M. (2002). *Macroalgas Bentónicas de las costas de Tabasco y Campeche México*.
- CALLEJAS JIMÉNEZ MARIANA, SENTÍES ABEL, DRECKMAN KURT. (2005). *Macroalgas Bentónicas de Puerto Real, Faro Santa Rosalía y Playa Preciosa, Campeche México, con algunas consideraciones florísticas y ecológicas para el estado*. Hidrobiológica, 15 (1): 89-96.
- CETZ NAVARRO NEIDY PAULINE, ESPINOZA AVALOS JULIO, SENTÍES ABEL, QUAN YOUNG IRENE LIZETTE. (2008). *Nuevos registros de macroalgas para el atlántico mexicano y riqueza florística del Caribe mexicano*. Hidrobiológica, 18 (1): 11-19.
- COLE KATHLEEN M, SHEATH ROBERT G. (1990). *Biology of the Red algae*. Cambridge University Press. Primera Edición 1990. 517pp.
- COLLADO VIDES, GONZÁLEZ GONZÁLEZ J, EXCURRA EZEQUIEL. (1995). *Patrones de distribución ficoflorística en el sistema lagunar de Nichupte, Quintana Roo, México*. Acta Botánica Mexicana, 31:19-32.
- CHO T.O., S. FREDERICQ, S.M. BOO. (2003). *Ceramium inkyuisp.nov.*(Ceramiaceae, Rhodophyta) from Korea: A new species based on morphological and molecular evidence. *Journal of Phycology* 39:236-247.

- CHOI HAN-GU, KIM MYUNG-SOOK, GUIRY MICHAEL D. SAUNDERS GARY W. (2001). Phylogenetic relationships of *Polysiphonia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) and its relatives based on anatomical and nuclear small-subunit rDNA sequence data. *Can. J. Bot.* 79: 1465-1476 (2001).
- DE CLERCK O, LELIAERL F, VERBRUGGEN H, LANE C, CAMPOS J, ANN D, COPPEJANS E. (2006). *A revised classification of the DICTYOTEAE (DICTYOTALES, PHAEOPHYCEAE) based on rbcL and 26S ribosomal DNA sequence analyses.* *Journal Phycology.* 42, 1271-1288.
- DE JONG Y, VANDERGURFF A, STAM W, OLSEN J. (1998). *Studies on Dasyaceae 3. Towards a phylogeny of the Dasyaceae (Ceramiales, Rhodophyta), based on comparative rbcL sequences and morphology.* Submitted (AUG-1988) to the EMBL/GenBank/DDBJ databases.
- DE LUNA E, GUERRERO J, CHEW - TARACENA T. (2005). *Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética.* *Hidrobiológica* 15(3): 351-370.
- DIAZ LARREA J. (2008). *Sistemática molecular del complejo Laurencia (Ceramiales, Rhodophyta) en el Caribe mexicano.* México, 2008. Presentada en la Universidad Autónoma Metropolitana para la obtención de Doctor en Ciencias Biológicas. División de Ciencias Biológicas y de la Salud. 132 páginas.
- DOUZERY E, SNELL E, BAPTESTE E, DELSUC F, PJILIPPE H. (2004). *The timing of eukaryotic evolution: Does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils?* *PNAS*, vol.101, 15386-15391.
- DRECKMAN KURT M., SENTÍES ABEL, PEDROCHE F, CALLEJAS JIMÉNEZ M. (2006). *Diagnóstico Florístico de la Ficología marina bentónica en Chiapas.* *Hidrobiológica*, 16(2): 147-158.

- ENCISO PADILLA I, SERVIERE ZARAGOZA E. *Macroalgas del límite norte del pacífico tropical mexicano*. Biología – Macroalgas, Productividad Primaria, Fitoplancton y Mareas Rojas. INAPESCA.
- FELSENSTEIN, J. (1978). *Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading*. *Systematic Zoology* 27:401-410.
- FRESHWATER W, FREDERICO S, BRADLEY S. BUTLER, HOMMERSAND M, CHASE MARK W. (1994). *A gene phylogeny of the red algae (Rhodophyta) based on plastid rbcL*. *Plant Biology*. Vol. 91, pp. 7281-7285.
- FRESHWATER W, STUERCKE B, KELLY J, PARHAM S Y MAMOOZADEH N. (2010). *Two new Polysiphonia species from the Western Atlantic*. Submitted (JAN-2010) to the EMBL/GenBank/DDBJ databases.
- GACHON C, HEESCH S, KUEPPER F, DORRELL R, ACHILLES DAY U, CAMPBELL C, CLARKE A, FIELD J, PROESCHOLD T, RAD-MENENDEZ C, SAXON R, VESZELOVSZKI A, GONTAREK S, DAY J. (2011). *Barcoding and taxonomic revision of the culture collection for Algae and Protozoa*. Submitted (MAY-2011) to the EMBL/GenBank/DDBJ databases.
- GARBARY D, DECKERT R, HUBBARD C. (2005). *Ascophyllum and its Symbionts. VII. Three- way interactions among Ascophyllum nodosum (Phaeophyceae), Mycophycias ascophylli (Ascomycetes) and Vertebrata lanosa (Rhodophyta)*. *Algae*. Volume 20(4):353-361.
- GONZÁLEZ J. (1987). *Las algas de México. La flora ficológica de México es un proyecto de importancia tanto científica como económica*. Facultad de Ciencias. Revista de Difusión. Vol. 10:16-25.
- GONZÁLEZ-GONZÁLEZ J, GOLD MORGAN M, LEÓN TEJERA H, CANDELARIA CARLOS, LEÓN ÁLVAREZ D, SERVIERE ZARAGOZA E, FRAGOSO D.

- (1996). *Catálogo Onomástico (Nomenclátor) y Bibliografía Indexada de las Algas Bentónicas Marinas de México*. Primera Edición, Universidad Nacional Autónoma de México.
- GONZÁLEZ-ORTEGA J, RAMÍREZ-GARCÍA P, PEDRAZA - VENEGAS K. (2009). *Cambios en la flora Béntica de Arrecife Hornos (Veracruz, México)*. Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, 12(2):59-65.
- GREVILLE R.K. (1823). *Scottish cryptogamic flora, or coloured figures and descriptions of cryptogamic plants, belonging chiefly to the order fungi; and intended to serve as a continuation of English Botany*. Vol. 2 (Fasc. 7-12), Plates 31-60. Edinburgh and London: MacLachlan and Stewart; Baldwin, Craddock and Joy.
- GUIMARAES SILVIA, FUJII MUTUE, PUPO DICLÁ, YOKOYA NAIR. (2004). Reavaliação das características morfológicas e suas implicações taxonómicas no género *Polysiphonia sensu lato* (Ceramiales, Rhodophyta) do litoral dos Estados de São Paulo e Espírito Santo, Brasil. *Revista Brazil. Bot.*, V.27, n.1, p.163-183, jan.-mar. 2004.
- GUINDON S Y GASCUEL O. (2003). *PhyML- A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood*. *Systematics Biology*. 52, 696-704.
- GUIRY, M.D. y GUIRY, G.M. (2012). *Algaebase*. World-Wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Searched on 26 April 2012.
- HATA H, NISHIHIRA M, KAMURA S. (2002). *Effects of habitat-conditioning by the damselfish *Stegastes nigricans* on community structure of benthic algae*. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 280:95-116.

- HATA H, WATANABE K, MAKOTO K. (2010). *Geographic variation in the damselfish-red alga cultivation mutualism in the Indo-West Pacific*. BMC Evolutionary Biology, 10:185.
- HARVEY WILLIAM H. (1853). *Nereis Boreali-Americana: Contributions to a History of the marine Algae of North America*. Smithsonian Contributions to Knowledge.
- HERSHKOVITZ MA, ZIMMER EA, HAHN WJ. (1999). *Ribosomal DNA sequences and angiosperm systematics*. In P.M Hollingsworth, R.M Bateman and R.J. Gornall eds. *Molecular Systematics and Plant evolution* Taylor and Francis, London pp. 268-326.
- HILLIS D y DIXON M. (1991). *Ribosomal DNA: Molecular Evolution and Phylogenetic Inference*. The Quarterly Review of Biology, December 1991, Vol. 66, No. 4.
- HOLDER M, LEWIS P. (2003). *Phylogeny estimation: Traditional and Bayesian Approaches*. Volume 4.
- HOLLENBERG G. (1942). *An account of the Species of Polysiphonia on the Pacific Coast of North America. I. Oligosiphonia* .American Journal of Botany, Vol.29, No. 9 (Nov., 1942), pp 772-785.
- HOLLENBERG G y DAWSON Y. (1961). *Marine red algae of Pacific México*. Part 5. The Genus Polysiphonia. Pacific Naturalist. Contribution from the Beaudette Foundation for Biological Research. 375 pag.
- HOLLENBERG G. (1968). *An account of the species of the Red Alga Polysiphonia of the central and western Tropical Pacific Ocean*. Pacific Science, Vol. XXII, 198-207.
- HOLLENBERG G, NORRIS J. (1977). *The Red Alga Polysiphonia (Rhodomelaceae) in the Northern Gulf of California*. Smithsonian Institution Press.21 pag.

- HOOKEER, J.D. y HARVEY, W.H. (1845). *Algae Novae Zelandiae*; being a catalogue of all of the species of algae yet recorded as inhabiting the shores of New Zealand, with characters and brief descriptions of the new species discovered during the voyage of H.M. discovery ships "Erebus" and "Terror" and of others communicated to Sir W. Hooker by D. Sinclair, the Rev. Colenso, and M. Raoul. *London Journal of Botany* 4: 521-551.
- KAPRAUN D, NORRIS J. (1982). *The Red Alga Polysiphonia Greville (Rhodomelaceae) From Carrie Bow Cay and Vicinity, Belize*. Smithsonian Contributions to the Marine Science.
- KAPRAUN D, LEMUS A, BULA-MEYER G. (1983). *Genus Polysiphonia (Rhodophyta, Ceramiales) in the Tropical Western Atlantic: Colombia and Venezuela. Bulletin of Marine Science, 33(4): 881-898, 1983*
- KEELING P. (2010). *The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids*. Phil. Trans. R. Soc. B (2010) 365, 729- 748.
- KIM, M.S. & LEE, I.K. (1999). *Neosiphonia flavimarina gen. et sp. nov. with a taxonomic reassessment of the genus Polysiphonia (Rhodomelaceae, Rhodophyta)*. Phycology Research 47, 271–281
- KIM, M.-S., MAGGS, C.A., McIVOR, I. & GUIRY, M.D. (2000). *Reappraisal of the type species of Polysiphonia (Rhodomelaceae, Rhodophyta)*. European Journal of Phycology. **35**, 83–92.
- KIM, M. S. (2003). *Taxonomic reassessment of the genus Polysiphonia (Rhodomelaceae, Rhodophyta): Morphology and reproduction of Neosiphonia decumbens and N harlandii*. Algae 18: 107-119.
- KIM M y LIM P. (2008). *Taxonomic notes on Malaysian Neosiphonia and Polysiphonia (Rhodomelaceae, Rhodophyta)*. Taxonomy of Southeast Asian Seaweeds; 33-44.

- KUDO T Y MASUDA M. (1986). *A taxonomic study of Polysiphonia japonica HARVEY and P. akkeshiensis SEGI (Rhodophyta)*. Japanese Journal of Phycology 34:293-310.
- LARKIN M.A, BLACKSHIELDS G, BROWN N.P, CHENNA R, McGETTIGAN P.A, McWILLIAM H, VALENTIN F, WALLACE I.M, WILM A, LOPEZ R, THOMPSON J.D, GIBSON T.J, HIGGINS D.G. (2007). *Clustal W and Clustal X version 2.0*. Bioinformatics, Applications Note. Vol. 23 no. 27, 2947-2948.
- LEWIS P. (2001). *A Likelihood Approach to Estimating Phylogeny from Discrete Morphological Character Data*. Systematics Biology. 50(6):913-925.
- MADDISON, D. R. K.-S. SCHULZ (eds.) 2007. The Tree of Life Web Project. Internet address: <http://tolweb.org>
- MADDISON W.P y MADISSON D.R. (2012). *Mesquite: a molecular system for evolutionary analysis*. Version 2.75. <<http://mesquiteproject.org>>.
- MAGGS C, HOMMERSAND M. (1993). *Seaweeds of the British Isles*. The Natural History Museum, London, 442 pp.
- MAGGS C, VERBRUGGEN H, DE CLERCK O. (2007). *Molecular Systematics of red algae: building future structures on firm foundations*. Capitulo 6 "Unravelling the algae the past, present and future of algal systematics" Editado por Juliet Brodie y Jane Lewis, 377 pp.
- MAMOOZADEH N, FRESHWATER W Y Kelly J. (2010) *Morphological and Molecular Assessment of Polysiphonia sensu lato species (Ceramiales, Florideophyceae) in Panama*. Submitted (JUN-2010) to the EMBL/GenBank/DDBJ databases.
- MAMOOZADEH N, FRESHWATER W. (2011). *Taxonomic notes of Caribbean Neosiphonia and Polysiphonia (Ceramiales, Florideophyceae): five*

- species from Florida, USA and Mexico.* Botánica Marina 54 (2011): 269–292.
- MARTÍNEZ LOZANO S. (1999). *Flora ficológica marina de Tamaulipas.* Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Biológicas.
- MATEO-CID L, MENDOZA - GONZÁLEZ C, AGUILAR-ROSAS R, AGUILAR-ROSAS L. (2006). *Algas Marinas Bentónicas de Puerto Peñasco, Sonora México.* Hidrobiológica, 16(3): 45-65.
- McIVOR LYNNE, MAGGS C, PROVAN JIM, STANHOPE J. (2001). *rbcL Sequences Reveal Multiple Cryptic Introductions of the Japanese red algae Polysiphonia harveyi.* Molecular Ecology 10, 911-919.
- MEÑEZ E. (1964). *The Taxonomy of Polysiphonia in Hawaii.* Pacific Science, Vol. XVIII, 207-222.
- MORDEN C, DELWICHE C, KUHSEL M, PALMER J. (1992). *Gene phylogenies and the endosymbiotic origin of Plastids.* ByoSystems, 28.75-90.
- NAGY L, URBAN A, ORSTADIUS L, PAPP T, LARSSON E, VÁGVOLGYI C. (2010). *The Evolution of autodigestion in the mushroom family Psathyrellaceae (Agaricales) inferred from Maximum Likelihood and Bayesian methods.* Molecular Phylogenetics and Evolution: 57. 1037-1048.
- NAM, K.W., MAGGS C, L. McIVOR y M.J. STANHOPE. (2000). *Taxonomy and phylogeny of Osmundea (Rhodomelaceae, Rhodophyta) in Atlantic European.* Journal of Phycology. 36: 759-772.
- ORTEGA M, GODÍNEZ J, GARDUÑO SOLÓRZANO G. (2001). *Catálogo de Algas Bénticas de las Costas Mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe.* Primera Edición. Universidad Nacional Autónoma de México.

- PAGEL M. (1999). *The maximum Likelihood approach to reconstructing Ancestral character states of discrete characters on Phylogenies*. Systematic Biology. 48(3): 612-622.
- POSADA D Y CRANDALL K.A. (1998). *MODELTEST: Testing the model of DNA substitution*. Bioinformatics 14, 817-818.
- PEDROCHE F, SENTÍES ABEL. (2003). *Ficología marina Mexicana. Diversidad y Problemática actual*. Hidrobiológica, 13 (1): 23-32.
- PHILLIPS, L. (2003). *A re-assessment of the red algal genus Lenormandiopsis, including the description of Aneurianna gen. nov. (Rhodomelaceae, Ceramiales)*. Submitted (FEB-2003) to the EMBL/GenBank/DDBJ databases.
- RAGAN M, BIRD C, RICE E, GUTELL R, MURPHY C, SINGH R. (1994). *A molecular phylogeny of the marine red algae (Rhodophyta) based on the nuclear small-subunit rRNA gene*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 91, pp.7276-7280. Plant Biology.
- RONQUIST F, HUELSENBECK JP, van der Mark P. (2005). *MrBayes 3.1 Manual. Versión del 26/05/2005*.
- SÁNCHEZ ZAMORA L. 2009. *Riqueza y composición de macroalgas de la comunidad coralina de Bahía "El violín", Huatulco, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- SAUNDERS G, HOMMERSAND M. (2004). *Assessing Red Algal Supraordinal Diversity and Taxonomy in the Context of Contemporary Systematic Data*. American Journal of Botany 91(10):1494-1507.
- SENTÍES ABEL. (1985). *Estudio Florístico Preliminar de la Familia Rhodomelaceae (Ceramiales, Rhodophyta) en la Costa de Michoacán, México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- SENTÍES ABEL. (1993). *Evaluación Taxonómica del Género Polysiphonia Greville (Ceramiales, Rhodophyta) En el Pacífico Tropical Mexicano*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- SERVIERE-ZARAGOZA E, RIOSMENA-RODRIGUEZ R, LEÓN TEJERA H, GONZÁLEZ GONZÁLEZ J. (2007). *Distribución espacial de macroalgas marinas en las islas Revillagigedo, México*. *Ciencia y Mar*, XI (31): 3-13.
- STAMATAKIS A. (2006). *RAxML- VI-HPC: maximum likelihood based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models*. *Bioinformatics* 22, 2688-2690.
- STUERCKE B, FRESHWATER W. (2008). *Consistency of morphological characters used to delimit Polysiphonia sensu lato species (Ceramiales, Florideophyceae): analyses of North Carolina, USA specimens*. *Phycologia* Volume 47(6), 541-559.
- STUERCKE B, FRESHWATER W. (2010). *Two new species of Polysiphonia (Ceramiales, Florideophyceae) from the western Atlantic*. *Botánica Marina* 53 (2010): 301-311.
- SWOFFORD D.I. (2002). *PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods)* Version 4.0. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- VERBRUGGEN H, MAGGS C, SAUNDERS GARY W, GALL LINE L, YOON HWAN S, DE CLERCK O. (2010). *Data mining approach identifies research priorities and data requirements for resolving the red algal tree of life*. *BMC Evolutionary Biology* 2010, 10:16.
- YANG Z. (1994). *Maximum Likelihood Phylogenetic Estimation from DNA Sequences with Variable Rates over Sites: Approximate Methods*. *Journal Molecular Evolution*. (39):306-314.

YOON H. S, HACKETT J, CINIGLIA C, PINTO GABRIELE, BHATTACHARYA D. (2004). *A Molecular Time Line for the Origin of Photosynthetic Eukaryotes*. *Molecular Biology and Evolution*. 21 (5):809-818.

YOON H. S, MULLER KIRSTEN. M, SHEATH R. G, OTI FRANKLYN. D, BHATTACHARYA D. (2006). *Defining the Major Lineages of Red Algae (Rhodophyta)*. *Journal Phycology*. 42, 482-492.

YOON H. S, ZUCCARELLO G, BHATTACHARYA D. (2010). *Evolutionary History and Taxonomy of Red Algae*. *Red Algae in the Genomic Age, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*; Springer Science 13, 25-42.

ZUCCARELLO G, MOON D, GOFF L. (2004). *A Phylogenetic study of parasitic genera placed in the Family Choreocolacaceae (Rhodophyta)*. Submitted (MAY-2004) to the EMBL/GenBank/DDBJ databases.

ZUCCARELLO G Y WEST J. (2005). *Molecular phylogeny of the subfamily Bostrychioideae (Ceramiales, Rhodophyta): Removal of Stictosiphonia and nomenclatural changes within Bostrychia*. Submitted (FEB-2005) to the EMBL/GenBank/DDBJ databases.

ANEXO A

Propuesta filogeográfica de los grupos *Polysiphonia*, *Neosiphonia* y Multipericentral en el mundo

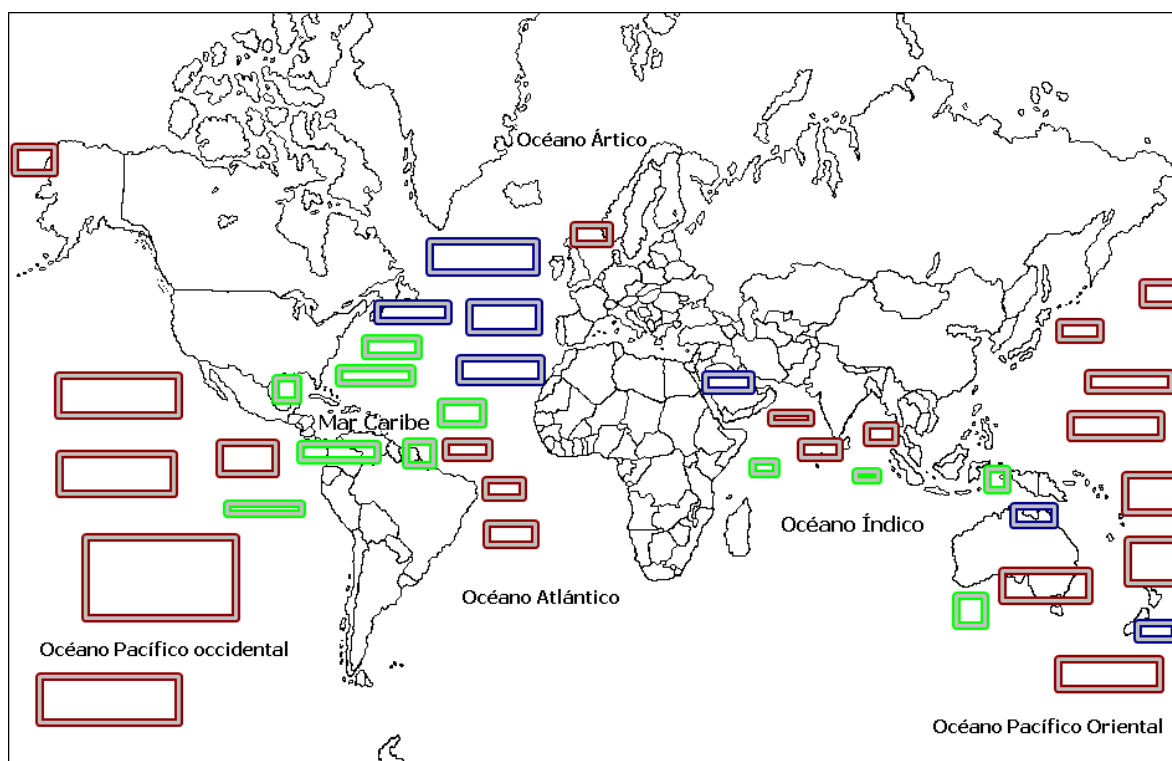


Figura 17. Se muestra las siguientes distribuciones geográficas de los tres grupos de estudio: *Polysiphonia* mostrado en rojo (Océano Pacífico occidental y Oriental, mares de Nueva Zelanda y Australia, regiones del Océano Índico, mares del Norte de Europa algunas zonas del Atlántico Africano y Sudamericano, Pacífico Mexicano y zonas de Océano Ártico de Alaska). *Neosiphonia* mostrado en verde (Principalmente regiones del Mar Caribe, Océano Índico; así como algunas islas de Indonesia o Pacífico Oriental). Grupo Multipericentral mostrado en azul (Océano Atlántico del Norte, Mar de Nueva Zelanda y Australia y algunas regiones de Asia Menor). Se nota una mayor distribución del género *Polysiphonia* a comparación de los otros grupos, por otra parte se propone al mismo como centro de especiación y diversificación (Distribuciones basadas en Guiry y Guiry, 2012).