



Acta Botanica
Mexicana

Análisis morfométrico de cinco especies del complejo *Gracilaria mammillaris* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en el Atlántico mexicano

Morphometric analysis of five species of the *Gracilaria mammillaris* complex (Gracilariaceae, Rhodophyta) in the Mexican Atlantic

Martha Isabel Vilchis^{1,2,3} , Kurt M. Dreckmann¹ , Abel Senties¹ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: El complejo *Gracilaria mammillaris* es un conjunto de especies de algas rojas cuya identificación resulta complicada debido al reducido número de caracteres morfológicos que las delimitan. Esta problemática se acentúa cuando se encuentran distribuidas en una misma región. El objetivo del presente estudio fue determinar, mediante análisis morfométricos, la existencia de caracteres que permitan la delimitación de cinco especies del complejo *Gracilaria mammillaris* en el Atlántico mexicano.

Métodos: Veinticuatro caracteres morfométricos de cinco especies del complejo *Gracilaria mammillaris* fueron sometidos a un análisis de componentes principales para evaluar la existencia de un patrón de variación morfológica. Los componentes resultantes fueron analizados mediante un NP-MANOVA. Se calculó y graficó la media aritmética y los intervalos de confianza para los caracteres con un mayor peso en la discriminación. Se realizó un análisis de agrupamiento UPGMA para sustentar los resultados anteriores.

Resultados clave: Los análisis mostraron que la única especie del complejo que se segregó fue *Gracilaria curtissiae*, el resto no mostraron diferencias significativas entre ellas. En promedio, el largo y ancho de las células corticales de la porción media del talo fueron más grandes en *G. curtissiae* que en las otras; y el largo y ancho de las células medulares en la porción media del talo resultaron ser en promedio más pequeñas en *G. curtissiae* que en los demás miembros del complejo. El análisis de agrupamiento sustentó los resultados anteriores.

Conclusión: Un proceso de especiación en curso podría ser la respuesta a que las propiedades morfológicas de cuatro de las cinco especies estudiadas aún no sean distinguibles, pero sí las filogenéticas. Análisis futuros de reloj molecular y filogeográficos permitirán entender mejor el estado de divergencia en el que se encuentran estos taxones.

Palabras clave: algas rojas, discriminación, especies crípticas, morfometría.

Abstract:

Background and Aims: The *Gracilaria mammillaris* complex is a group of red algae, whose identification is complicated due to the small number of morphological characters that delimit them. This problem is accentuated when they are distributed in the same area. The aim of this work was to determine, through morphometric analysis, the existence of characters that allow and facilitate the delimitation of five species of the *Gracilaria mammillaris* complex in the Mexican Atlantic.

Methods: Twenty-four morphometric characters of five species of the *Gracilaria mammillaris* complex were subjected to a principal component analysis, to evaluate the existence of a pattern of morphological variation between species. The resulting components were analyzed by means of a NP-MANOVA. The arithmetic means and confidence intervals for the characters with a greater weight in discrimination were calculated and plotted. A UPGMA clustering analysis was performed to support these results.

Results: The analyses showed that the only species in the complex that differs was *Gracilaria curtissiae*, the rest did not show significant differences between them. On average, the length and width of the cortical cells of the medium portion of the thallus were larger in *G. curtissiae* than in the other species; and the length and width of the medullary cells in the medium portion of the thallus proved to be on average smaller in *G. curtissiae* than in the other species of the complex. Clustering analysis supports the previous results.

Conclusions: An ongoing speciation process could be the answer to the fact that the morphological proprieties of most of the studied species are not yet distinguishable, but the phylogenetic ones are. Future molecular clock and phylogeographic analyses will allow a better understanding of the state of divergence in which these taxa are found.

Key words: cryptic species, discrimination, morphometrics, red algae.

¹Universidad Autónoma de Yucatán, Departamento de Biología Marina, 97000 Mérida, México.

²Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Departamento de Hidrobiología, Apdo. postal 55-535, 09340 Cd. Mx., México.

³Autor para la correspondencia: miva.uam@gmail.com

Recibido: 12 de diciembre de 2021.

Revisado: 2 de marzo de 2022.

Aceptado por Rosario Redonda-Martínez: 18 de abril de 2022.

Publicado Primero en línea: 3 de mayo de 2022.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 129(2022).

Citar como: Vilchis, M. I., K. M. Dreckmann y A. Senties. 2022. Análisis morfométrico de cinco especies del complejo *Gracilaria mammillaris* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en el Atlántico mexicano. Acta Botanica Mexicana 129: 2007. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.2007>



Este es un artículo de acceso abierto
bajo la licencia Creative Commons 4.0
Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

El género *Gracilaria* Greville es el grupo de algas rojas con mayor número de especies reportadas y el más estudiado dentro de la familia Gracilariaceae. Su historia taxonómica ha sido sumamente complicada, debido a que la identificación morfológica de sus representantes se basa en pocos caracteres diagnósticos y estos, muchas veces, se superponen entre ellos (Dreckmann, 2012). Consecuentemente, han surgido diversas agrupaciones de especies crípticas que solo han podido identificarse molecularmente. Tal es el caso del complejo *Gracilaria mammillaris*, que involucra a todas las especies planas del género distribuidas en el Atlántico americano, cuya identificación morfológica resulta aún más difícil si se considera que la distribución geográfica de la mayoría de sus integrantes coincide en algunas regiones (Gurgel y Fredericq, 2004; Gurgel et al., 2004; Dreckmann, 2012). En las costas del Atlántico mexicano presentan esta problemática cinco especies del complejo *Gracilaria mammillaris*: *Gracilaria mammillaris* (Montagne) M. Howe, *G. flabelliformis* (P. Crouan & H. Crouan) Fredericq & Gurgel, *G. occidentalis* (Børgesen) M. Bodard, *G. suzanneae* L.P. Soares, C.F.D. Gurgel & M.T. Fujii y *G. curtissiae* J. Agardh. Todas ellas, con excepción de *Gracilaria mammillaris*, han sido caracterizadas molecularmente para el área; sin embargo, aún no existen trabajos morfológicos que complementen detalladamente la diferenciación (Dreckmann, 2002, 2012; Gurgel y Fredericq, 2004; Gurgel et al., 2004).

Para la resolución de problemas taxonómicos como el expuesto anteriormente, los análisis de morfometría han demostrado ser muy útiles. Estos complementan las descripciones morfológicas cuantificando la variabilidad de las formas de cualquier carácter y la evalúan estadísticamente evidenciando la existencia, o no, de diferencias entre dos o más grupos taxonómicos (Umpfrey, 1996; Calle et al., 2008; Toro et al., 2010; Navia et al., 2015). Particularmente para las especies del complejo *Gracilaria mammillaris* no hay trabajos de esta índole. Sin embargo, dentro de la familia Gracilariaceae existen antecedentes en donde con análisis morfométricos se han encontrado eficazmente caracteres que discriminan especies de complejos crípticos aún en simpatría; en ellos se destaca la importancia de las estructuras vegetativas en tal delimitación (Vilchis et al., 2019, 2020).

En consecuencia, el objetivo del presente estudio fue determinar, mediante análisis morfométricos, la existencia de caracteres que permitan la delimitación de cinco especies del complejo *Gracilaria mammillaris* en el Atlántico mexicano.

Material y Métodos

Área de estudio

El Atlántico mexicano está conformado por parte del Golfo de México y el Mar Caribe (Fig. 1). El primero abarca desde Tamaulipas hasta la costa central del estado de Yucatán; mientras que el segundo baña con sus aguas la parte noreste de Yucatán y todo el estado de Quintana Roo. La temperatura superficial del agua de este cuerpo oceánico oscila entre 24-25 °C en invierno y 28-29 °C en verano (Caso et al., 2004). En cuanto al sustrato, en el Golfo de México se pueden encontrar arenas mixtas, limos, arcillas y arenas calcáreas; mientras que la parte del Caribe está formada de calizas coralíferas y sedimentos carbonatados, susceptibles a la erosión hídrica (Caso et al., 2004).

Bióticamente el Atlántico mexicano se caracteriza por su gran diversidad filogenética; principalmente el noreste de la Península de Yucatán representa el encuentro de dos biotas de diferente origen biogeográfico. Esta diversidad podría ser consecuencia de la riqueza de ambientes costeros en la zona y su particular historia geológica y biogeográfica (Núñez-Resendiz et al., 2016; Hernández et al., 2017; Vilchis et al., 2018).

Obtención de muestras

El material biológico analizado en el presente estudio corresponde a ejemplares depositados en la Colección de Macroalgas Marinas del Herbario Metropolitano (UAMIZ, acrónimo según Thiers, 2021) de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa (Cuadro 1).

En total se analizaron 37 ejemplares, de los cuales 15 corresponden a *Gracilaria mammillaris*, ocho a *G. flabelliformis*, seis a *G. occidentalis*, cuatro a *G. suzanneae* y cuatro a *G. curtissiae*. La mayoría de los especímenes han sido identificados molecularmente en los trabajos de Vilchis et al. (2021) y Hernández (2022), con excepción de los 15 representantes de *G. mammillaris* que, dada la coincidencia morfológica con el complejo de especies estudia-





Figura 1: Mapa de la República Mexicana, indicando las localidades del Atlántico mexicano donde fueron colectados los ejemplares del complejo *Gracilaria mammillaris* analizados. 1. Playa Paraíso, Veracruz; 2. Playa Mocambo, Veracruz; 3. Puerto Real, Campeche; 4. Kilómetro 33, Campeche; 5. Sabancuy, Campeche; 6. Bahía Tortugas, Campeche; 7. Punta Xen, Campeche; 8. Playa Bonita, Campeche; 9. Xcalacoco, Quintana Roo; 10. Playa 88, Quintana Roo; 11. Playa del Carmen, Quintana Roo.

Cuadro 1: Referencias de los ejemplares de herbario depositados en la Colección de Macroalgas Marinas del Herbario Metropolitano (UAMIZ), provenientes del Atlántico mexicano y analizados en este estudio. Cada número de herbario contiene varios duplicados, los cuales se indican entre paréntesis en la segunda columna (n). *Identificados molecularmente por Vilchis et al. (2021) y Hernández (2022).

Especie	Número de herbario (n)	Localidades en México
<i>Gracilaria</i> cf. <i>mammillaris</i> (Montagne) M. Howe	UAMIZ-761(2)	Playa Mocambo, Veracruz
	UAMIZ-956(3)	Puerto Real, Campeche
	UAMIZ-900(1)	Playa Paraíso, Veracruz
	UAMIZ-1371(2)	Bahía Tortugas, Campeche
	UAMIZ-672(2)	Playa del Carmen, Quintana Roo
	UAMIZ-958(2)	Sabancuy, Campeche
	UAMIZ-936(2)	Sabancuy, Campeche
	UAMIZ-990(1)	Playa Bonita, Campeche
<i>Gracilaria flabelliformis</i> (P. Crouan & H. Crouan) Fredericq & Gurgel	UAMIZ-1405(1)	Xcalacoco, Quintana Roo
	UAMIZ-1406(1)*	Kilómetro 33, Campeche
	UAMIZ-1369(1)*	Kilómetro 33, Campeche
	UAMIZ-1407(1)*	Playa 88, Quintana Roo
	UAMIZ-1408(1)*	Playa Paraíso, Veracruz
	UAMIZ-1409(2)*	Bahía Tortugas, Campeche
	UAMIZ-1378(1)*	Bahía Tortugas, Campeche
<i>Gracilaria occidentalis</i> (Børgesen) M. Bodard	UAMIZ-1410(2)*	Kilómetro 33, Campeche
	UAMIZ-1381(4)*	Punta Xen, Campeche
<i>Gracilaria suzanneae</i> L.P. Soares, C.F.D. Gurgel & M.T. Fujii	UAMIZ-1377(4)*	Punta Xen, Campeche
<i>Gracilaria curtissiae</i> J. Agardh	UAMIZ-1411(4)*	Bahía Tortugas, Campeche

do que gira en torno a este nombre, serán tratados como *Gracilaria cf. mammillaris*. Las localidades de donde provienen estos especímenes se muestran en la **figura 1**; el mapa fue realizado con el programa QGIS v. 3.22 (Quantum GIS Development Team, 2021), y algunos hábitos de las cinco especies que integran el complejo se muestran en la **figura 2**, cuyas fotografías se tomaron con una cámara Nikon Coolpix B500 (Nikon Corporation, Tokio, Japón).

Preparación de muestras

Del talo de cada ejemplar se extrajeron tres fragmentos de aproximadamente 4 mm de longitud: uno de la porción apical, otro de la porción media y el último de la porción basal (Fig. 3A). Los fragmentos fueron hidratados con agua du-

rante 30 minutos y fijados en FAA (formaldehído-alcohol-acético-agua) por tres días para endurecer el tejido y evitar su deformación en los procesos siguientes. Sobre cada fragmento, en un micrótopo de ultracongelación Leica CM 1510-3 (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania) a -20 °C, se realizaron cortes transversales de 10 µm de ancho. Estos fueron colocados en un portaobjetos y sometidos al siguiente tren de tinción y montaje: 1) hidratación con etanol al 95, 80, 75 y 50% durante cinco minutos en cada uno, 2) tinción con verde rápido concentrado durante dos horas, 3) deshidratación con etanol al 30, 50, 75 y 100% durante cinco minutos en cada uno, y un minuto en alcohol terbutílico al 100%, 4) montaje de muestras en Entellan (López-Curto et al., 2005).

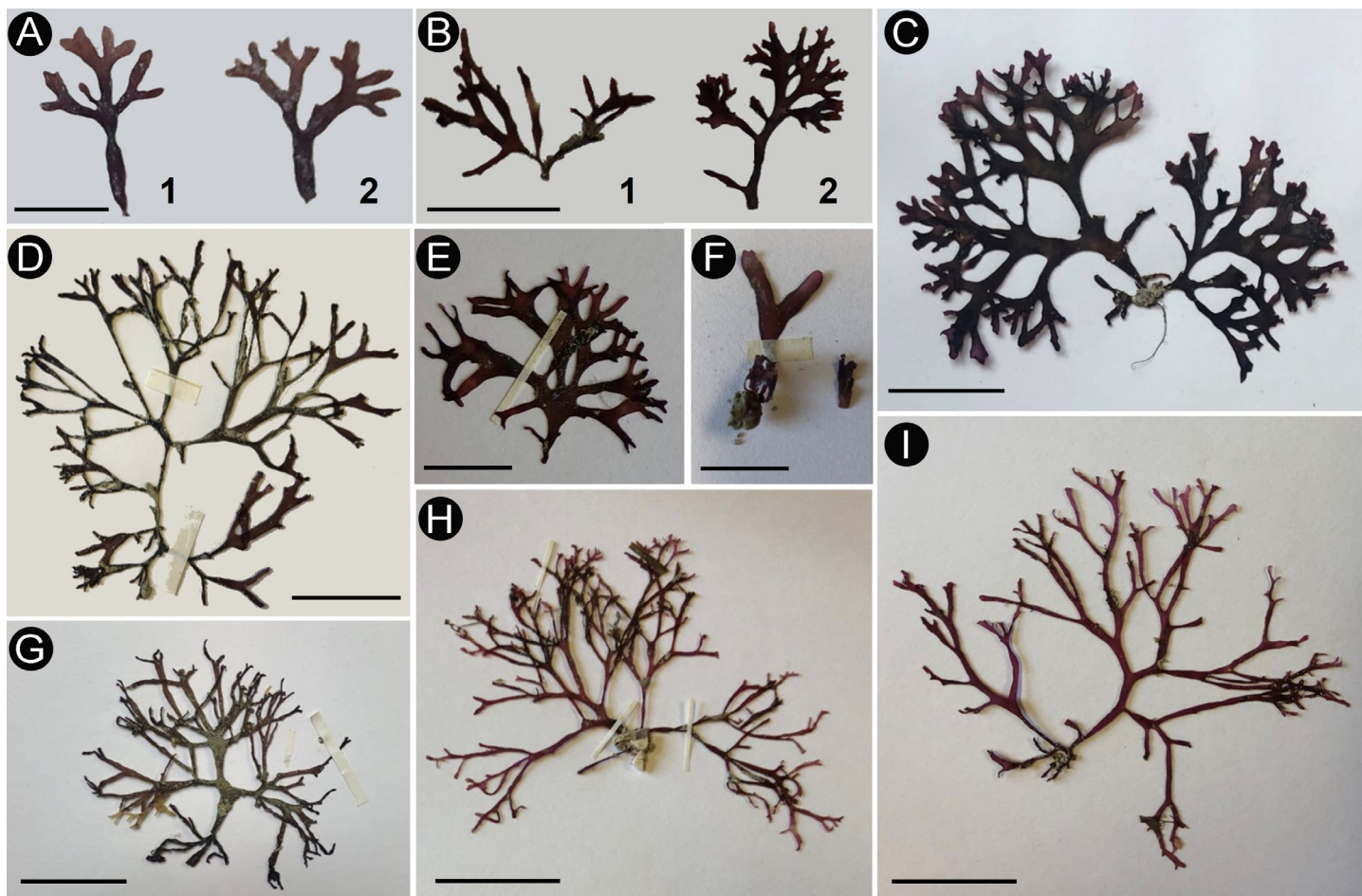


Figura 2: Especies del complejo *Gracilaria mammillaris* analizadas y recolectadas en el Atlántico mexicano. A1, A2. *Gracilaria cf. mammillaris* (Montagne) M. Howe de Playa del Carmen, Quintana Roo, escala: 2 cm; B1, B2. *Gracilaria cf. mammillaris* de Playa Mocambo, Veracruz, escala: 3 cm; C. *Gracilaria flabelliformis* (P. Crouan & H. Crouan) Fredericq & Gurgel de Xcalacoco, Quintana Roo, escala: 3 cm; D. *Gracilaria flabelliformis* de Bahía Tortugas, Campeche, escala: 4 cm; E. *Gracilaria flabelliformis* de Playa 88, Quintana Roo, escala: 4 cm; F. *Gracilaria curtissiae* J. Agardh de Bahía Tortugas, Campeche, escala: 4 cm; G. *Gracilaria suzanneae* L.P. Soares, C.F.D. Gurgel & M.T. Fujii de Punta Xen, Campeche, escala: 4 cm; H. *Gracilaria occidentalis* (Børgesen) M. Bodard de kilómetro 33, Campeche, escala: 3 cm; I. *Gracilaria occidentalis* de kilómetro 33, Campeche, escala: 3 cm.

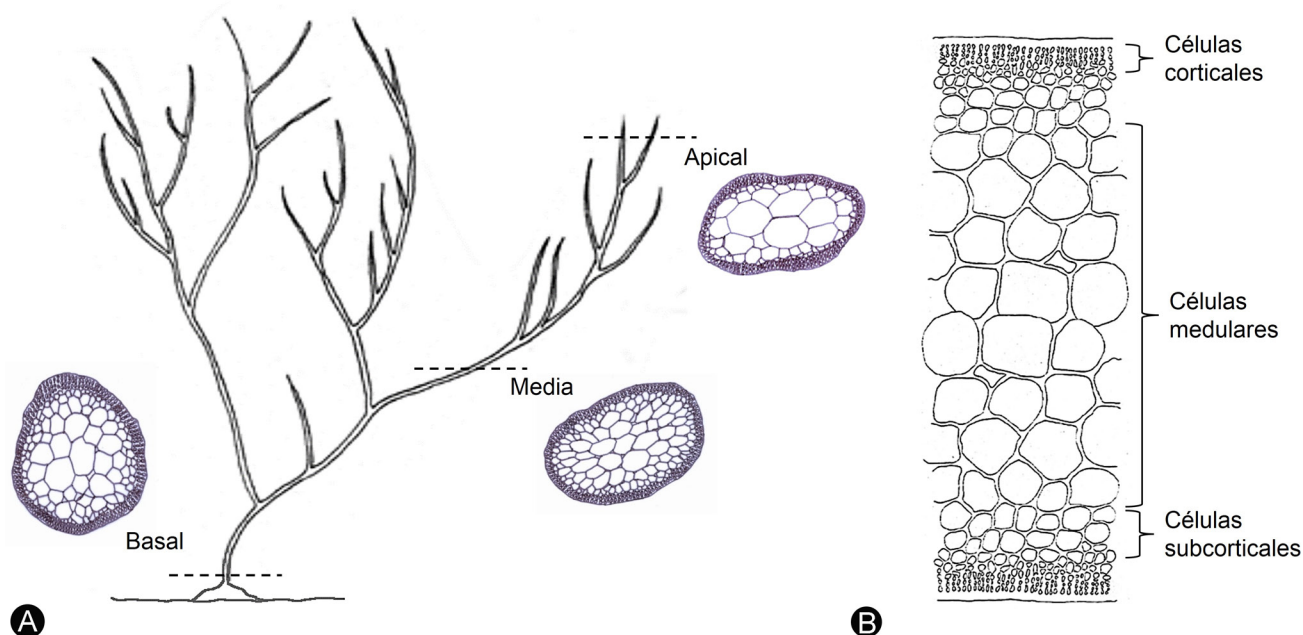


Figura 3: A. porciones a lo largo del talo de las especies del complejo *Gracilaria mammillaris* analizadas y recolectadas en el Atlántico mexicano, de donde se extrajeron los fragmentos empleados para su posterior análisis; B. células analizadas morfométricamente en cada fragmento. Figuras modificadas de Vilchis et al. (2019, 2020; CC BY-NC 4.0).

Análisis morfométrico

En cada uno de los cortes, empleando un microscopio Leica DM LB (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania), se realizaron las siguientes mediciones: diámetro mayor y menor del talo en las porciones apical, media y basal, y largo y ancho promedio (medición de cinco células) de las células corticales, subcorticales y medulares en cada porción (Fig. 3B). Así, se obtuvieron 24 caracteres métricos que fueron estandarizados y sometidos a un análisis de componentes principales (ACP) en el programa PAST v. 2.17 (Hammer et al., 2001). Lo anterior se realizó con la finalidad de evaluar la existencia de un patrón de variación morfológica entre las especies, y de esta manera identificar las medidas que determinan la formación de grupos dentro del espacio multivariado. Los componentes principales resultantes fueron sometidos a un Análisis Multivariante de la Varianza no Paramétrico (NP-MANOVA). Al no cumplirse los supuestos necesarios para someterlos a un análisis paramétrico, se empleó la distancia euclidiana para evaluar la diferencia intraespecífica. La significancia de la separación de los grupos se midió mediante la permutación de la pertenencia a un grupo con 9999 repeticiones utilizando la corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples (Sokal y Rohlf, 1995) para

el cálculo de los valores resultantes de p (significancia). Se graficaron la media aritmética y el error estándar para los caracteres que tuvieron mayor contribución en la discriminación de especies; para ellos, también se calcularon y graficaron la media aritmética y los intervalos de confianza.

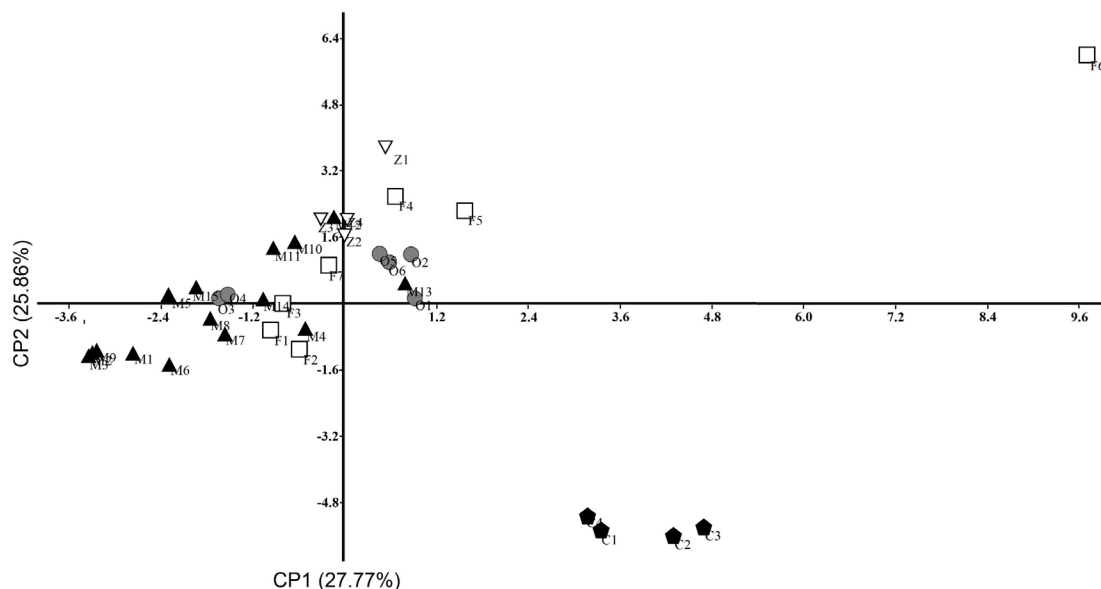
Complementariamente, en el programa PAST v. 2.17 (Hammer et al., 2001), las medidas de los 24 caracteres fueron sometidos a un análisis de agrupamiento bajo el índice de disimilitud de distancia euclidiana y el algoritmo por ligamiento promedio no ponderado (UPGMA, por sus siglas en inglés); el análisis resumió los resultados en un dendrograma.

Resultados

El análisis de componentes principales (ACP) mostró que los dos primeros componentes explican 53.63% del total de la varianza. Los coeficientes de correlación entre estos y cada variable se muestran en la Cuadro 2. El primer componente explicó 27.77% de la varianza total y las variables que mejor la explicaron, según los coeficientes de correlación más altos, fueron el largo y ancho de las células corticales de la porción media (Cuadro 2; Fig. 4); ambas, en promedio, más grandes en *G. curtissiae* que en las demás especies del

Cuadro 2: Coeficientes de correlación de los dos primeros componentes principales y las 24 variables empleadas en el análisis del complejo *Gracilaria mammillaris* del Atlántico mexicano. Los coeficientes de correlación más altos se resaltan en negritas.

Medidas	Porción	CP1	CP2
Diámetro mayor del talo	Apical	0.2194	-0.3655
Diámetro menor del talo	Apical	-0.04384	0.5245
Diámetro mayor del talo	Media	-0.155	0.1997
Diámetro menor del talo	Media	0.1884	0.6091
Diámetro mayor del talo	Basal	0.6257	-0.1787
Diámetro menor del talo	Basal	0.4645	-0.1289
Largo células corticales	Apical	0.5632	0.0901
Ancho células corticales	Apical	0.5626	-0.02887
Largo células subcorticales	Apical	0.3486	0.3921
Ancho células subcorticales	Apical	0.3832	0.4723
Largo células medulares	Apical	0.1003	0.5781
Ancho células medulares	Apical	0.1529	0.6985
Largo células corticales	Media	0.8358	-0.7837
Ancho células corticales	Media	0.7863	-0.7825
Largo células subcorticales	Media	0.4965	-0.5872
Ancho células subcorticales	Media	0.5455	-0.466
Largo células medulares	Media	-0.03871	0.8826
Ancho células medulares	Media	0.2464	0.8761
Largo células corticales	Basal	0.6751	0.5312
Ancho células corticales	Basal	0.6198	0.3416
Largo células subcorticales	Basal	0.5563	0.2143
Ancho células subcorticales	Basal	0.5831	-0.4078
Largo células medulares	Basal	0.6127	0.2084
Ancho células medulares	Basal	0.4138	0.3714

**Figura 4:** Diagrama de los dos primeros componentes principales resultante del ACP basado en 24 variables morfológicas para la discriminación de las especies *Gracilaria cf. mammillaris* (Montagne) M. Howe (\blacktriangle), *G. flabelliformis* (P. Crouan & H. Crouan) Fredericq & Gurgel (\blacktriangledown), *G. occidentalis* (Børgesen) M. Bodard (\blacktriangle), *G. suzanneae* L.P. Soares, C.F.D. Gurgel & M.T. Fujii (\bullet); *G. curtissiae* J. Agardh (∇).

complejo (Figs. 5A, B). El segundo componente acumuló 25.86% de la varianza total y de acuerdo con los coeficientes de correlación más altos, el largo y ancho de las células medulares en la porción media fueron las medidas que mejor la explicaron (Cuadro 2; Fig. 4). En promedio fueron más pequeñas en *G. curtissiae* que en *G. cf. mammillaris*, *G. flabelliformis*, *G. occidentalis* y *G. suzanneae* (Figs. 5C, D).

La dispersión de los ejemplares en el plano factorial, formado por los dos primeros componentes principales (Fig. 4), muestra la sobreposición espacial de *G. cf. mammillaris*, *G. flabelliformis*, *G. occidentalis* y *G. suzanneae*, así como la segregación de *G. curtissiae*. Los estadísticos descriptivos calculados robustecen estos resul-

tados al mostrar que las medidas de mayor peso en el ACP segregan del complejo únicamente a *G. curtissiae* (Fig. 5).

El NP-MANOVA mostró que existen diferencias significativas entre algunas de las especies bajo estudio ($p < 0.005$, $F = 5.21$). Las comparaciones pareadas evidencian que no hay diferencias significativas entre *G. cf. mammillaris*, *G. flabelliformis*, *G. occidentalis* y *G. suzanneae*, pero sí entre cada una de ellas con *G. curtissiae* (Cuadro 3).

El análisis de agrupamiento, basado en las medidas de los 24 caracteres, arrojó un dendrograma que confirma la independencia de *G. curtissiae*, así como la similitud morfométrica entre *G. cf. mammillaris*, *G. flabelliformis*, *G. occidentalis* y *G. suzanneae* (Fig. 6).

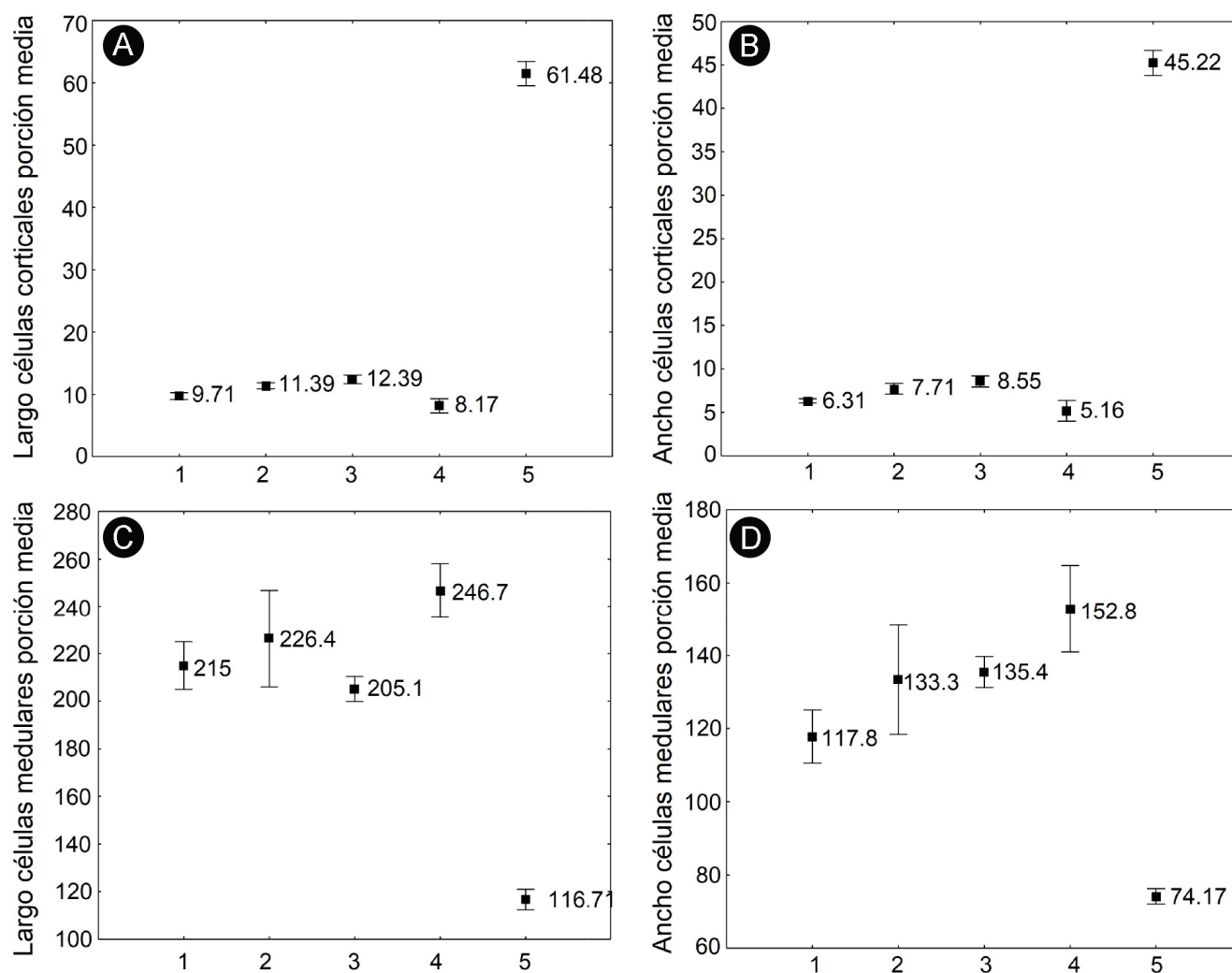


Figura 5: Diagrama comparativo de la media aritmética (cuadros negros y valor numérico) y el error estándar (bigotes) de los caracteres con mayor peso en el análisis de componentes principales para la discriminación de las especies *Gracilaria cf. mammillaris* (Montagne) M. Howe (1), *G. flabelliformis* (P. Crouan & H. Crouan) Fredericq & Gurgel (2), *G. occidentalis* (Børgesen) M. Bodard (3), *G. suzanneae* L.P. Soares, C.F.D. Gurgel & M.T. Fujii (4) y *G. curtissiae* J. Agardh (5).



Cuadro 3: Valores de *p* resultado de las comparaciones pareadas entre especies del complejo *Gracilaria mammillaris* del Atlántico mexicano, producto del NP-MANOVA.

	<i>Gracilaria</i> cf. <i>mammillaris</i> (Montagne) M. Howe	<i>Gracilaria flabelliformis</i> (P. Crouan & H. Crouan) Fredericq & Gurgel	<i>Gracilaria occidentalis</i> (Børgesen) M. Bodard	<i>Gracilaria suzanneae</i> L.P. Soares, C.F.D. Gurgel & M.T. Fujii
<i>Gracilaria</i> cf. <i>mammillaris</i> (Montagne) M. Howe	-	-	-	-
<i>Gracilaria flabelliformis</i> (P. Crouan & H. Crouan) Fredericq & Gurgel	0.8435	-	-	-
<i>Gracilaria occidentalis</i> (Børgesen) M. Bodard	0.0922	0.1439	-	-
<i>Gracilaria suzanneae</i> L.P. Soares, C.F.D. Gurgel & M.T. Fujii	0.2587	0.2872	0.9176	-
<i>Gracilaria curtissiae</i> J. Agardh	0.0024	0.0488	0.0116	0.0295

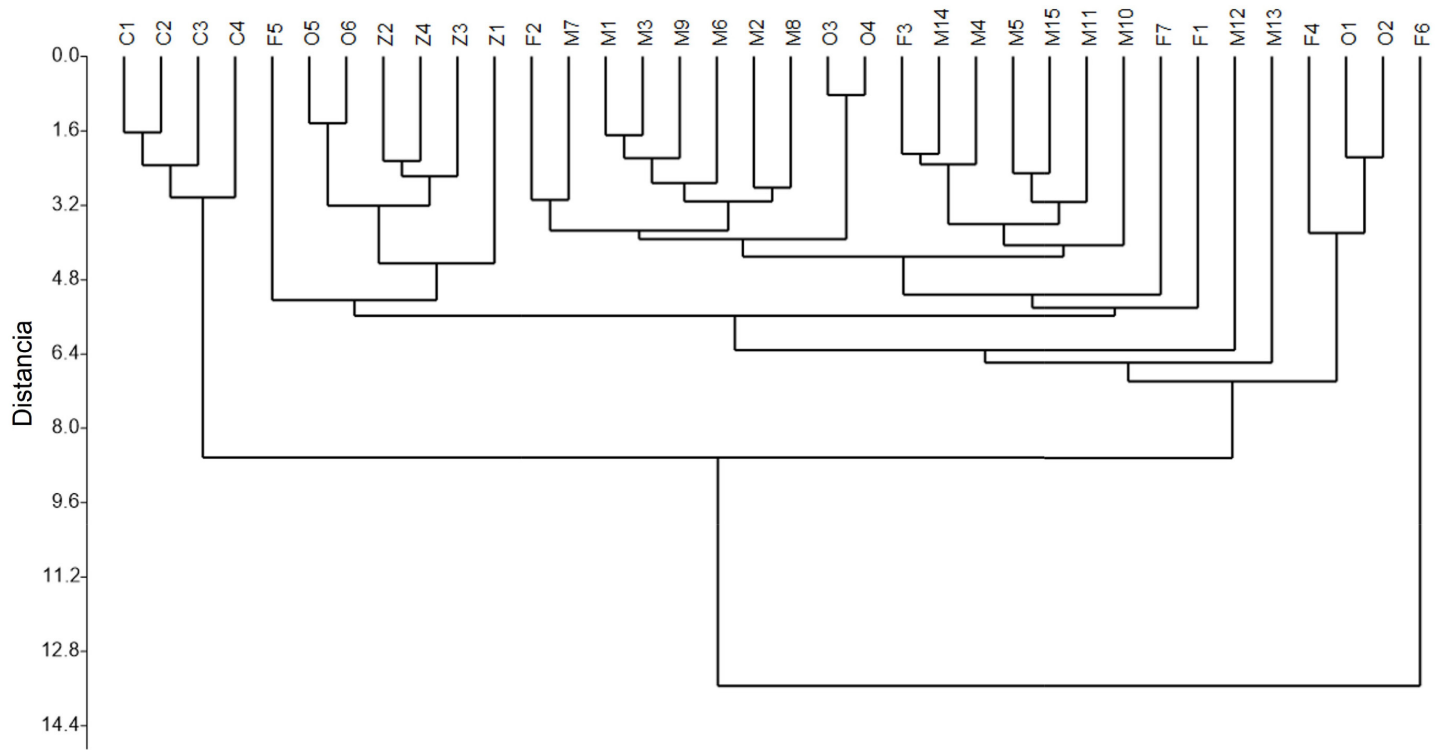


Figura 6: Dendrograma resultante del análisis de agrupamiento, basado en 24 caracteres métricos tomados de los ejemplares de *Gracilaria* cf. *mammillaris* (Montagne) M. Howe (M), *G. flabelliformis* (P. Crouan & H. Crouan) Fredericq & Gurgel (F), *G. occidentalis* (Børgesen) M. Bodard (O), *G. suzanneae* L.P. Soares, C.F.D. Gurgel & M.T. Fujii (Z), *G. curtissiae* J. Agardh (C).



Discusión

Los resultados demuestran que los caracteres morfométricos empleados en este estudio no permiten delimitar a *Gracilaria* cf. *mammillaris*, *G. flabelliformis*, *G. occidentalis* y *G. suzanneae*, pero sí evidenciaron consistentemente que existen diferencias entre *G. curtissiae* y las especies antes mencionadas. Los caracteres morfométricos de la porción media del talo fueron los que aportaron información suficiente para distinguirla, mientras que las mediciones de las porciones apical y basal no aportaron información relevante para ello. Lo anterior puede deberse, por un lado, a que las partes basales suelen presentar deformaciones al ser las de mayor edad a lo largo del talo y las que soportan los fuertes movimientos del agua; por otro lado, en las zonas apicales las células son más alargadas que las de las porciones media y basal, lo que provoca una variabilidad considerable en sus formas y las hace ineficaces en la discriminación morfométrica. Este alargamiento tiende a disminuir drásticamente hacia la porción media donde la forma de las células es más estable u homogénea, contribuyendo así a diferenciar, al menos, una de las cinco especies analizadas.

Gurgel et al. (2004, 2018), Gurgel y Fredericq (2004) y Soares et al. (2018) han evidenciado la dificultad que representa la identificación de las especies comprendidas en el complejo *Gracilaria mammillaris*, debido a la sobreposición de muchos caracteres diagnósticos y a sus rangos de distribución coincidentes, la mayoría de las veces. Molecularmente, los mismos autores han propuesto que especies como *G. mammillaris*, *G. flabelliformis*, *G. occidentalis* y *G. suzanneae* son entidades genéticas diferentes a pesar de su similitud morfológica. Sin embargo, en un trabajo recientemente publicado en el que Vilchis et al. (2021) realizaron la caracterización molecular de las especies de la familia Gracilariaceae en el Atlántico mexicano, tres análisis diferentes de delimitación de especies indican que no existe independencia molecular clara, al menos entre *G. suzanneae* y *G. occidentalis*. Además, resaltaron que los ejemplares de ambas especies partieron de su identificación previa como *G. mammillaris* dada su similitud morfológica. Esto último coincide con los resultados obtenidos mediante las comparaciones morfométricas pareadas y el análisis de agrupamiento presentados aquí, donde no hay

una segregación significativa entre estas entidades taxonómicas (Cuadro 3).

Por otra parte, estudios filogenéticos han demostrado consistentemente la independencia molecular de *G. curtissiae* colocándola incluso en un clado diferente al resto de las especies del complejo (Gurgel et al., 2004, 2018; Gurgel y Fredericq, 2004); lo anterior también coincide con los resultados morfométricos de este trabajo.

El desafío que ha representado para los ficólogos la identificación de muchas de las especies de *Gracilaria* ha llevado al uso de estrategias múltiples que permitan encontrar caracteres para delimitarlas. Un ejemplo de esto es el del complejo de especies *Gracilaria domingensis*, cuyo estudio bajo diferentes análisis moleculares y una revisión morfológica detallada permitieron reconocer siete taxones dentro de él (Lyra et al., 2016). En el caso particular del complejo *Gracilaria mammillaris*, siguen sin encontrarse caracteres diagnósticos claros que permitan diferenciar a la mayoría de sus integrantes, aunque ya han sido delimitados molecularmente. Cabe destacar que, para las especies de este grupo taxonómico distribuidas en México, en ningún estudio filogenético se ha confirmado la presencia de *G. mammillaris*, a pesar de que ha sido ampliamente reportada como morfoespecie (Dreckmann, 2012). Esto, junto con los análisis morfométricos del presente estudio podría evidenciar que probablemente *G. mammillaris* no sea parte de la ficoflora mexicana y los ejemplares sin identificación molecular en realidad correspondan a cualquiera de los otros taxones con los que se sobrepone morfométricamente.

Lo expuesto anteriormente abre un panorama interesante para el estudio de este complejo de especies crípticas, debido a que la evidencia molecular y la morfométrica podrían estar indicando un proceso de especiación reciente y a que, de acuerdo con las reflexiones realizadas por De Queiroz (2007) sobre la delimitación de especies, el complejo *G. mamillaris* se encontraría en una etapa donde las características morfológicas de cada entidad taxonómica aún no son distinguibles, pero sí las características filogenéticas. Los análisis de reloj molecular y la reconstrucción filogeográfica de las poblaciones de estas especies podrían ayudar a entender y describir de mejor manera el estado en el que se encuentra este proceso de divergencia.



Contribución de autores

MIV y KMD diseñaron el estudio. MIV realizó los análisis y la interpretación de los resultados. AS y KMD proporcionaron el material de herbario analizado. MIV, KMD y AS contribuyeron en la redacción y edición del manuscrito.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), a través de la beca otorgada a MIV para la realización de sus estudios de posgrado (No. 302024), y por los proyectos UAMI-CBS2019-2022 sesión 15.18-281118 y UAMI-CA-117, Programa para el Desarrollo Profesional Docente (PRODEP) de la Secretaría de Educación Pública (SEP).

Agradecimientos

A los revisores anónimos por su valiosa contribución a este manuscrito. A Alejandra Quintanar y Daniel Sánchez por su asistencia técnica.

Literatura citada

- Calle, D. A., M. L. Quiñones, H. F. Erazo y N. Jaramillo. 2008. Discriminación por morfometría geométrica de once especies de *Anopheles* (Nyssorhynchus) presentes en Colombia. *Biomédica* 28(3): 371-385. DOI: <https://doi.org/10.7705/biomedica.v28i3.75>
- Caso, M., I. Pisanty y E. Ezcurra. 2004. Diagnóstico ambiental del Golfo de México, Vol. I. Instituto Nacional de Ecología. Cd. Mx., México. 626 pp.
- De Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56(6): 879-886. DOI: <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>
- Dreckmann, K. M. 2002. El género *Gracilaria* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en el Pacífico centro-sur mexicano. In: Sentíes, A. y K. M. Dreckmann (eds.). *Monografías Ficológicas*. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa y Red Latinoamericana de Botánica. Cd. Mx., México. Pp. 77-118.
- Dreckmann, K. M. 2012. Los géneros *Gracilaria* e *Hydropuntia* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas del Golfo de México y Caribe. In: Sentíes, A. y K. M. Dreckmann (eds.). *Monografías Ficológicas*, Vol. 4. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa y Universidad de la Laguna. Cd. Mx., México. Pp. 111-203.
- Gurgel, C. F. D. y S. Fredericq. 2004. Systematics of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta): A critical assessment based on *rbcl* sequence analyses. *Journal of Phycology* 40(1): 138-159. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.2003.02-129.x>
- Gurgel, C. F. D., S. Fredericq y J. N. Norris. 2004. Molecular systematics and taxonomy of flattened species of *Gracilaria* Greville (Gracilariaceae, Gracilariales, Rhodophyta) from the Western Atlantic. In: Abbott, I. A. y K. J. McDermid (eds.). *Taxonomy of Economic Seaweeds with reference to the Pacific and other locations*, Vol. IX. Hawaii Sea Grant College Program. Honolulu, USA. Pp. 159-200.
- Gurgel, C. F. D., J. M. Norris, W. E. Schmidt, H. N. Le y S. Fredericq. 2018. Systematics of the Gracilariales (Rhodophyta) including new subfamilies, tribes, subgenera, and two new genera, *Agarophyton* gen. nov. and *Crassa* gen. nov. *Phytotaxa* 374(1): 1-23. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.374.1.1>
- Hammer, Q., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.
- Hernández, O. E. 2022. Panbiogeografía y filogenia de algas rojas anfiocéánicas en México. Tesis de doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Cd. Mx., México. 150 pp.
- Hernández, O. E., A. Sentíes, K. M. Dreckmann, V. Cassano y M. T. Fujii. 2017. Species diversity and biogeographical patterns of *Laurencia* sensu stricto (Rhodophyta) in the Atlantic Ocean. *Hidrobiológica* 27(3): 301-314. DOI: <https://doi.org/10.24275/uam/izt/dchs/hidro/2017v27n3/Hernandez>
- López-Curto, M. L., J. Márquez y G. Murguía. 2005. Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. Las prensas de ciencia. Cd. Mx., México. 178 pp.
- Lyra, G. M., C. F. Gurgel, E. S. Costa, P. B. de Jesus, M. C. Oliveira, E. C. Oliveira, C. C. Davis y J. M. de Castro Nunes. 2016. Delimitating cryptic species in the *Gracilaria domingensis* complex (Gracilariaceae, Rhodophyta) using molecular and morphological data. *Journal of Phycology* 52(6): 997-1017. DOI: <https://doi.org/10.1111/jpy.12456>
- Navia, D., C. B. Ferreira, A. C. Reis y M. G. Gondim Jr. 2015. Traditional and geometric morphometrics supporting the differentiation of two new *Retracrus* (Phytophthora) species associated with heliconias. *Experimental and Applied*



- Acarology 67: 87-121. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9934-z>
- Núñez-Resendiz, M. L., G. C. Zuccarello, K. M. Dreckmann y A. Sentíes. 2016. Phylogeography of *Hydropuntia cornea*/*Hydropuntia usneoides* complex (Gracilariales, Rhodophyta) in the Yucatán Peninsula. Phycologia 56(1): 14-20. DOI: <https://doi.org/10.2216/16-46.1>
- Quantum GIS Development Team. 2021. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project B. <https://qgis.org/es/site/forusers/download.html> (consultado noviembre de 2019).
- Soares, L. P., C. F. D. Gurgel y M. T. Fujii. 2018. *Gracilaria suzanneae* sp. nov. (Gracilariales, Rhodophyta), a new flattened species from northeast Brazil based on morphological and molecular evidence. Phycologia 57(3): 345-353. DOI: <https://doi.org/10.2216/17-102.1>
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company. New York, USA. Pp. 915.
- Thiers, B. 2021. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (consultado noviembre de 2020).
- Toro, I. M. V., S. G. Manríquez y G. I. Suazo. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. International Journal of Morphology 28(4): 977-990. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-95022010000400001>
- Umphey, G. J. 1996. Morphometric discrimination among sibling species in the *fulva-rudis-texana* complex of the ant genus *Aphaenogaster* (Hymenoptera: Formicidae). Canadian Journal of Zoology 74(3): 528-559. DOI: <https://doi.org/10.1139/z96-060>
- Vilchis, M. I., K. M. Dreckmann, E. A. García-Trejo, O. E. Hernández y A. Sentíes. 2018. Patrones de distribución de las grandes macroalgas en el Golfo de México y el Caribe mexicano: una contribución a la biología de la conservación. Revista Mexicana de Biodiversidad 89(1): 183-192.
- Vilchis, M. I., J. Neustupa, K. M. Dreckmann, A. Quintanar y A. Sentíes. 2019. Discrimination of the species of the *Crassiphycus corneus*/*C. usneoides* complex (Gracilariaceae, Rhodophyta) through geometric morphometric analysis. Nova Hedwigia 109(3-4): 291-301. DOI: https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2019/0543
- Vilchis, M. I., K. M. Dreckmann, A. Quintanar-Isaías y A. Sentíes. 2020. Análisis morfométrico de las especies simpátricas del complejo *Crassiphycus corneus*-*C. usneoides* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. Acta Botanica Mexicana 127: e1596. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1596>
- Vilchis, M. I., K. M. Dreckmann, O. E. Hernández, C. A. Palma-Ortíz, M. L. Núñez-Resendiz y A. Sentíes. 2021. Molecular assessment of the species of Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) from the Yucatan Peninsula, Mexico, including two new records for the Mexican Atlantic. Botanical Sciences 100: 493-505. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2915>

