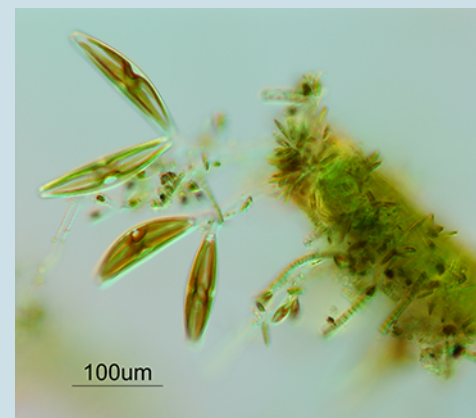


La genética de poblaciones como herramienta útil en diversos estudios de macroalgas marinas



La genética de poblaciones como herramienta útil en diversos estudios de macroalgas marinas

The genetics of populations as a useful tool in diverse studies on marine macroalgae

Jhoana Díaz-Larrea^{1*}, Abel Sentíes¹, María Luisa Núñez Reséndiz², Mariela Lizbeth López-Valdez³ y Kurt M. Dreckmann¹

¹ Área Ficología Comparada, Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

² Doctorado en Ciencias Biológicas y de La Salud. Universidad Autónoma Metropolitana.

³ Maestría en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana

*correspondencia: jhoanadiazl@gmail.com

RESUMEN.

En el presente trabajo se analiza la utilidad de la herramienta de la genética de poblaciones en estudios de macroalgas marinas. Este tipo de estudios se ha desarrollado con diversos enfoques, tanto taxonómicos, ecológicos, como biogeográficos, fundamentalmente en macroalgas rojas y pardas, empleando diversas técnicas como Microsatélites, RAPDs, SSCPs, RFLPs, Isoenzimas y secuenciación de ADN. En México existen, hasta la fecha, escasos trabajos publicados que incorporan esta herramienta, probablemente se debe a los altos costos que implican este tipo de estudios y al extenso bagaje teórico previo que se debe tener para integrar diversas líneas como biogeografía, filogenia molecular y taxonomía del grupo en cuestión.

Palabras clave: biogeografía, especies cultivadas, especies invasoras, evolución, taxonomía.

ABSTRACT.

In this paper we analyze the usefulness of population genetics as a tool in studies of marine macroalgae. This type of study has been developed with various approaches, such as taxonomic, ecological, and biogeographic, primarily in red and brown macroalgae, and using various techniques as Microsatellites, RAPDs, SSCP, RFLPs, Isozymes and DNA sequencing. In Mexico there are, to date, few published studies that incorporate this tool, probably due to the high

costs involved in this type of studies and because the extensive theoretical knowledge prior to should be to integrate different lines as biogeography, molecular phylogeny and taxonomy of the group in question.

Keywords: biogeography, cultivated species, evolution, invasive species, taxonomy.

INTRODUCCIÓN.

La genética de poblaciones es la rama de la biología que se encarga de estudiar la cantidad y naturaleza de la variación genética en y entre las poblaciones que conforman a una especie, los procesos por los cuales se originan y los factores que alteran los patrones de esta variación (Caujapé-Castells 2006). La aplicación de esta herramienta a cualquier grupo biológico, ha permitido analizar, interpretar y complementar los resultados en las principales áreas de la biología comparada, tales como la taxonomía, la biogeografía, la ecología y la evolución. Dentro de la diversidad biológica, las macroalgas marinas han comenzado a ser objeto de estudio bajo este enfoque, por lo tanto los mecanismos que participan en el mantenimiento y distribución de la diversidad genética de las macroalgas, así como los procesos de especiación, flujo genético y estructura genética, al presente, han sido poco estudiados (van Oppen *et al.* 1996). A la luz de esta información, en la presente contribución se analizarán estudios selectos que han demostrado

la utilidad de la genética de poblaciones como herramienta para estudiar, a un nivel intraespecífico, a las especies de macroalgas marinas.

Los estudios de genética de poblaciones en algas, han sido abordados bajo diversos métodos: Polimorfismos de Longitud de Fragmentos de Restricción (RFLPs), Polimorfismos de Conformación de Cadena Individual de ADN (SSCP), Amplificación Aleatoria de ADN Polimórfico (RAPDs), Electroforesis de isoenzimas, Secuenciación y Microsatélites (Neiva *et al.* 2014). Poco más de quince especies han sido estudiadas durante las dos últimas décadas utilizando aloenzimas, probablemente debido a detecciones poco confiables y/o bajos niveles de polimorfismo obtenidos (Sosa *et al.* 1996). Cuando surgieron los marcadores moleculares de alta resolución (RFLPs, RAPDs) se esperaba que resolvieran el problema del bajo nivel de polimorfismo obtenido hasta ese momento, sin embargo, ninguno de estos marcadores son ideales para estudios de genética de poblaciones por requerir grandes cantidades de ADN o no cumplir con la codominancia (van Oppen *et al.* 1996). El empleo de secuencias moleculares, ha sido muy popular en el estudio de las macroalgas marinas, debido a la facilidad y rapidez en la obtención de las secuencias con distintos marcadores, la reducción de costos, la disponibilidad de la información en bases de datos especializadas, son precisas y no son objeto de subjetividad al interpretar el resultado, además, la variación genética que ofrecen es suficiente para reconocer estructura genética al interior de las especies (Leliaert 2014; Zuccarello *et al.* 1999a). Por su parte, los microsatélites brindan una detección más confiable que los marcadores anteriormente mencionados (utilizan cebadores sitio-específicos, lo que contribuye a aumentar la eficiencia de la PCR y la reproducibilidad del experimento; son altamente polimórficos y codominantes; requieren de concentraciones bajas de ADN por análisis) por lo que han contribuido significativamente al desarrollo de la genética de algas, especialmente la genética de poblaciones. El uso de estos marcadores moleculares ha sido recomendado para estudios evolutivos en diversas ramas como la filogeografía, análisis de paternidad y genética de la conservación (Ashley y Dow 1994). Para una revisión más detallada de las diferentes técnicas anteriormente mencionadas se sugiere revisar Eguiarte *et al.* (2007) y Cornejo *et al.* (2014).

ENFOQUES DE LA GENÉTICA DE POBLACIONES EN ALGAS.

Estudios de diversidad genética - Estructura genética - Delimitación de especies. Wattier *et al.* (1997) utilizaron los microsatélites para resolver

problemas de delimitación morfológica específica al interior de la familia Gracilariaceae. En ese estudio, los autores confirmaron la ubicación taxonómica a nivel específico de varias poblaciones (de Europa, Argentina, y Namibia) de *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) Steentoft, Irvine & Farnham a través de la estimación de la diversidad alélica de dichas poblaciones y de especies relacionadas de Gracilariaceae.

Oppliger *et al.* (2014) analizaron los efectos de la marginalidad en la diversidad genética y la reproducción sexual de las poblaciones de *Laminaria digitata* (Hudson) Lamouroux distribuidas en la costa de Bretaña. Con marcadores microsatélites, los autores evaluaron poblaciones marginales (al norte y sur de Bretaña) y centrales (centro de Bretaña) para estimar además la ocurrencia geográfica de la partenogénesis, combinando el análisis molecular, análisis de producción de esporas y el análisis microscópico de esporas y ploidía de gametos. Los resultados confirmaron que las poblaciones marginales presentaron baja diversidad genética y que los esporofitos de estas poblaciones mostraron menor producción de esporas que los de las poblaciones centrales, excepto la población marginal del sur de Bretaña que mostró tendencia a producir esporas 2N. Las esporas 2N formaron gametofitos con un área nuclear de contenido genético $\geq 2N$, y los microsatélites sugirieron que esto se produjo probablemente por automixis. Aunque esta constituyó la vía fundamental de producción de esporas en la población marginal sureña, la evidencia genética indicó que la población se mantiene fundamentalmente por reproducción sexual.

Sosa *et al.* (1996) evaluaron la estructura y variabilidad genética de poblaciones de *Gracilaria cervicornis* (Turner) Agardh, en localidades de Islas Canarias, España. Mediante el uso de isoenzimas los autores encontraron baja variabilidad genética en dichas poblaciones, con un alto número de alelos fijos. Estos resultados sugirieron que la estructura genética de las poblaciones de *G. cervicornis* de Islas Canarias se explica por la predominancia de la propagación vegetativa y el bajo reclutamiento de esporas. Estos resultados fueron consistentes con la variación genética descrita para otras algas rojas con predominancia de reproducción asexual.

Validación taxonómica de especies. Kim *et al.* (2008), utilizaron los genes *rbcL* y *cox1* en poblaciones de *Gracilariopsis chorda* (Holmes) Ohmi, para confirmar la posición taxonómica dentro del género *Gracilariopsis*, en individuos designados

como *Gracilaria chorda*, así como también discutir la posición taxonómica de *Gracilariopsis* dentro del orden. Ambos genes revelaron estructura genética. Con esos resultados validaron a la especie en cuestión dentro del género *Gracilariopsis*.

Procesos de especiación. Zuccarello *et al.* (2005) evaluaron poblaciones de *Mastocarpus stellatus* (Stackhouse) Guiry del Atlántico norte, presuntamente aisladas reproductivamente y con un alto grado de separación geográfica. Combinando los genes (espaciador *cox2-3*, RuBisCO-espaciadora) y la técnica de RFLP los autores encontraron dos grupos reproductivos (primer grupo en España, Portugal; segundo grupo en Reino Unido, Irlanda) y que presentaron diferentes frecuencias de haplotipos mitocondriales y plastidiales, distribuidos en gradiente norte-sur. Basados en esto, los autores concluyeron que los grupos representan dos especies biológicamente diferentes, pero morfológicamente similares. Estos resultados confirman además la alta correlación que existe entre el aislamiento reproductivo y genético en poblaciones algales, y sugiere también la presencia de numerosas morfo-especies algales crípticas.

Eventos de radiación de especies. El estudio de los procesos de especiación en ecosistemas marinos continúa siendo un reto, debido a la naturaleza difusa de las fronteras de dispersión. Cánovas *et al.* (2011) estudiaron la historia evolutiva de la familia Fucaceae e investigaron los patrones recientes de radiación que han ocurrido en el género *Fucus* en el Atlántico. El análisis multigénico realizado mostró cuatro eventos independientes de colonización trans-Ártico de los linajes de Fucaceae, dos de los cuales comprendieron transiciones del hermafroditismo al dioicismo, asociado con invasiones atlánticas. La diversificación de la familia ocurrió en el Mioceno medio-tardío, con al menos cuatro linajes independientes de cruce trans-Ártico, coincidentes con la transición de dos tipos de reproducción y la separación de linajes conducentes a: 1) *Pelvetia canaliculata* (Linnaeus) Decaisne & Thuret, 2) *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, 3) el género *Fucus*, y más recientemente 4) en el complejo de especies *F. distichus* Linnaeus. Dos linajes dioicos (originaron los géneros *Ascophyllum* y *Fucus*) surgieron en el Atlántico/Ártico de ancestros hermafroditas. Los dos clados de *Fucus* incluyen linajes dioicos y hermafroditas, y la tendencia de especiación reciente en el clado 2 dió lugar a linajes hermafroditas de ancestros dioicos. La radiación reciente en el clado 2 coincidió con la divergencia en la tolerancia fisiológica al estrés ambiental y la colonización de nuevos

hábitats, sugiriendo especiación ecológica. En este clado, linajes propios se presentaron en los hábitats más extremos, probablemente relacionado con el aseguramiento de la reproducción y el mantenimiento de la adaptación local.

Estudio de especies cultivables (comerciales). Los estudios de introducción de especies suministran información relevante en la generación de nuevas prácticas de manejo. Los efectos de la estructura espacial en la diversidad genética y las consecuencias del reducido tamaño de las poblaciones sujetas a manejo han sido ampliamente investigados, particularmente en el campo de la genética de la conservación, debido al efecto potencial directo en la supervivencia de las poblaciones y especies cultivables. Guillemín *et al.* (2005) estudiaron poblaciones chilenas del alga roja *Gracilaria chilensis*, especie que se cultiva a nivel mundial para la producción de agar. En los años 80's, el colapso de sus poblaciones silvestres como resultado de la sobre-explotación, conllevó a significativas transformaciones en la industria local chilena de algas, re-direccionando la base de su producción del cultivo de lechos naturales a la producción basada en el maricultivo. Ese trabajo constituyó el primero de su tipo en Chile que evaluó los recursos genéticos de las poblaciones naturales y en cultivo de *G. chilensis*, y evaluó además el efecto de la sobre-explotación sobre el patrón de estructura genética de las poblaciones. Como resultado los autores desarrollaron microsatélites polimórficos para estimar la diversidad genética de poblaciones naturales y revelaron bajos niveles de heterocigosidad. Los marcadores desarrollados constituyen candidatos relevantes para evaluar el nivel de los recursos genéticos de las especies que potencialmente sufren sobre-explotación, no solo en localidades de la costa chilena, sino en todo el mundo.

Posteriormente Guillemín *et al.* (2008) evaluaron la posible correlación entre la diversidad genética y las características específicas de la historia de vida asociados con el cultivo de *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan & Oliveira en Chile. Los autores estudiaron con microsatélites tanto poblaciones cultivadas como naturales a lo largo de la costa chilena, donde estimaron la frecuencia de individuos reproductores vs. vegetativos y de individuos haploides vs. diploides, y la distribución de la variación genética en estas poblaciones. Los resultados demostraron que las poblaciones en cultivo se mantienen casi exclusivamente por propagación vegetativa. La predominancia de los individuos

diploides en cultivo demostró que las prácticas de cultivo modifican las características de la historia de vida. Se detectó la esperada reducción en la diversidad genética de las poblaciones en cultivo debido al efecto de cuello de botella que se presenta y, por consecuencia, la propagación clonal. Los autores sugirieron que las prácticas de cultivo en la parte sureña del país contribuyen a la propagación de genotipos seleccionados a escala local. Estos resultados documentaron por primera vez que la selección involuntaria puede operar durante el primer paso de la domesticación de *G. chilensis*, llevando a cambios dramáticos en las poblaciones cultivadas. Finalmente los autores concluyeron que considerando las escasas bases genéticas bajo las cuales se conduce la domesticación en esta alga, las poblaciones en cultivo podrían estar amenazadas en un futuro cercano por una reducción drástica de la variabilidad genotípica.

Estudios de Filogeografía. La evidencia genética ha contribuido a la mayor comprensión de la distribución algal y la distribución de los genotipos, recuperando el patrón histórico de varios grupos algales. Este tipo de estudios han demostrado que incluso para organismos como las algas que liberan esporas en la columna de agua, las poblaciones pueden estar estructuradas en pequeñas escalas espaciales. Zuccarello *et al.* (2011) evaluaron poblaciones del complejo *Bostrychia radicans* (Montagne) Montagne /*B. moritziana* (Sonder ex Kützing) J. Agardh en la costa del Pacífico de Centro América, incluyendo México, Guatemala y El Salvador, y del Atlántico, mediante el uso de secuencias de la región RuBisCO-espaciadora. Los resultados arrojaron alta diversidad genética en las poblaciones del Pacífico, y se encontraron por primera vez numerosos haplotipos en el océano Atlántico (EUA, Brasil). Se manifestó además una alta diferenciación en las poblaciones con poca evidencia de aislamiento por distancia. La diversidad genética disminuyó con dirección sur – norte, presentándose un único haplotipo para el Pacífico de América central (al norte de Chiapas, México) lo que se explica por la expansión norte – sur de este único genotipo, coincidiendo con la recuperación de la temperatura superficial del mar después de la última glaciación. Los datos obtenidos en ese trabajo sugieren, además, que gran parte de la diversidad del Pacífico de América central se originó antes del cierre del Istmo de Panamá.

Estudios de patrones biogeográficos. Yow *et al.* (2011) estudiaron, a partir de secuencias nucleotídicas de los genes *cox1* y la región espaciadora

cox2-3, los patrones de distribución geográfica de las poblaciones de *Gracilaria changii* (Xia & Abbott) Abbott, Zhang & Xia a lo largo de la costa oeste de la península de Malasia, por ser una especie de gran importancia en la extracción de agar. Encontraron una alta variación genética vinculada a la calidad del agar en las diferentes poblaciones. Silberfeld *et al.* (2013) reevaluaron la diversidad global de especies de *Padina*, las relaciones filogenéticas y los patrones de distribución geográfica en este género. Con base en las secuencias de genes (*cox3*, *psaA* y *rbcl*) estimaron los tiempos de divergencia que suministraron el marco histórico para interpretar los patrones biogeográficos del grupo. Dado que la mayoría de las especies de *Padina* tienen una amplia distribución biogeográfica (con una fracción significativa de especies reportadas para más de una cuenca oceánica) y que muchas de las especies recientemente descritas se distribuyen únicamente en un área geográfica pequeña, esto indicaría que la diversidad adicional podría describirse en el género, y por esta razón los autores realizaron el estudio aumentando el número de localidades a evaluar, sin precedentes. Con esto demostraron que los estudios biogeográficos basados en reportes de la literatura y nombres tradicionales son altamente imprecisos para este género, por lo que los rangos biogeográficos que presumiblemente ocupan en varias océanos son artefactos creados por identificaciones erróneas.

Evaluación de procesos de introducción y especies crípticas. El uso de las herramientas moleculares puede detectar la ocurrencia de invasiones crípticas repetidas. Tanto las especies invasoras como sus impactos han sido subestimados debido a la presencia de especies hermanas en hábitats marinos, y las consecuencias de las múltiples invasiones conoespecíficas no solo afectan la diversidad genética sino la conducta, historia de vida y tolerancia fisiológica de los organismos nativos. McIvor *et al.* (2001) evaluaron poblaciones del alga roja *Polysiphonia harveyi* Bailey con secuencias del gen *rbcl*, combinados con datos del cariotipo y de cultivo. Incluyeron en el estudio poblaciones recolectadas desde el Pacífico hasta el Atlántico norte. Los resultados demostraron que los cultivos de *P. harveyi* fueron inter-fértiles, y no se encontraron evidencias de poliploidía o aneuploidía. Esta especie es morfológica y genéticamente variable, donde los haplotipos más divergentes se encontraron en muestras japonesas, indicando que Japón es el centro de diversidad y origen de *P. harveyi*. Un haplotipo se encontró en el Atlántico norte y

Mediterráneo, y excepto para el norte de Carolina, donde el haplotipo encontrado fue el mismo que el que invadió en Nueva Zelanda y California. La introducción de *P. harveyi* en Nueva Zelanda pasó desapercibida debido a que *P. strictissima* Hooker & Harvey es una especie hermana nativa morfológicamente similar a *P. harveyi*. Se detectaron dos invasiones crípticas diferentes de *P. harveyi*. Adicionalmente a esta introducción como especie hermana críptica en Nueva Zelanda, *P. harveyi* se introdujo al menos dos veces en el Atlántico norte, presumiblemente desde diferentes poblaciones fuentes. Estas dos introducciones son genética y fisiológicamente divergentes, pero completamente inter-fértiles. Yang *et al.* (2008) utilizaron dos marcadores, *rbcL* y *cox1*, éste último con mayor éxito para evaluar la calidad del agar en poblaciones japonesas de la especie de *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss, una especie altamente explotada para la producción de agar en Japón. Los autores encontraron una estructura poblacional con las secuencias de *cox1* que además reveló crípticismo en poblaciones introducidas de *G. vermiculophylla*. García-Rodríguez *et al.* (2013) a partir de datos morfo-anatómicos y moleculares con secuencias de *rbcL* y *cox1*, de poblaciones mexicanas de *Gracilaria parvispora* Abbott, demostraron que esta especie es la segunda del género *Gracilaria* (igual que *G. vermiculophylla*) que ha sido introducida a las costas de Baja California, probablemente desde Corea.

Propuesta de nuevas especies. Boo *et al.* (2011) estudiaron el género *Colpomenia*, presente en aguas templadas y tropicales. Dada la alta variabilidad morfológica de este grupo los autores reevaluaron la taxonomía a nivel de especie, basados en secuencias del gen *cox3*. Como resultado, los autores describieron una nueva especie, *Colpomenia claytonii* Boo, Lee, Cho & Nelson, basada en poblaciones de Corea, Japón, Hong Kong, Australia, Nueva Zelanda, Sudafrica y EUA. Los análisis filogenéticos mostraron que *C. claytonii* se segregó del resto de sus congeneres. *Colpomenia expansa* (Saunders) Lee se ubicó cercanamente relacionada a *C. claytonii*, y el clado que incluyó estas dos especies está cercanamente relacionado con *C. peregrina* Sauvageau. Se encontraron catorce haplotipos en *C. claytonii*, indicando una alta diversidad haplotípica y un patrón reciente de dispersión. Ese estudio reflejó, además, que *C. claytonii* está ampliamente distribuida a lo largo del océano Pacífico y Sudáfrica, y que previamente fue identificada de manera errónea como una variante de *C. peregrina*.

Rutas de dispersión de especies. Un factor clave del manejo y control de especies invasoras es la evaluación de la frecuencia con la que estas especies se introducen en las áreas, la magnitud de la introducción y el patrón de dispersión. El análisis de datos genéticos moleculares permite identificar la población fuente o múltiples introducciones, cuantificar los niveles de diversidad genética, trazar la historia biogeográfica de grupos algales y explorar el estatus de las poblaciones nativas e introducidas cuya taxonomía y biogeografía se encuentre un poco comprendida. El cambio climático ha exacerbado esta tendencia, facilitando la invasión de hábitats por especies introducidas (por actividad humana) que previamente no podían establecer grandes poblaciones, llevando a que sea más difícil distinguir entre introducciones naturales y antropogénicas. La detección temprana de especies no-nativas incrementa la oportunidad de erradicarlas antes de que se establezcan completamente, pero también es difícil discernir entre poblaciones nativas y recientemente establecidas de algas marinas debido a la escasez de datos sistemáticos, biogeográficos e históricos en numerosos casos (Teske *et al.* 2014).

Varela-Álvarez *et al.* (2011) desarrollaron microsátelites para explorar la estructura clonal y diversidad genética de poblaciones recientemente establecidas en el Mediterráneo de las especies invasoras *Caulerpa taxifolia* (M.Vahl) C.Agardh y *C. racemosa* (Forsskål) J. Agardh, y de las poblaciones nativas de *C. prolifera* (Forsskål) Lamouroux. Los autores comentaron que en 1984, *C. taxifolia* fue liberada accidentalmente en las costas del Mediterráneo y se extendió a Francia e Italia, y de ahí a las Islas Baleares, España. En las dos décadas pasadas *Caulerpa taxifolia* se extendió a lo largo de la costa mediterránea, donde dos especies (*C. taxifolia* y *C. racemosa*) se han diseminado en diversas áreas, anteriormente ocupadas por pastos marinos. Los autores evaluaron la diversidad genética de *Caulerpa* en dos escalas geográficas: una a escala poblacional (donde se recolectaron talos en Cala d'Or, Mallorca, España), y otra a escala de especie (donde se recolectaron muestras de diferentes sitios en el Mediterráneo, Atlántico y Océano Pacífico). Los resultados permitieron desarrollar nuevos microsátelites polimórficos para las tres especies estudiadas, lo que permitió entender la dinámica de la propagación de *Caulerpa* y el por qué de la dinámica de poblaciones y de la variación de la competitividad entre las especies y poblaciones.

Provan *et al.* (2005) evaluaron poblaciones de *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* (van Goor)

Silva, especie nativa de Japón, que se dispersó a Holanda y posteriormente a Europa. Los autores comentaron que en 1957 fue reportada en el Atlántico nor-occidental y desde entonces se convirtió en una especie problemática a lo largo de la costa este de EUA, dañando los bosques nativos de *kelp*. Posteriormente *C. fragile* ssp. *tomentosoides* se encontró en la costa pacífica de Norte América, en el pacífico chileno, Sudáfrica, Australia y Nueva Zelanda. Los autores rastrearon la historia invasiva de esa especie combinando marcadores plastidiales y microsatélites. Evaluaron además los niveles y patrones de diversidad genética de las poblaciones nativas y no nativas en el intervalo de distribución. Los resultados arrojaron valores muy bajos de variación genética (i.e., cuello de botella resultante de un efecto fundador) en *C. fragile* ssp. *tomentosoides*, tanto en poblaciones introducidas como en las nativas. Se encontraron además valores de variación genética extremadamente bajos, con solo cuatro haplotipos presentes en el intervalo nativo de la especie en Japón y solo dos en las poblaciones introducidas. La población invasora mostró un alto nivel de estructuración geográfica de haplotipos, con un haplotipo localizado en el Mediterráneo y los otros en las poblaciones del Atlántico noroeste, norte de Europa y Pacífico sur. Finalmente, se postuló que ocurrieron al menos dos eventos de introducción independientes de *C. fragile* ssp. *tomentosoides* en su historia biogeográfica. El análisis reveló la existencia de dos haplotipos dominantes que tienen un alto grado de estructuración geográfica en poblaciones invasoras, sugiriendo distintas introducciones en el Mediterráneo y el Atlántico Norte de poblaciones nativas en Japón.

CONSIDERACIONES FINALES.

La herramienta de la genética de poblaciones se ha utilizado en el campo de la ficología con diversos enfoques y métodos, su aplicación ha permitido un mejor entendimiento de los fenómenos evolutivos involucrados en la variación y distribución de las frecuencias alélicas en una población, cuyo resultado será la variación genética que dará origen a nuevas especies, como producto final de la evolución. La aplicación de esta herramienta, se ha direccionado fundamentalmente a las algas pardas y rojas, donde el método utilizado con mayor frecuencia ha sido el empleo de secuencias moleculares (Cuadro 1).

Finalmente debemos comentar que hasta la fecha existen escasos trabajos publicados de genética de

poblaciones que incluyen material mexicano de macroalgas (Boo *et al.* 2011; García-Rodríguez *et al.* 2013; Silberferd *et al.* 2013) debido probablemente a los altos costos que implican este tipo de estudios y al bagaje teórico previo que se debe tener para integrar diversas líneas como biogeografía, filogenia molecular y taxonomía del grupo en cuestión. Actualmente en nuestra Área de Ficología Comparada, Departamento de Hidrobiología, de la UAM-Iztapalapa se están formando a estudiantes especialistas en este campo de conocimiento. A la fecha se tiene en proceso una tesis doctoral que aborda a la variación genética de las poblaciones de *Hydropuntia cornea* (J. Agardh) Wynne (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas del Golfo de México y el Caribe mexicano.

AGRADECIMIENTOS.

Los autores agradecen el apoyo a PROMEP, a través del Proyecto PROMEP/103.5/13/6732.

REFERENCIAS

- Alberto, F., R. Santos & J.M. Leitao. 1997. DNA extraction and RAPD markers to assess the genetic similarity among *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyta) populations. *Journal of Phycology* 33: 706-710.
- Ashley, M.V. & Dow, B.D. 1994. The use of microsatellite analysis in population biology: background, methods and potential applications. In Schierwater, B., Streit, B., Wagner, G. P. & DeSalle, R. [Eds.] *Molecular Ecology and Evolution: Approaches and Applications*. Birkhauser Verlag, Basel, 185-201.
- Billard, E., C. Gaguin, G. Pearson, E. Serrao, C. Engel & M. Valero. 2005. Genetic isolation between three closely related taxa: *Fucus vesiculosus*, *F. spiralis* and *F. ceranoides* (Phaeophyceae). *Journal of Phycology* 41: 900-905.
- Boo, S.M., K.M. Lee, G.Y. Cho & W. Nelson. 2011. *Colpomenia claytonii* sp. nov. (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) based on morphology and mitochondrial *cox3* sequences. *Botanica Marina* 54: 159-167.
- Buchanan, J. & Zuccarello, G.C. 2012. Decoupling of short- and long-distance dispersal pathways in the endemic New Zealand seaweed *Carpophyllum maschalocarpum* (Phaeophyceae, Fucales). *Journal of Phycology* 48: 518-529.
- Cánovas, F.G., C.F Mota, E.A Serrão & G.A Pearson. 2011. Driving south: a multi-gene phylogeny of the brown algal family Fucaceae reveals relationships and recent drivers of a marine radiation. *BMC Evolutionary Biology* 11: 371.
- Caujapé-Castells, J. 2006. Brújula para botánicos desorientados en la genética de poblaciones. Exegen

- Ediciones. 133 pp.
- Cornejo, R.A., D.A. Serrato, B.R. Aguilar & M.G.R. Munive (compiladoras). 2014. Herramientas moleculares aplicadas en ecología: Aspectos teóricos y prácticos. SEMARNAT, INECC, UAM-I. 1ª Edición, 274 pp.
- Deluqui-Gurgel, C.F., S. Fredericq & J.N. Norris. 2004. Phylogeography of *Gracilaria tikvahiae* (Gracilariaceae, Rhodophyta): A Study of genetic discontinuity in a continuously distributed species based on molecular evidences. *Journal of Phycology* 40: 748-758.
- Eguiarte, L.E., V. Souza & X. Aguirre (compiladores). 2007. Ecología Molecular. SEMARNAT, INE, CONABIO, IEUNAM. 1ª Edición, 594 pp.
- Engel, C.R., C. Destombe & Valero, M. 2004. Mating system and gene flow in the red seaweeds *Gracilaria gracilis*: effect of haploid-diploid life history and intertidal rocky shore landscape on fine-scale genetic structure. *Heredity* 92: 289-298.
- García-Rodríguez, L.D., R. Riosmena-Rodríguez, S.Y. Kim, M. Lopez-Meyer, J.J.M. Lopez-Vivas & S.M. Boo. 2013. Recent introduction of *Gracilaria parvispora* (Gracilariales, Rhodophyta) in Baja California, Mexico. *Botanica Marina* 56(2): 143-150.
- Guillemin, M.L., C. Destombe, S. Faugeron, J.A. Correa & M. Valero. 2005. Development of microsatellites DNA markers in the cultivated seaweed, *Gracilaria chilensis* (Gracilariales, Rhodophyta). *Molecular Ecology Notes* 5: 155-157.
- Guillemin, M.L., S. Faugeron, C. Destombe, F. Viard, J.A. Correa & M. Valero. 2008. Genetic variation in wild and cultivated populations of the haploid-diploid red alga *Gracilaria chilensis*: How farming practices favor asexual reproduction and heterozygosity. *Evolution* 62(6): 1500-1519.
- Gulbransen, D.J., K.J. McGlathery, M. Marklund, J.N. Norris & C.F.D. Gurgel. 2012. *Gracilaria vermiculophylla* (Rhodophyta, Gracilariales) in the Virginia coastal bays, USA: *cox1* analysis reveals high genetic richness of an introduced macroalgae. *Journal of Phycology* 48: 1278-1283.
- Ho, C-L, P. S-M. & T. Pang. 2011. Application of polymerase chain reaction (PCR) using random amplified polymorphic DNA (RAPD) primers in the molecular identification of selected *Sargassum* species (Phaeophyta, Fucales). *European Journal of Phycology* 30(4): 273-280.
- Kim, G.H., J.B. Shim, T.A. Klochkova, J.A. West & G.C. Zuccarello. 2008. The utility of proteomics in algal taxonomy: *Bostrychia radicans/B. moritziana* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) as a model study. *Journal of Phycology* 44: 1519-28.
- Leliaert, F., H. Verbruggen, P. Vanormelingen, F. Steen, J.M. Lopez-Bautista, G.C. Zuccarello & O. De Clerck. 2014. DNA-based species delimitation in algae. *European Journal of Phycology* 49: 179-196.
- Macaya, E.C. & Zuccarello, G.C. 2010. Genetic structure of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* along the southern Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 420: 103-112.
- Marston, M. & Villavard-Bohnsack, M. 2002. Genetic variability and potential sources of *Grateloupia doryphora* (Halymeniaceae, Rhodophyta), and invasive species in Rhode Island waters (USA). *Journal of Phycology* 38: 649-658.
- Mc Ivor, L., C.A. Maggs, J. Provan & M.J. Stanhope. 2001. *rbcl* sequences reveal multiple cryptic introductions of the Japanese red alga *Polysiphonia harveyi*. *Molecular Ecology* 10: 911-919.
- Neiva, J., J. Assis, F. Fernandes, G.A. Pearson & E.A. Serrao. 2014. Species distribution models and mitochondrial DNA phylogeography suggest an extensive biogeographical shift in the high-intertidal seaweed *Pelvetia canaliculata*. *Journal of Biogeography* 1: 1-12.
- Oppliger, L.V., P. von Dassow, S. Bouchemousse, M. Robuchon, M. Valero, J.A. Correa, S. Mauger & C. Destombe. 2014. Alteration of sexual reproduction and genetic diversity in the Kelp species *Laminaria digitata* at the southern limit of its range. *PLoS ONE* 9(7): e102518. doi:10.1371/journal.pone.0102518.
- Provan, J., S. Murphy & C.A. Maggs. 2005. Tracking the invasive history of the green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*. *Molecular Ecology* 14: 189-194.
- Silberfeld, T., L. Bittner, C. Fernández-García, C. Cruaud, F. Rousseau, B. de Reviers, F. Leliaert, C.E. Payri & O. De Clerck. 2013. Species diversity, phylogeny and large scale biogeographic patterns of the genus *Padina* (Phaeophyceae, Dictyotales). *Journal of Phycology* 49: 130-142.
- Sook, M.K., E. Chan-Yang, S. Yeon-Kim, K. Hwang & S. Min-Boo. 2008. Reinstatement of *Gracilariopsis chorda* (Gracilariaceae, Rhodophyta) based on plastid *rbcl* and mitochondrial *cox1* sequences. *Algae* 23(3): 209-217.
- Sosa, P.A., M.A. Cabrera-Pérez & G. García-Reina. 1996. Genetic variation of *Gracilaria cervicornis* (Rhodophyta) gametophytes from the Canary Islands. *European Journal of Phycology* 3: 143-7.
- Teske, P.R., J. Sandoval-Castillo, J.M. Waters & L.B. Beheregaray. 2014. Can novel genetic analyses help to identify low-dispersal marine invasive species? *Ecology and Evolution* 1-19.
- Tronholm, A., F. Steen, L. Tyberghein, F. Leliaert, H. Verbruggen, M.A. Ribera-Siguan & O. De Clerck. 2010. Species delimitation, taxonomy, and biogeography of *Dictyota* in Europe (Dictyotales, Phaeophyceae). *Journal of Phycology* 46: 1301-1321.
- Van Oppen, M.J.H., H. Klerk, J.L. Olsen & W.T. Stam. 1996. Hidden diversity in the marine algae: some examples

- of genetic variation below the species level. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76: 239-42.
- Varela-Álvarez, E., T.C. Glenn, E.A. Serrão, C.M. Duarte, B. Martínez-Daranas, M. Valero & N. Marbá. 2011. Dinucleotide microsatellite markers in the genus *Caulerpa*. *Journal of Applied Phycology* 23: 715-719.
- Wattier, R., J.F. Dallas, C. Destombe, P. Saumitou-Laprade & M. Valero. 1997. Single locus microsatellites in Gracilariales (Rhodophyta): high level of genetic variability within *Gracilaria gracilis* and conservation in related species. *Journal of Phycology* 33: 868-880.
- Wichachucherd, B., A. Prathep & G.C. Zuccarello. 2014. Phylogeography of *Padina boryana* (Dictyotales, Phaeophyceae) around the Thai-Malay Peninsula. *European Journal of Phycology* 49(3): 313-323.
- Yang, E.C., M.S. Kim, P.J.L. Geraldino, D. Sahoo, J.A. Shin & S.M. Boo. 2008. Mitochondrial *cox1* and plastid *rbcL* genes of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariaceae, Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology* 20: 161-168.
- Yow, Y.Y., P.E. Lim & S.M. Phang. 2011. Genetic diversity of *Gracilaria changaii* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from west coast, Peninsular Malaysia based on mitochondrial *cox1* gene analysis. *Journal of Applied Phycology* 23: 219-226.
- Zuccarello, G.C., J. Bartlett & P.H. Yeates. 2000. Differentiation of *Caloglossa leprieurii* (Rhodophyta) populations in northern and eastern Australia using plastid haplotypes. *European Journal of Phycology* 35: 357-363.
- Zuccarello, G.C., J. Buchanan, J.A. West & F.F. Pedroche. 2011. Genetic diversity of the mangrove-associated alga *Bostrychia radicans/Bostrychia moritziana* (Ceramiales, Rhodophyta) from southern Central America. *Phycological Research* 59: 98-104.
- Zuccarello, G.C., G. Burger, J.A. West & R.J. King. 1999a. A mitochondrial marker for red algal intraspecific relationships. *Molecular Ecology* 8: 1443-1447.
- Zuccarello, G.C., N. Schidlo, L. Mcivor & M.D. Guiry. 2005. A molecular re-examination of speciation in the intertidal red alga *Mastocarpus stellatus* (Gigartinales, Rhodophyta) in Europe. *European Journal of Phycology* 40(4): 337-344.
- Zuccarello, G.C., J.A. West, M. Kamiya & R.J. King. 1999b. A rapid method to score plastid haplotypes in red seaweeds and its use in determining parental inheritance of plastids in the red alga *Bostrychia* (Ceramiales). *Hydrobiologia* 401: 207-214.
- Zuccarello, G.C., J.A. West & R.J. King. 1999c. Evolutionary divergence in the *Bostrychia moritziana/B. radicans* complex (Rhodomelaceae, Rhodophyta): molecular and hybridization data. *Phycologia* 38(3): 234-244.

Recibido: 23 de febrero de 2015

Revisado: 15 de abril de 2015

Corregido: 22 de abril de 2015

Aceptado: 28 de abril de 2015

Revisor: Laura M. Márquez Valdelamar

Cuadro 1. Resumen de enfoques, métodos y grupos macroalgales abordados con la herramienta de la genética de poblaciones.

Enfoque	Método	Grupo algal abordado (Ejemplos)	Referencias
Filogeografía	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox1</i> , <i>cox3</i> , <i>cox2-3</i> espaciadora, 23S/trnK espaciadora intergénica; plastidiales: <i>rbcL</i> , RuBisCO espaciadora; y nucleares: 28S, ITS, 18S)	Parda (<i>Padina boryana</i>) y Roja (<i>Gracilaria tikvahiae</i>)	Wichachucherd <i>et al.</i> 2014, Deluqui-Gurgel <i>et al.</i> 2004
Patrones Biogeográficos	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox3</i> ; plastidiales: <i>rbcL</i>)	Parda (<i>Padina</i>)	Silberferd <i>et al.</i> 2013
Delimitación de especies	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox1</i> , <i>cox2-3</i> espaciadora; nucleares: 18S, ITS, 28S; plastidiales: <i>rbcL</i> , RuBisCO espaciadora, <i>psbA</i> , <i>nad1</i>)	Roja (<i>Gracilariopsis chorda</i>) y Parda (<i>Dictyota dichotoma</i>)	Sook <i>et al.</i> 2008, Tronholm <i>et al.</i> 2010
	Microsatélites	Parda (<i>Fucus vesiculosus</i>)	Billard <i>et al.</i> 2005
	RAPD	Parda (<i>Sargassum</i>)	Ho <i>et al.</i> 2011
Diversidad Genética	SSCP	Roja (<i>Bostrychia radicans</i>)	Zuccarello <i>et al.</i> 1999c
	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox1</i> , <i>cox2-3</i> espaciadora; nucleares: 28S; plastidiales: <i>rbcL</i> , UPA, RuBisCO espaciadora)	Roja (<i>Gracilaria changii</i>)	Yow <i>et al.</i> 2011
	Microsatélites	Roja (<i>Gracilaria gracilis</i>)	Wattier <i>et al.</i> 1997
	Isoenzimas	Roja (<i>Gracilaria cervicornis</i>)	Sosa <i>et al.</i> 1996
	RAPD	Roja (<i>Gelidium sesquipedale</i>)	Alberto <i>et al.</i> 1997
Estructura genética	SSCP	Roja (<i>Caloglossa leprieurii</i>)	Zuccarello <i>et al.</i> 2000
	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: espaciador <i>atp8</i> - trnS; plastidiales: RuBisCO espaciadora; nucleares: ITS1)	Parda (<i>Macrocystis pyrifera</i>) y Roja (<i>Bostrychia radicans</i>)	Macaya y Zuccarello 2010
	Microsatélites	Roja (<i>Gracilaria gracilis</i>)	Engel <i>et al.</i> 2004
Patrones de especiación (Radiación)	SSCP	Roja (<i>Bostrychia radicans</i>)	Zuccarello <i>et al.</i> 1999b
	Secuencias de ADN (genes nucleares: ITS)	Parda (<i>Fucus</i>)	Cánovas <i>et al.</i> 2011
Especies cultivables (comerciales)	RFLP	Roja (<i>Mastocarpus stellatus</i>)	Zuccarello <i>et al.</i> 2005
	Microsatélites	Roja (<i>Gracilaria chilensis</i>)	Guillemin <i>et al.</i> 2005
	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox2-3</i> espaciadora, <i>cox1</i> ; plastidiales: RuBisCO espaciadora)	Roja (<i>Gracilaria changii</i>)	Yow <i>et al.</i> 2011
	RAPD	Roja (<i>Gelidium sesquipedale</i>)	Alberto <i>et al.</i> 1997

Procesos de Introducciones múltiples crípticas	Secuenciación de ADN (genes plastidiales: <i>rbcL</i>)	Roja (<i>Polysiphonia harveyi</i>)	Mc Ivor <i>et al.</i> 2001
Propuesta de nuevas especies	Secuenciación de ADN (genes mitocondriales: <i>cox3</i>)	Parda (<i>Colpomenia claytonii</i>)	Boo <i>et al.</i> 2011
Rutas de dispersión de especies (invasoras y no invasoras)	Secuenciación de ADN (genes plastidiales: <i>rbcL</i> , <i>rp116-rps3</i> ; mitocondriales: <i>cox2-3</i> espaciadora, <i>cox1</i>)	Roja (<i>Gracilaria vermiculophylla</i>) y Verde (<i>Codium fragile</i>)	Gulbransen <i>et al.</i> 2012, Provan <i>et al.</i> 2005
	Microsatélites	Verde (<i>C. taxifolia</i>)	Varela-Alvarez <i>et al.</i> 2011
	RAPD	Roja (<i>Grateloupia doryphora</i>)	Marston y Villavard-Bohnsack 2002
	SSCP	Parda (<i>Carpophyllum maschalocarpum</i>)	Buchanan y Zuccarello 2012

CRÉDITOS A LAS FOTOS DE LA PORTADA

Cymbella mexicana (Ehrenberg) Cleve. Cantera Oriente, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, CU, UNAM. México, D.F. Fotos de E. Novelo