

Tesis defendida por
Nancy Claudia Saavedra Sotelo
y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Axayácatl Rocha Olivares
Director del Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Miembro del Comité

Dr. Alejandro Francisco Parés
Sierra
Miembro del Comité

Dr. Héctor Reyes Bonilla
Miembro del Comité

Dra. María del Carmen Lucila Lares
Reyes
Coordinador
Programa de Posgrado en Ecología
Mariana

Dr. Jesús Favela Vara
Director de la
Dirección de Estudios de Posgrado

Diciembre de 2013

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA**



Programa de Posgrado en Ciencias
en Ecología Marina

Viviendo en el límite: evaluación del efecto de hábitats marginales en la diversidad y
diferenciación genética de corales hermatípicos en el Golfo de California y el Pacífico
mexicano

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de

Doctor en Ciencias
Presenta:

Nancy Claudia Saavedra Sotelo

Ensenada, Baja California, México
2013

Resumen de la tesis de Nancy Claudia Saavedra Sotelo, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Doctor en Ciencias en Ecología Marina.

Viviendo en el límite: evaluación del efecto de hábitats marginales en la diversidad y diferenciación genética de corales hermatípicos en el Golfo de California y el Pacífico mexicano

Resumen aprobado por:

Dr. Axayácatl Rocha Olivares

Los hábitats marginales se caracterizan por tener condiciones ambientales subóptimas para algunas poblaciones, lo que las hace más vulnerables a cambios ambientales. Dicha vulnerabilidad dependerá de los niveles de conectividad demográfica entre poblaciones marginales y centrales, así como de la capacidad adaptativa de la especie. En corales hermatípicos la conectividad demográfica está mediada principalmente por sus estadios larvales planctónicos; por lo que la permanencia de las poblaciones periféricas dependerá de un exitoso reclutamiento local y colonización de organismos provenientes de otras poblaciones. En este estudio se planteó que el Golfo de California (GC) representa un hábitat marginal para corales hermatípicos, ya que es la región más norteña de su distribución en el Pacífico Oriental Tropical. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de hábitats marginales en la diversidad y diferenciación genética de *Porites panamensis* y *Pocillopora verrucosa* en el GC y Pacífico mexicano (PM). Para *P. panamensis* se analizaron dos regiones del ADN nuclear (ADNn) y cinco loci aloenzimáticos, mientras que para *P. verrucosa* se analizaron 9 loci microsatelitales. Los resultados mostraron estructura genética significativa en ambas especies. Cada especie presentó diferente grado de estructura genética (*P. panamensis* $\Phi_{st_{ADNn-1}} = 0.726$, $\Phi_{st_{ADNn-2}} = 0.385$ y $F_{st_{alozenzimas}} = 0.138$; *P. verrucosa* $F_{st} = 0.059$ y $R_{st} = 0.137$) debida a un efecto combinado entre la fragmentación del hábitat y el potencial de dispersión de cada especie. Las estimaciones del flujo genético concuerdan con el grado de estructura genética en cada especie; en particular *P. verrucosa* se comporta como una metapoblación ya que presentó poblaciones “fuente” en el GC y poblaciones “sumidero” en el PM; mientras que *P. panamensis* presentó menores conexiones de flujo genético entre poblaciones, siendo las poblaciones del GC las más conectadas (centro de abundancia). En cuanto a la diversidad genética, *P. panamensis* presentó valores altos de diversidad haplotípica en el GC mientras que *P. verrucosa* tuvo altos valores de diversidad genotípica en ambas regiones; sin embargo no hubo diferencias significativas entre el GC y PM. Los resultados genéticos concuerdan con las características ambientales, ya que el GC no representa un hábitat marginal como se planteó, debido a que nuestro trabajo provee evidencia de condiciones ambientales favorables para el asentamiento y desarrollo de corales (costa rocosa continua y aguas claras). Por el contrario, el PM presenta una heterogeneidad ambiental a lo largo de sus costas con sistemas lagunares que aportan una carga sedimentaria y de materia orgánica desfavorables para el desarrollo de comunidades coralinas. Por lo tanto, la marginalidad y centralidad ecológica de las poblaciones no necesariamente es referida a una posición geográfica, sino también a la calidad del hábitat a lo largo de la distribución de una especie.

Palabras clave: **hábitat marginal, diversidad genética, estructura genética, flujo genético, corales hermatípicos, metapoblación, genética del paisaje, modelo de nicho ecológico.**

Abstract of the thesis presented by Nancy Claudia Saavedra Sotelo as a partial requirement to obtain the Master or Doctor in Science degree in Marine Ecology.

Living on the edge: assessment of marginal habitats effect in genetic diversity and differentiation of hermatypic corals in the Gulf of California and the Mexican Pacific

Abstract approved by:

Dr. Axáyacatl Rocha Olivares

Marginal habitats are characterized by suboptimal environmental conditions which make residing populations more vulnerable to environmental changes. This vulnerability will largely depend on levels of demographic connectivity between marginal and central populations as well as the adaptive capacity of species to respond to adverse conditions. In hermatypic corals, demographic connectivity is mediated mainly by their planktonic larval stages. Accordingly, the persistence of peripheral populations will depend on a successful local recruitment and colonization of organisms from other populations. In this research, we hypothesized that the Gulf of California (GC) represents a marginal habitat to hermatypic corals given that it is the northernmost limit of coral distribution in the Eastern Tropical Pacific. The aim of this work was to evaluate the effect of marginal habitats on the genetic diversity and differentiation of *Porites panamensis* and *Pocillopora verrucosa* in the GC and the Mexican Pacific (MP). In *P. panamensis* we analyzed two regions of nuclear DNA (nDNA) and five alloenzymatic loci, whereas for *P. verrucosa* we analyzed nine microsatellite loci. The results showed significant genetic structure in both species. Each showed different degrees of genetic structure (*P. panamensis* $\Phi_{st_{nDNA-1}} = 0.726$, $\Phi_{st_{nDNA-2}} = 0.385$ y $F_{st_{alloenzymes}} = 0.138$; *P. verrucosa* $F_{st} = 0.059$ y $R_{st} = 0.137$) due to the combined effect of habitat fragmentation and its dispersal potential. Model based estimates of gene flow agreed with the degree of genetic structure in each species; particularly, *P. verrucosa* behaves as a metapopulation with subpopulations in the GC acting as “source” and MP subpopulations as “sink”; whereas *P. panamensis* presented smaller levels of genetic connectivity among populations, the highest being found in the GC (center of abundance). In terms of genetic diversity, *P. panamensis* presented high values of haplotype diversity in the GC whereas *P. verrucosa* had high values of genotypic diversity throughout the study area; however, there are no significant differences between GC and MP in both species. The genetic results are consistent with the environmental characteristics of each region, since the GC is not a marginal habitat as hypothesized, our results show it has suitable environmental conditions for settlement and development of corals (continuous rocky shores and water clarity). In contrast, the MP coast is environmentally heterogeneous, with lagoon systems that provide sediments and organic matter loads in the water column, which are unfavorable for the development of coral communities. Therefore, ecological marginality and centrality of populations is not necessarily due a geographical position but also to habitat quality along of the distribution of a species.

Keywords: marginal habitat, genetic diversity, genetic structure, gene flow, hermatypic hermatypic corals, metapopulation, seascape genetics, ecological niche model.

Dedicatorias

*A mi amor incondicional
Erick*

*A mis padres
Felicitas y Eugenio*

*A mis hermanas
Tania y Nadya*

*A mis sobrinos
Diego, Hayde, Roberto, Luna y Mateo*

*A LA VIDA....
Por el simple hecho de respirar.
Por sentir amor, tristeza, cariño, enojo,
y cada uno de los sentimientos que nos hacen sentir vivos.
Por no dejar de sorprenderme cada día de la vida misma.
Por aprender y enseñar.
Porque simplemente hay que disfrutarla.*

Agradecimientos

Quisiera pedir una disculpa anticipada a aquellas personas o instituciones que colaboraron en este trabajo de algún modo y que llegará a omitir en esta lista de agradecimientos. Después de esperar 4.3 años para escribir dicha lista, es posible que mi memoria me juegue una mala pasada.

A mi comité de tesis, por los cuestionamientos realizados a este proyecto, lo cual promovió mejoras en todos los sentidos, especialmente a:

A mi director de tesis Axayácatl Rocha, por tus enseñanzas, por tu rigurosa forma de evaluar mi trabajo científico y por demostrarme que puedo llegar más allá de los límites que me pongo.

A Luis Calderón, por ser mi amigo y por siempre creer en mí, si hay alguien que siempre me dio su apoyo incondicional, ese eres tú.

A Héctor Reyes, por tu valiosa colaboración en cada uno de los trabajos realizados, por tus preguntas que me sacaban de mi burbuja y sobre todo por siempre estar dispuesto a nuestras peticiones e ideas.

A Alejandro Parés, por el apoyo para terminar la tesis a tiempo.

A todo el equipo de coralinólogos del Pacífico mexicano, por su valioso apoyo en la colecta de muestras: Luis y su laboratorio de EPZC en CICESE; Héctor y todo su laboratorio de Sistemas Arrecifales de la UABCS en La Paz; David Paz y sus colegas en el CIBNor La Paz; José A. Cruz (Janto) y sus colegas esponjolólogos de la UNAM-ICMYL Mazatlán; Amilcar Cúpul y sus estudiantes del CUC-UdeG en Puerto Vallarta; Andrés López y sus estudiantes en Puerto Ángel.

A las personas que colaboraron directamente con la realización de la tesis: Alejandro Delgadillo por el apoyo en la amplificación de microsatélites, Héctor Reyes por el análisis de nicho ecológico; Luis Calderón por la proporción de los datos y análisis históricos de los corales; a José M. Domínguez e Isabel Hernández por el apoyo gráfico en las imágenes; a Andrea Lievana, Kristen Francis, Melba de Jesús, Ruth Gingold y Mike Hellberg por sus comentarios y correcciones en el primer artículo científico derivado de esta tesis.

A las instituciones que financiaron el proyecto y me otorgaron una beca para realizar mis estudios de posgrado: proyecto interno CICESE (no. 625112); CONACYT-SEMARNAT (no. 23390, no. 108302); CONACYT (no. 80228, no. 157993); becas de posgrado otorgadas por CONACYT y CICESE.

A los profesores con los que tuve la oportunidad de tomar clases y apoyar en algunos cursos, de cada uno de ellos me llevo una enseñanza muy valiosa.

A toda la plantilla administrativa del CICESE de la cual recibí el apoyo a lo largo de mi estancia en CICESE y para culminar con el grado, principalmente a: Elizabeth Farías, Dolores Sarracino, Citlali Romero, Ivonne Best, Norma Fuentes, Elvia Serrano, Karla Aceves, Lucía Román, Lupita Rodríguez y Julieta Casto.

A mis compañeros y amigos del laboratorio Ecología Molecular de CICESE, de cada uno de ellos recibí buenos consejos y enseñanzas, pero sobre todo por hacer divertido cada uno de los días de trabajo entre extracciones de ADN y PCR's: Geo (Geito, Geuchis, y todas sus variantes!), Erick, Abigail, Andrea Figueroa, Pablo, Jorge, Mirayana, Francesco, Ana, Mariana Ferrera, Violeta, Ivonne, Argelia, Celia y José.

Al grupo de estudiantes de doctorado del posgrado de Ecología Marina en CICESE, gracias a nuestras reuniones de discusión que motivaron mi interés por aprender más de muchos temas y por su apoyo para mejorar mis presentaciones científicas. Principalmente a la fundadora del grupo Ruth Gingold, esperemos que esto sea una tradición en el posgrado por mucho tiempo: Mary Carmen, Karina, Erick, Ricardo, Geo, Jose, Andrea, Jenny, Manuel, Eleana, Ana, Isa y Tere.

A mis amigos que siempre tuvieron una palabra de apoyo, con los cuales he compartido charlas, comidas, fiestas, desvelos, clases, viajes, trabajo y miles de aventuras, por estar siempre cuando los necesité: Erick, Magnolia, Mariana Bobadilla, Andrea Lievana, Geo, Mary Carmen, Ruth, Mariana Sánchez, Melba, Pamela, Nacho, Oscar, Ángeles, Lucero, Gemma, Ana Castillo, Mirayana, Pablo, Francesco, Ana Giraldo, Asier, Jenny, Gina, Caro, Tere, Isa, Luz, Elea, Alma, Emiliano, Ceci y Oscar Sosa.

Al CICESE, por permitirme ser parte de esta institución que ha formado a grandes científicos. ¡Gracias por dejarme ser parte de estos 40 años!

Y finalmente y más importante a mi FAMILIA, a ellos por todo lo que soy:
a Erick pareja y cómplice en toda esta aventura, no tengo como agradecerle tanto apoyo, simplemente TE AMO; a mi madre por darme la mejor herencia "trabajar duro para conseguir lo que se quiere"; a mi padre por creer en mí siempre; a mis hermanas por ser las mejores amigas, pero sobre todo por darme la alegría de tener muchos angelitos tan divertidos; a Diego, por hacerme tu héroe aunque no lo merezca. Para ellos el mas cariñoso y puro agradecimiento por guiarme en esta vida, LOS AMO!

Ensenada, B. C., a 2 de diciembre de 2013

Contenido	Página
Resumen español.....	ii
Resumen inglés.....	iii
Dedicatorias.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas.....	xi
Capítulo 1. Introducción general.....	1
1.1. Hábitats y poblaciones marginales.....	1
1.2. Distribución de los corales hermatípicos en el Pacífico Tropical Oriental.....	1
1.3. Características de las poblaciones coralinas marginales.....	2
1.4. Genética poblacional de corales hermatípicos en límites de distribución.....	4
1.5. Justificación.....	8
1.6. Hipótesis generales.....	9
1.7. Objetivos generales.....	10
Capítulo 2: Evaluación de la marginalidad y centralidad de <i>Porites panamensis</i> mediante un modelo biogeográfico.....	12
2.1. Introducción.....	12
2.2. Metodología.....	15
2.2.1. Patrón de abundancia.....	15
2.2.2. Modelo de Nicho Ecológico (MNE).....	16
2.2.3. Colecta de tejidos y trabajo de laboratorio.....	18
2.2.4. Análisis de datos genéticos y ambientales.....	20
2.3. Resultados.....	22
2.3.1. Patrón de abundancia y modelo de nicho ecológico en el GC y PM.....	22
2.3.2. Polimorfismos intragenómicos del ADNr.....	27
2.3.3. Patrón geográfico de diversidad genética.....	27
2.3.4. Patrón geográfico de estructura y flujo genético.....	32
2.3.5. Variables ambientales relacionadas con los patrones genéticos.....	38
2.4. Discusión.....	43
2.4.1. Patrón de abundancia y variación ambiental.....	43
2.4.2. Predicciones de la HRCA sobre el patrón de diversidad genética.....	46
2.4.3. Predicciones de la HRCA sobre el patrón de estructura y flujo genético.....	47
Capítulo 3. Influencia de las estrategias reproductivas en la genética del paisaje de <i>Pocillopora verrucosa</i>	51
3.1. Introducción.....	51
3.2. Metodología.....	54
3.2.1. Sitios de muestreo y colecta de tejidos.....	54
3.2.2. Amplificación y genotipificación de microsatelites.....	55
3.2.3. Análisis genéticos.....	57
3.2.4. Análisis de datos genéticos y ambientales.....	60
3.3. Resultados.....	60
3.3.1. Diversidad genética.....	61

3.3.2.	Tipo de reproducción y su prevalencia	65
3.3.3.	Estructura genética	66
3.3.4.	Flujo genético.....	71
3.3.5.	Relación entre la diferenciación genética y el ambiente.....	74
3.4.	Discusión	74
3.4.1.	Patrón de diversidad genética	74
3.4.2.	Importancia relativa de la reproducción sexual y asexual	76
3.4.3.	Patrón de estructura genética.....	77
3.4.4.	Patrón de flujo genético	79
Capítulo 4.	Filogeografía comparativa de corales hermatípicos dominantes en el Golfo de California y Pacífico mexicano	82
4.1.	Introducción	82
4.2.	Metodología.....	84
4.2.1.	Obtención de secuencias de ADN	84
4.2.2.	Análisis de datos.....	85
4.3.	Resultados.....	85
4.3.1.	Reconstrucción filogenética de <i>Pavona gigantea</i>	85
4.3.2.	Reconstrucción filogenética de <i>Porites panamensis</i>	88
4.3.3.	Reconstrucción filogenética de <i>Pocillopora verrucosa</i>	92
4.4.	Discusión	94
Capítulo 5.	Discusión y conclusión	98
Referencias bibliográficas.....		102
Anexos		117
Anexo 1		117
Anexo 2		118
Anexo 3.....		119
Anexo 4		121
Anexo 5.....		123
Anexo 6.....		124

Lista de figuras

Figura 1. Mapa que muestra localidades con mayor abundancia de corales hermatípicos en el Pacífico oriental tropical.....	3
Figura 2. Patrones de diferenciación genética basados en la cantidad de flujo genético y tamaño poblacional efectivo (N_e).....	5
Figura 3. Patrón de abundancia de los corales hermatípicos del Golfo de California y Pacífico mexicano.	23
Figura 4. Estimación de la probabilidad del hábitat de <i>Porites panamensis</i> utilizando un modelo de máxima entropía (MaxEnt).	25
Figura 5. Arquitectura genética de <i>Porites panamensis</i> utilizando ADNr.....	28
Figura 6. Arquitectura genética de <i>Porites panamensis</i> utilizando ORF.	29
Figura 7. Arquitectura genética de <i>Porites panamensis</i> utilizando loci aloenzimáticos.	30
Figura 8. Correlación entre la riqueza haplotípica del ADNr y el porcentaje de cobertura de coral vivo en <i>Porites panamensis</i>	32
Figura 9. Dirección y magnitud del flujo genético entre pares de poblaciones (círculos negros) de <i>Porites panamensis</i> , estimados a partir de secuencias de ADNr.	36
Figura 10. Correlación entre la diversidad genética de <i>Porites panamensis</i> utilizando ADNr y el componente principal 2 (CP2). a) Riqueza haplotípica estandarizada ($A_{(12)}$) vs CP2; b) diversidad haplotípica estandarizada ($h_{(12)}$) vs CP2.	39
Figura 11. Prueba de aislamiento por distancia de <i>Porites panamensis</i> en el Golfo de California y Pacífico mexicano. Gráfica de dispersión de puntos de a) Φ_{st} ADNr y b) F_{st} aloenzimas en función de la distancia geográfica. P= poblaciones peninsulares, C= poblaciones continentales.	42
Figura 12. Clasificación de localidades de acuerdo a su tipo de reproducción en base a los valores de equidad (G_o/N_g) propuestos por Baums <i>et al.</i> , (2006b).	66
Figura 13. Número más probable de grupos en equilibrio genotípico y de ligamiento obtenido mediante STRUCTURE utilizando el método propuesto por Evanno <i>et al.</i> (2005).	67
Figura 14. (a) Probabilidad de pertenencia de cada colonia de coral a una de los posibles grupos genéticos identificados con colores. (b) Graficas circulares muestran la proporción de individuos de cada localidad que pertenecen a cada grupo genético estimado por STRUCTURE.....	68
Figura 15. Dirección y magnitud del flujo genético entre pares de poblaciones de <i>Pocillopora verrucosa</i> estimados a partir de nueve microsatélites.....	73
Figura 16. Árbol filogenético Neighbor-Joining de haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de <i>Pavona gigantea</i> , enraizado con una secuencia de <i>Pavona cactus</i> como grupo externo.	86
Figura 17. Árbol filogenético consenso de 143 árboles de Máxima Parsimonia, el cual agrupa haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de <i>Pavona gigantea</i> , enraizado con una secuencia de <i>Pavona cactus</i> como grupo externo.....	87
Figura 18. Árbol filogenético Neighbor-Joining de haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de <i>Porites panamensis</i> , enraizado con una secuencia de <i>Porites colonensis</i> como grupo externo.....	89

Figura 19. Árbol filogenético consenso de 309 árboles de Máxima Parsimonia, el cual agrupa haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de <i>Porites panamensis</i> , enraizado con una secuencia de <i>Porites colonensis</i> como grupo externo.....	90
Figura 20. Árbol filogenético Neighbor-Joining de haplotipos del locus ORF de <i>Porites panamensis</i> , enraizado con una secuencia de <i>Stylophora pistillata</i> como grupo externo.....	91
Figura 21. Árbol filogenético consenso de 245 árboles de Máxima Parsimonia, el cual agrupa haplotipos del locus ORF de <i>Porites panamensis</i> , enraizado con una secuencia de <i>Stylophora pistillata</i> como grupo externo.	92
Figura 22. Árbol filogenético Neighbor-Joining de haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de <i>Pocillopora verrucosa</i> , enraizado con una secuencia de <i>Pocillopora ligulata</i> como grupo externo.	93
Figura 23. Árbol filogenético consenso de 109 árboles de Máxima Parsimonia, el cual agrupa haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de <i>Pocillopora verrucosa</i> , enraizado con una secuencia de <i>Pocillopora ligulata</i> como grupo externo.	94

Lista de tablas

Tabla 1. Localidades, fechas de muestreo de cobertura de coral y colecta de tejidos (mes/año) número total de transectos por sitio (Tr).	16
Tabla 2. Variables ambientales obtenidas de bases de datos públicas para modelar el nicho ecológico de <i>P. panamensis</i> mediante el programa MaxEnt v3.3.3 (Phillips et al., 2004).	18
Tabla 3. Condiciones químicas del PCR y perfil de termociclado (PT) para cada locus.20	
Tabla 4. Tamaño de muestra (n), número de haplotipos o alelos (A), haplotipos o alelos privados (pA), diversidad haplotípica ($h \pm SD$), diversidad nucleotídica ($\pi \pm SD$), heterocigocidad observada (H_o), heterocigocidad esperada (H_e), cobertura de coral vivo de <i>Porites panamensis</i> (% CC) y probabilidad de ocurrencia derivada de MaxEnt (PO). Localidades caracterizadas como peninsulares (BLA, BC, LO, LP, PA, CP) y continentales (MZ, IM, CA, BH). Datos aloenzimáticos obtenidos de Paz-García et al. (2012).	26
Tabla 5. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) para estimar los niveles de diferenciación genética entre regiones (Φ_{ct}), entre localidades dentro de regiones (Φ_{sc}) y entre todas las localidades (Φ_{st}) utilizando secuencias de ADN, y un Análisis de Varianza análogo (ANOVA, estadístico F) utilizando aloenzimas.	33
Tabla 6. Comparaciones pareadas de Φ_{st} and F_{st} entre poblaciones de <i>Porites panamensis</i> obtenidas con ADN _r , ORF y aloenzimas. Distancias geográficas lineales entre localidades en km para el análisis de aislamiento de distancia con el programa IBD.	34
Tabla 7. Estimaciones de tamaños poblacionales efectivos ($\theta = 2 Ne \mu$) y tasas de migración entre poblaciones ($M = m/\mu$). Los parámetros estimados incluyen intervalos de confianza del 95%. Los vectores indican la dirección del flujo genético y los datos en negritas representan los valores más altos.	37
Tabla 8. Resultados de la prueba de Mantel parcial entre matrices de diferenciación genética (Φ_{st} ADN _r y F_{st} aloenzimas), distancias geográficas lineales (Km), y distancias ambientales (distancias euclidianas).	41
Tabla 9. Condiciones químicas del PCR y perfil de termociclado (PT) para dos paneles de loci (PV= PV2, PV6 y PV7; Pd= Pd3-2, Pd3-5, Pd2-6, Pd2-7, Pd3-8 y Pd3-9). Para realizar el PCR <i>touch down</i> , en todos los loci se incrementó la temperatura de anillamiento específica para cada locus 10 °C arriba de su temperatura de anillamiento teórica, bajando 2°C en cada ciclo en el paso 2 del PT.	56
Tabla 10. Secuencias de los primers usados para amplificar nueve loci microsatelitales y fluoróforos utilizados (M13-fluoróforo: FAM, VIC, NED y PET). TA= Temperatura de anillamiento, MR= Motivo de repetición	57
Tabla 11. Criterios de clasificación de tipos de reproducción de acuerdo a valores de equidad y diversidad genotípica observados (Baums et al, 2006b).	59
Tabla 12. Localidades muestreadas; parámetros poblacionales medidos (PP) para cada locus, localidad y promedios: tamaños de muestra (n), número de alelos (A), riqueza alélica estandarizada (rA).	62
Tabla 13. Diversidad de loci microsatelitales analizados por, localidad: coeficiente de endogamia (Fis), heterocigocidad esperada (H_e) y observada (H_o).	63

Tabla 14. Índices de diversidad genotípica calculados para cada localidad: tamaño de muestra (N), genotipos multilocus únicos (N_g), riqueza genotípica (N_g/N), diversidad genotípica observada (G_o), equidad genotípica (G_o/G_e) y diversidad genotípica (G_o/G_e).....	65
Tabla 15. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) para estimar los niveles de diferenciación genética entre regiones (F_{ct} y R_{ct}), entre localidades dentro de regiones (F_{sc} y R_{sc}) y entre todas las localidades (F_{st} y R_{st}), utilizando 9 loci microsatelitales de <i>Pocillopora verrucosa</i>	70
Tabla 16. Comparaciones pareadas de F_{st} (debajo de diagonal) y R_{st} (encima de diagonal) entre poblaciones de <i>Pocillopora verrucosa</i>	71
Tabla 17. Estimaciones de tamaños poblacionales efectivos ($\theta = 2 N_e \mu$) y tasas de migración entre poblaciones ($M = m/\mu$) de <i>Pocillopora verrucosa</i> . Los parámetros estimados incluyen intervalos de confianza del 95%. Los vectores indican la dirección del flujo genético y los datos en negritas representan los valores más altos.....	72
Tabla 18. Resultados de la prueba de Mantel parcial entre matrices de diferenciación genética (F_{st} y R_{st} microsatelites), distancias geográficas lineales (Km), y distancias ambientales (distancias euclidianas).....	74

Capítulo 1. Introducción general

1.1. Hábitats y poblaciones marginales

Los márgenes de distribución de las especies son lugares en donde se llevan a cabo procesos ecológicos y evolutivos únicos (Brown 1995). Conceptualmente, la distribución geográfica de cualquier especie se encuentra determinada por el efecto de factores bióticos y abióticos (Kawecki 1995; Holt 1996; Etersson y Shaw 2001; Soberón y Peterson 2005). Las fronteras de dicha distribución en ocasiones coinciden con barreras físicas, como por ejemplo una masa continental para un organismo pelágico o la disponibilidad de sustrato de asentamiento para un organismo bentónico. Cuando no existen barreras físicas para la dispersión, los márgenes de la distribución suelen poseer condiciones ambientales (físicas y/o químicas) cercanas a los límites en los que las poblaciones pueden subsistir. Por otra parte, la supervivencia de los organismos más allá de los límites de distribución puede encontrarse limitada por factores bióticos, como la presencia de depredadores, competidores superiores o patógenos, o bien la ausencia de presas (Kawecki 1995; Holt 1996).

Por lo general, los límites fronterizos de la distribución geográfica de una especie se caracterizan por una combinación de factores cuya variabilidad hace que los márgenes se expandan o contraigan dinámicamente. Las poblaciones marginales deben de estar adaptadas a condiciones generalmente subóptimas y se reconoce que son más vulnerables a cambios desfavorables (Harriott y Banks 1995; Harriott 1999). Las respuestas adaptativas en los límites de distribución de las especies pueden manifestarse de forma diversa (e.gr., en su fisiología y estrategias reproductivas) y pueden tener consecuencias profundas en la diversidad y estructura genética poblacional (Miller y Ayre 2004; Baums *et al*, 2006b; Miller y Ayre 2008; Nunes *et al*, 2009; Baums *et al*, 2012).

1.2. Distribución de los corales hermatípicos en el Pacífico Tropical Oriental

La distribución geográfica de los corales hermatípicos se restringe a hábitats costeros dentro del cinturón intertropical delimitado latitudinalmente por los 30° norte y sur (Veron 2000; Knowlton 2001). Dentro de esta franja se encuentran las condiciones ambientales adecuadas para la supervivencia y proliferación del holobionte (organismo

resultante de la simbiosis entre el pólipo cnidario y las algas zooxanteladas endosimbióticas), que es el principal responsable de estructurar los ecosistemas arrecifales (especies ingenieras) (Iglesias-Prieto *et al*, 2004; Lesser 2004). Los corales hermatípicos se distribuyen generalmente en aguas cuya temperatura mínima es de 18° C, ubicadas en regiones intertropicales alrededor de la zona ecuatorial. Sin embargo, también pueden ocurrir en aquellas zonas alejadas del ecuador que cuenten con características adecuadas para el asentamiento y crecimiento de nuevas colonias coralinas (substrato apropiado, aguas claras, etc.) (Harriott 1999; Buddemeier *et al*, 2004).

El Pacífico oriental tropical (POT) alberga una considerable cantidad de especies coralinas (41 especies) que se distribuyen en una área menor comparada con otras regiones como el Indopacífico o el Caribe. En el Pacífico oriental se han propuesto tres provincias biogeográficas basadas en especies de corales hermatípicos que corresponden a: Provincia Ecuatorial de la costa de Ecuador a Costa Rica, incluyendo las islas Galápagos y Cocos; Provincia Grupo de Islas del este del Pacífico, Isla Malpelo y atolón Clipperton, Hawaii, islas Johnston y Fanning; y Provincia Norte que incluye la costa occidental de México y las islas Revillagigedo (Glynn y Ault 2000). Por lo tanto, los corales del Pacífico mexicano (PM), y en particular aquellos de las costas del Golfo de California (GC), representan las colonias más norteñas de distribución en el Pacífico oriental tropical (Figura 1).

1.3. Características de las poblaciones coralinas marginales

Las condiciones ambientales de los márgenes latitudinales de distribución de los corales hermatípicos se caracterizan por presentar aguas templadas, con oleaje de alta energía, y turbidez. Estas condiciones tienen consecuencias desfavorables en el éxito reproductivo y supervivencia de poblaciones coralinas que habitan esas regiones limítrofes (Miller y Ayre 2008). Las zonas marginales tales como las que se ubican al este y oeste de Australia, Japón, Hawaii, Bermuda, y Sudáfrica, se caracterizan por aguas más frías comparadas con los trópicos (Panamá y Costa Rica 28°C promedio anual a 8°N, mientras que Hawaii 25°C promedio anual a 20°N). Esta menor temperatura de tan solo algunos grados puede limitar el crecimiento anual de algunas especies (Guzmán y Cortés 1989; Harriott 1999) y generar una desventaja competitiva ante otras especies no coralinas mejor adaptadas a dichas temperaturas (p.ej., algas

calcáreas) (Glynn y Stewart 1973). Por otro lado, en algunas especies coralinas se ha observado que la tasa de crecimiento (mm año^{-1}) disminuye conforme aumenta la latitud en respuesta principalmente a la menor disponibilidad de luz en distintas estaciones del año o por encontrarse en aguas menos claras (Crossland 1984; Harriott 1999).

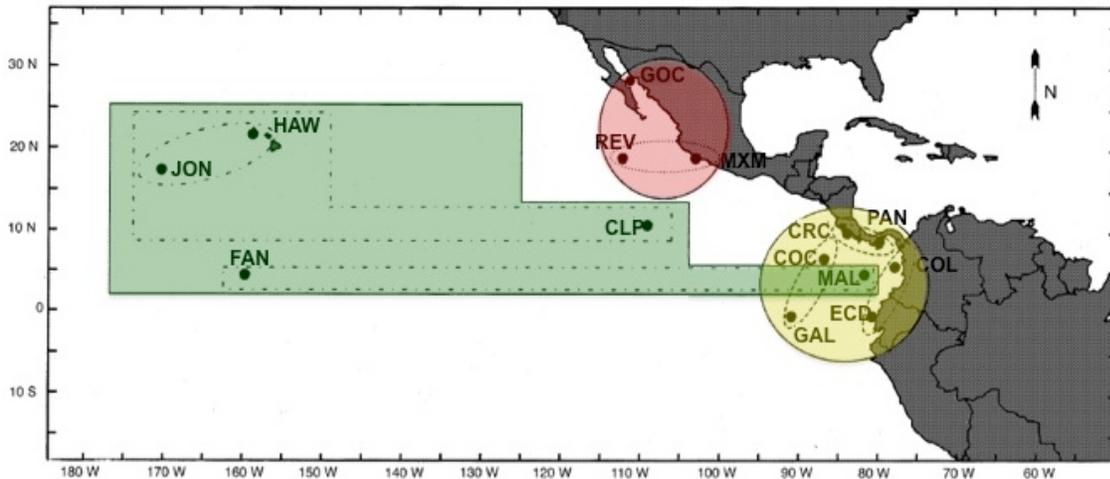


Figura 1. Mapa que muestra localidades con mayor abundancia de corales hermatípicos en el Pacífico oriental tropical. Claves de localidades: HAW (Hawái), JON (Isla Johnston), FAN (Isla Fanning), CLP (Atolón Clipperton) y MAL (Isla Malpelo) formando la provincia Grupo de Islas (color verde); GOC (Golfo de California), MXM (costa occidente de México) y REV (Islas Revillagigedo) formando la provincia Norte (color rojo); CRC (Costa Rica), PAN (Panamá), COC (Isla Cocos), COL (Colombia), ECD (Ecuador) y GAL (galápagos) formando la provincia Ecuatorial (color amarillo). Modificado de Glynn y Ault (2000, p 7).

Diferencias en el tipo de reproducción son características en poblaciones coralinas marginales. Algunas poblaciones de corales hermatípicos del sureste de Australia ($30^{\circ} 18' S$ latitud) han presentado bajas tasas de reclutamiento atribuibles a que esta zona está influenciada por una fuerte corriente del Oriente Australiano (Harriott y Banks 1995). Esta corriente puede ser desfavorable para fases larvares planctónicas prolongadas ya que son transportadas por advección lejos de los arrecifes donde deberían reclutarse. En consecuencia, existen especies que presentan fertilización interna y producción de larvas asexuales para su rápido asentamiento. Resultados similares se han encontrado en otras regiones del mundo como en Bermuda (Caribe) y en la Isla Amakusa-Shimoshima (Japón), que representan también zonas limítrofes en la distribución de los corales hermatípicos (Smith 1992; Tioho *et al*, 2001). La incidencia de reproducción asexual en poblaciones de corales que se encuentran en los márgenes

de distribución se ha documentado en trabajos recientes, y se ha sugerido que esto se relaciona posiblemente con factores extrínsecos (huracanes, fuertes corrientes, área limitada para colonizar, entre otras) que influyen en la ausencia de reproducción sexual como una estrategia de supervivencia a ambientes sub-óptimos (Ayre y Hughes 2004; Baums *et al*, 2006b; Foster *et al*, 2007; Miller y Ayre 2008).

Una consecuencia de la reproducción asexual en la dinámica poblacional de los corales marginales es el aislamiento debido al decremento en la conectividad demográfica. Dado a que la conectividad de los corales está mediada por el transporte de gametos y larvas planctónicas, en la medida que exista una predominancia de reproducción sexual con fertilización externa se incrementará la probabilidad de conectividad demográfica con otras poblaciones (Ayre *et al*, 1997; Miller y Ayre 2004; Miller y Ayre 2008). Por contraparte, en la medida en que se incremente la importancia de reproducción con fertilización interna y en que se expulsen larvas lecitotróficas que se asientan cerca de la colonia progenitora, se limitará significativamente la capacidad de dispersión y de conectividad demográfica (Carlson 1999). Si la contribución de los tipos de reproducción asexual (larvas asexuales o fragmentación vegetativa) es importante en estas regiones marginales, se tendrá además una menor diversidad genética (Ayre *et al*, 1997; Miller y Ayre 2004; Miller y Ayre 2008).

1.4. Genética poblacional de corales hermatípicos en límites de distribución

La distribución geográfica de la variación genética permite evaluar indirectamente los niveles de conexión entre poblaciones marinas. Dicha conexión se manifiesta en los niveles de diferenciación genética interpoblacional (una alta conectividad tiene como resultado una ausencia de diferenciación), que pueden ser cuantificados con datos genéticos. Con base en dichos datos se pueden realizar interpretaciones demográficas basadas en modelos evolutivos que asumen la neutralidad (ausencia de selección) de los marcadores, y equilibrio entre la deriva, migración y mutación (Palumbi 1995; Hedrick 2000; Hellberg *et al*, 2002).

Conceptualmente podemos predecir los patrones de diferenciación geográfica en función de dos características fundamentales: la magnitud del flujo genético entre poblaciones que determina la conectividad, y el tamaño poblacional efectivo (N_e) que determina la magnitud de la deriva genética al azar dentro de las poblaciones (Hellberg

et al, 2002). De acuerdo a este esquema, las poblaciones son cerradas (genéticamente diferenciadas) cuando el flujo genético y su N_e son pequeños (reclutamiento local) o abiertas (genéticamente homogéneas) cuando el flujo genético y el N_e son grandes (reclutamiento de otras poblaciones) (Figura 2). Entre estos dos extremos, las poblaciones pueden mostrar similitudes genéticas graduales, dando como resultado patrones de diferenciación intermedios (Hellberg et al, 2002).

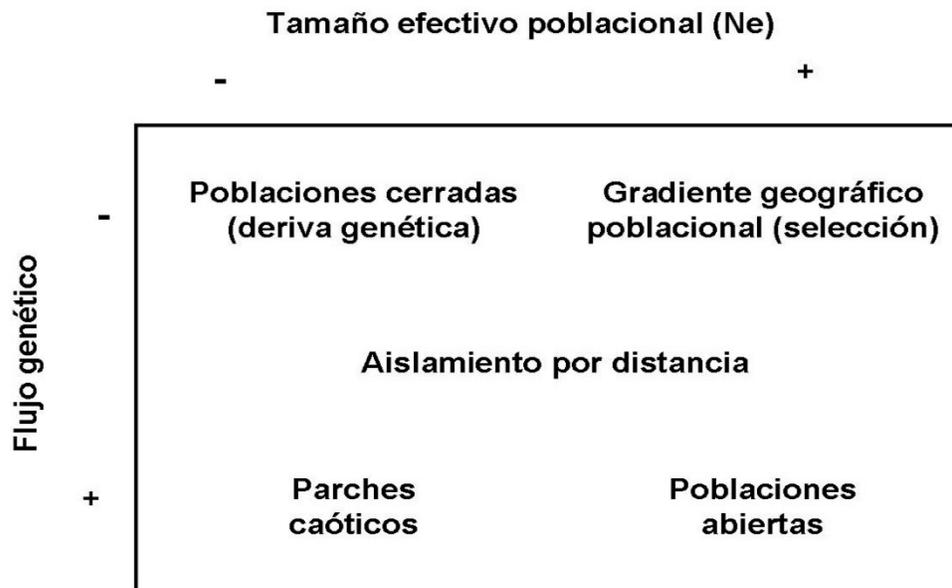


Figura 2. Patrones de diferenciación genética basados en la cantidad de flujo genético y tamaño poblacional efectivo (N_e). Modificado de Hellberg et al., (2002, p 278).

En el océano Atlántico, se ha observado distintos patrones de diferenciación genética en algunas especies coralinas. *Acropora palmata* es un coral hermatípico del Caribe que se encuentra genéticamente diferenciado formando dos provincias filogeográficas (oriental y occidental del Caribe). Dicho patrón se ha atribuido principalmente al tipo de reproducción distinto en cada una. La provincia oriental presentó una mayor incidencia de reclutamiento sexual que la occidental, dicha diferencia puede ser debida a las características físicas del hábitat. En particular, la población ubicada en las costas de Florida resultó con reclutas producidos por reproducción asexual, siendo una de las localidades más norteñas para el Atlántico (25°N) (Baums et al, 2006b). Por otro lado, en *Montastraea cavernosa* se ha observado un patrón de diferenciación genética formando tres regiones distintas en el Atlántico: norte (Caribe), suroeste (Brasil) y este (oeste de África). Las poblaciones de la región

de Brasil y el oeste de África mostraron bajos niveles de diversidad genética debido a un aislamiento poblacional entre ellas y con el Caribe, debido a condiciones ambientales desfavorables para corales hermatípicos (Nunes *et al*, 2009).

En la Gran Barrera Arrecifal Australiana, se ha observado en varias especies coralinas una importante subdivisión poblacional en tres localidades separadas latitudinalmente (14°, 18° y 23° latitud Sur). Se analizaron muestras de nueve especies de coral, por un lado aquellas que expulsan plánulas (*Acropora cuneata*, *Acropora palifera*, *Pocillopora damicornis*, *Seriatopora hystrix* y *Stylophora pistillata*) y por otro aquellas con fertilización externa (*Acropora hyacinthus*, *Acropora cytherea*, *Acropora millepora* y *Acropora valida*). Se observó que las subpoblaciones más alejadas latitudinalmente de la mayoría de las especies fueron las de menor diversidad genética, lo que puede implicar una mayor vulnerabilidad a cambios en su ambiente (Ayre y Hughes 2000). Además, en dos especies con fertilización externa (*A. valida* y *A. millepora*) se documentó la existencia de un gradiente latitudinal de diversidad genética, en el cual la localidad más sureña y periférica (23°S) fue la que presentó la mayor fracción de reclutamiento clonal y la menor diversidad. Posteriormente, los autores extendieron su estudio incluyendo una localidad más extrema ubicada a 31° S en la que encontraron los menores niveles de diversidad genética en cinco especies (*A. valida*, *S. hystrix*, *S. pistillata*, *A. cuneata* y *P. damicornis*). Los autores argumentan que esta baja diversidad se debe a los efectos combinados de elevada latitud y al aislamiento por distancia de zonas con mayor abundancia coralina (Ayre y Hughes 2004).

En el coral *Plesiastrea versipora*, que posee una de las distribuciones geográficas más amplias en el Indopacífico abarcando ambos hemisferios, se ha logrado identificar el efecto del hábitat marginal en la estructura genética interpoblacional. En esta especie se encontró diferenciación genética y un patrón filogeográfico significativos que sugirieron la existencia de “aislamiento por distancia” entre las poblaciones del Este de Australia (entre las latitudes 18 y 34° S). En contraste, las poblaciones japonesas estudiadas en el Archipiélago Ryukyu (entre las latitudes 24 y 28° N), no mostraron estructura genética ni patrones filogeográficos significativos. Esta diferencia en los patrones espaciales de diferenciación genética entre hemisferios se atribuyó al efecto tanto de las corrientes oceánicas (Kuroshio en Japón y Corriente Oriental Australiana) como de la extensión latitudinal, ya que en el hemisferio Sur el estudio abarcó más allá

de los 30° de latitud, a diferencia del hemisferio norte (Rodríguez-Lanetty y Hoegh-Guldberg 2002).

En el POT los estudios de genética poblacional en corales hermatípicos recién comienzan a ser abordados (Paz-García *et al*, 2008; Combosch y Vollmer 2011; Pinzón y LaJeunesse 2011; Saavedra-Sotelo *et al*, 2011; Aranceta-Garza *et al*, 2012; Baums *et al*, 2012; Paz-García *et al*, 2012; Pinzón *et al*, 2012). *Porites lobata* es una de las especies con amplia distribución tanto en el POT como en el Indopacífico, su patrón de diferenciación genética mostró que el POT representa una región con poblaciones aisladas y con bajos niveles de diversidad genética (Baums *et al*, 2012). Por otro lado, estudios de *Pavona gigantea* a escalas menores revelaron la existencia de estructura genética poblacional significativa a lo largo del PM. Dicha señal de diferenciación genética se asoció a las poblaciones más norteñas (La Paz y Colima), lo que sugiere que en esta especie se podría estar dando un efecto genético en las poblaciones marginales. Sin embargo, no se incluyeron muestras de localidades limítrofes del Golfo de California por lo que la señal de diferenciación sería sub-marginal (Saavedra-Sotelo 2007). Para el caso de *Porites panamensis* se observó un patrón de estructura diferente a la especie anterior en el GC y PM, mayor estructuración en localidades sureñas, Bahía de Banderas y Bahías de Huatulco, y una ligera estructuración entre las localidades del Golfo de California. Además, las localidades se ajustaron a un modelo de aislamiento por distancia, quizás debido a una limitada dispersión a gran distancia (Paz-García 2009). En el caso particular de las especies del género *Pocillopora*, los patrones de estructura han sido incongruentes entre los estudios realizados hasta la fecha. Por un lado, se ha sugerido que las morfoespecies del género *Pocillopora* que habitan el POT no han mostrado diferencias genéticas significativas para ser consideradas especies. Se ha encontrado que todas las morfoespecies se subdividen en tres “Tipos” genéticos cuyos límites no coinciden con las morfoespecies descritas, pero sí con los subclados C del endosimbionte *Symbiodinium* (Pinzón y LaJeunesse 2011). Mientras que estudios de genética poblacional realizados a algunas de estas morfoespecies (*P. verrucosa* y *P. damicornis*) han mostrado niveles de estructura genética significativas asociados a las diferencias en condiciones ambientales a lo largo del POT (Blancas-López 2009; Combosch y Vollmer 2011; Aranceta-Garza *et al*, 2012; Paz-García *et al*, 2012).

En cuanto a patrones filogeográficos de corales hermatípicos, en el POT, no existen trabajos para ninguna de las especies de la región. La mayoría de las investigaciones en este tema y área de estudio han sido llevadas a cabo en peces (Hastings 2000; Riginos y Nachman 2001; Craig *et al*, 2006; Domínguez-López *et al*, 2010). De manera general se ha observado que la heterogeneidad en el tipo de costa influye en el aislamiento y diferenciación entre poblaciones de peces costeros (Riginos y Nachman 2001; Riginos y Víctor 2001). Algunos autores sugieren que la actual arquitectura genética de algunas especies de peces en el POT ha sido moldeada por eventos históricos ya sean climáticos y/o ecológicos en períodos interglaciares y glaciaciones (Domínguez-López *et al*, 2010; Domínguez-Rivera 2011). De acuerdo con esto, esperamos que los corales hermatípicos presenten un patrón similar a los reportados en el POT para otras especies.

1.5. Justificación

Las poblaciones de corales hermatípicos han declinando como consecuencia directa e indirecta del deterioro ambiental asociado al crecimiento poblacional humano. Investigaciones recientes se han enfocado a proponer medidas de manejo de sistemas arrecifales (Cote y Reynolds 2006; van Oppen 2007); sin embargo, la falta de información científica básica ha limitado el conocimiento acerca del estado de la diversidad biológica en estos sistemas (van Oppen 2007). La incorporación de información genética en el manejo de arrecifes coralinos es factible, especialmente para el desarrollo de nuevos métodos estadísticos que puedan identificar el flujo genético a diferentes escalas ecológicas y tiempos evolutivos (Hellberg 2007; Sagarin *et al*, 2009).

En el caso de poblaciones ubicadas en los márgenes de una distribución es más factible esperar la disminución en su abundancia en presencia de cambios ambientales acelerados. Esto debido al aparente aislamiento y falta de conectividad con otras poblaciones, lo que llevaría a las poblaciones marginales a una posible pérdida de variabilidad genética y mayor vulnerabilidad a dichos cambios. La integración de información genética y evolutiva con la ecológica nos permitirá identificar el grado de interconexión o aislamiento entre regiones, para establecer estrategias de conservación regionales más adecuadas.

En el Pacífico tropical oriental se encuentra una gran variedad de corales hermatípicos en sistemas arrecifales y rocosos. En particular, las especies de corales

arrecifales que habitan las costas de Baja California Sur y del Pacífico tropical mexicano se encuentran ampliamente distribuidas y la mayoría son simpátricas, como es el caso de *Porites panamensis* y *Pocillopora verrucosa* (Reyes-Bonilla *et al*, 2005), por lo que sus hábitats marginales y óptimos de distribución latitudinal tienden a traslaparse. Además, son especies que cuentan con diferentes características biológicas y ecológicas que nos permitirán tener una visión más amplia del efecto del hábitat en especies con historias de vida diferente a lo largo del GC y PM.

Por otro lado, en cuanto a condiciones de su hábitat, es conocido que en el POT existen fenómenos naturales como huracanes, tormentas, oscilaciones climáticas (ENSO), entre otros, que afectan las comunidades de corales hermatípicos (Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998; Reyes-Bonilla *et al*, 2002; Reyes-Bonilla 2003). Estos disturbios provocan no sólo modificaciones en la estructura comunitaria, también en la estructura poblacional y diversidad genética de especies coralinas (Harriott y Banks 1995; Hughes y Connell 1999). Por lo que conocer el grado de variabilidad y conectividad genética entre poblaciones no marginales y marginales, permitirá identificar cuáles de estas últimas son más vulnerables y de mayor prioridad para la conservación. Con este conocimiento será más fácil tomar medidas de conservación adecuadas que permitan asegurar la recuperación de poblaciones afectadas por disturbios.

1.6. Hipótesis generales

H₁: Se observará una arquitectura genética diferente entre las poblaciones marginales vs no marginales.

Predicción 1: Las poblaciones marginales presentarán variantes alélicas o haplotípicas diferentes a las poblaciones no marginales.

H₂: El grado de diferenciación y variabilidad genéticas de las poblaciones coralinas periféricas estará influenciado por bajos niveles de conectividad demográfica.

Predicción 2: Las poblaciones marginales se encontrarán diferenciadas genéticamente y presentarán una menor variabilidad genética que el resto de las poblaciones

H₃: El grado de diferenciación y variabilidad genéticas de las poblaciones coralinas no periféricas estará influenciado por altos niveles de conectividad demográfica.

Predicción 3: Las poblaciones no periféricas estarán poco diferenciadas genéticamente con alta variabilidad genética que las poblaciones periféricas.

H₄: Existirá una correlación entre los patrones genéticos poblacionales y el paisaje ambiental

Predicción 4: Las poblaciones marginales diferenciadas genéticamente se encontrarán en regiones con condiciones ambientales subóptimas para su crecimiento y supervivencia.

1.7. Objetivos generales

Para probar las hipótesis generales propuestas utilizamos dos especies de corales hermatípicos contrastantes en sus características biológicas y ecológicas. Por un lado, *Porites panamensis* una coral masivo incrustante con reproducción sexual mediante la fertilización interna. Esta característica le provee un bajo potencial de dispersión debido a que las colonias generan larvas lecitotróficas de corta duración en la columna de agua, por lo que se asienta a pocos metros de las colonias parentales (Reyes-Bonilla 1993; Glynn *et al*, 1994). Mientras que *Pocillopora verrucosa* es un coral ramoso con reproducción sexual principalmente mediante la expulsión de gametos al agua donde se lleva a cabo la fertilización, lo que les provee un mayor potencial de dispersión a gran distancia (Glynn *et al*, 1991; Chávez-Romo y Reyes-Bonilla 2007), sin embargo también se ha reportado reproducción asexual por fragmentación en algunos sitios (Aranceta-Garza 2010; Aranceta-Garza *et al*, 2012).

Lista de objetivos:

- Comparar los niveles de diversidad genética entre poblaciones marginales vs no marginales.
- Evaluar el grado de diferenciación genética entre poblaciones marginales y no marginales.
- Evaluar los niveles de conectividad genética entre poblaciones.
- Correlacionar los patrones genéticos poblacionales con aquellas variables que mejor describan el nicho ecológico de cada especie.
- Identificar patrones filogeográficos en cada especie

En los siguientes capítulos (2 y 3) se abordarán los patrones genéticos poblacionales de cada especie cubriendo los objetivos uno a cuatro, y un ultimo capítulo

(4) está dedicado a los patrones filogeográficos de las especies, cubriendo el último objetivo.

Capítulo 2: Evaluación de la marginalidad y centralidad de *Porites panamensis* mediante un modelo biogeográfico

2.1. Introducción

Las poblaciones naturales tienden a ser abundantes en regiones donde las condiciones ambientales son cercanas a los óptimos fisiológicos de los organismos, lo cual se ve reflejado en altas tasas de reproducción y de supervivencia comparadas con las tasas de mortalidad y emigración (Hoffmann y Blows 1994). A estas regiones se les denomina el centro de abundancia, en la distribución de cualquier especie. Conforme nos alejamos de este centro, las condiciones ambientales se deterioran y las poblaciones tienden a decrecer en abundancia hasta alcanzar regiones límite de distribución donde las poblaciones no pueden persistir (Brussard 1984). Dichas regiones marginales se caracterizan por presentar altas tasas de recambio poblacional y su supervivencia depende de la influencia de poblaciones centrales (Brown 1984; Vucetich y Waite 2003). Brown (1984) propuso un hipótesis biogeográfica basada en el patrón general de abundancia de una especie, en la cual propone que el centro de abundancia ocurre en el centro geográfico de su distribución. Este patrón biogeográfico es conocido como la “Hipótesis del Centro Abundante” (HCA, Hengeveld y Haeck 1982; Sagarin y Gaines 2002; Pfenninger *et al*, 2011), o “Hipótesis Centro-Margen” (Hutchison 2003; Gapare *et al*, 2005; Eckert *et al*, 2008), la cual ha sido el centro de debate en investigaciones ecológicas y evolutivas de poblaciones naturales (Sagarin y Gaines 2002; Sagarin *et al*, 2006; Eckert *et al*, 2008). El debate se centra en el reto que existe en identificar los centros y márgenes geográficos de abundancia en algunos organismos, cuyos rangos de distribución no presentan una forma geométrica regular (Brown *et al*, 1996). Además, en algunas especies la distribución geográfica está influenciada por un componente latitudinal, como lo son las especies costeras en el Pacífico oriental, provocando un gradiente latitudinal que puede ser confundido con el patrón propuesto por la HCA (Guo 2012). Debido a estas características, la hipótesis ha sido cuestionada como un patrón geográfico general, ya que algunos ecólogos la consideran como una suposición simplificada sobre la distribución de las especies (Sagarin y Gaines 2002; Sagarin *et al*, 2006).

En este capítulo retomamos el debate de la hipótesis para replantear los conceptos de “centralidad y marginalidad ecológica” de las poblaciones. La relevancia de estos conceptos trascienden más allá de ubicarlos en una posición geográfica, en su lugar, son referidos a la calidad del hábitat que puede encontrarse a lo largo de un paisaje ambiental donde se distribuye una especie (Pfenninger *et al*, 2011; Wagner *et al*, 2011). Por lo tanto, remplazamos el concepto de “Centro Abundante”, referido explícitamente a un centro geográfico de máxima abundancia, por el concepto de “Centro de Abundancia” el cual puede ser geográficamente excéntrico. Así, proponemos un patrón análogo al de la HCA, pero sin hacer una referencia geográfica al centro de abundancia, el cual puede ser o no excéntrico. Dada esta aclaración, proponemos una versión relajada de la hipótesis llamándola “Hipótesis Relajada del Centro Abundante” (HRCA). Los patrones ecológicos y microevolutivos serán los mismos que los que controlan la abundancia de las poblaciones en la HCA. Por ejemplo, las condiciones ambientales favorables en el centro de máxima abundancia y dichas condiciones se deteriorarán conforme nos alejamos de estas regiones; altas tasas de recambio poblacional en las poblaciones marginales; baja conectividad entre las poblaciones marginales y centrales, así como aislamiento entre las poblaciones marginales; sin embargo, los procesos carecerán de una connotación geográfica.

La HRCA nos proporciona un modelo nulo para conocer los mecanismos que moldean los centros de abundancia y con ello los patrones de diferenciación genética de las poblaciones naturales (Hoffmann y Blows 1994; Eckert *et al*, 2008). Existen algunas predicciones basadas en la HRCA, dichas predicciones están relacionadas con los patrones genéticos poblacionales que esperaríamos observar si se cumple la hipótesis. Se observarán (1) una arquitectura genética distinta en las poblaciones marginales que en las poblaciones abundantes. Esto se debe a que las poblaciones marginales experimentarán condiciones ambientales subóptimas (selección natural direccional) provocando una disminución en sus tasas de natalidad (y mayores tasas de mortalidad) promoviendo su aislamiento poblacional. Se observará también (2) una conectividad genética mayor entre poblaciones abundantes, que disminuirá hacia poblaciones marginales y que será menor entre estas últimas. Finalmente, se observará (3) una mayor diversidad genética en las poblaciones abundantes decreciendo hacia las poblaciones marginales. Debido a que las poblaciones marginales son menos

abundantes, la deriva genética será mayor, eliminando variabilidad a una tasa mayor que en las poblaciones abundantes (Hoffmann y Blows 1994; Vucetich y Waite 2003). Sin embargo, las poblaciones naturales no siempre presentan los patrones genéticos mencionados (Sagarin y Gaines 2002; Eckert *et al*, 2008) y en muchas especies las poblaciones marginales, en lugar de actuar como sumideros, experimentan diversificación y adaptación local (Sagarin y Gaines 2002; Vucetich y Waite 2003; Eckert *et al*, 2008; Budd y Pandolfi 2010). Este último punto ha sido el centro de debate en la genética de la conservación sobre si las poblaciones marginales deben o no ser conservadas (Hunter y Hutchinson 1994; Lesica y Allendorf 1995; Budd y Pandolfi 2010).

Una de las principales preguntas relacionadas con la distribución de las especies es: ¿Qué factores moldean la distribución espacial de las especies y determinan su presencia o ausencia en un ambiente? Para poder responder es necesario identificar las variables ambientales que puedan estar correlacionadas con los patrones genéticos poblacionales. Este tipo de análisis, o enfoque, es conocido como “Genética del Paisaje”, y permite tener una mejor comprensión de cómo el paisaje ambiental influye en los patrones de flujo genético y adaptaciones locales de las poblaciones naturales (Manel *et al*, 2003). La modelación del nicho ecológico (MNE) es una herramienta poderosa que nos permite identificar cuáles son los factores ambientales que controlan la distribución espacial de las especies. Existen varios métodos de MNE desarrollados como son los algoritmos genéticos (GARP-Genetic algorithm for rule set prediction, Stockwell y Peters 1999) y métodos de máxima entropía (MaxEnt-Maximum entropy, Phillips *et al*, 2006). Estos métodos tienen como objetivo derivar modelos predictivos de la probabilidad condicional de encontrar un especie a través de un espacio geográfico dado. Dichos métodos se basan en registros de presencia y en covariables ambientales que mejor definen el nicho ecológico. MaxEnt es uno de los métodos más utilizados para identificar las variables ambientales que determinan la distribución potencial de una especie, tanto actual como predicha en función de cambios ambientales acelerados (Moreno *et al*, 2011; Kumar 2012; Yang *et al*, 2013). Esto nos lleva a la necesidad de evaluar los impactos ambientales presentes y futuros en los ecosistemas naturales. Lo cual nos permitirá comprender los procesos demográficos que controlan los patrones

genéticos en las poblaciones marginales frente a cambios ambientales globales (Parmesan 2006; Sagarin *et al*, 2006).

Para probar las predicciones relacionadas con la HRCA, utilizamos una especie de coral hermatípico endémica del POT y una de las más abundantes tanto en el GC como en el PM. *Porites panamensis* se distribuye desde el GC (31°N) hasta Colombia (3°N) y se caracteriza por formar colonias incrustantes masivas con reproducción sexual, generando plánulas lecitotróficas que se asientan cerca de las colonias parentales limitando su potencial de dispersión (Reyes-Bonilla 1993; Glynn *et al*, 1994). Es una de las especies más vulnerables a aumentos de temperatura (Veron 2000), por lo que, a principios de la década de los 80's y finales de los 90's, sus poblaciones en América Central fueron impactadas severamente por aumentos de temperatura superficial del agua durante eventos de El Niño (Glynn *et al*, 1994; Glynn 2000). Dadas las características mencionadas de la especie, probamos las siguientes hipótesis: a) el patrón de diversidad genética de *P. panamensis* estará correlacionado con el patrón de abundancia relativa, el cual decrecerá del centro de abundancia hacia la periferia; b) las poblaciones localizadas en el centro de abundancia, o cercanas a este, presentarán altos niveles de conectividad genética y menor grado de estructura que las poblaciones marginales; c) los patrones de diversidad y estructura genética predichos por la HRCA estarán influenciados por la presencia de un hábitat discontinuo, el cual actúa como barrera para la dispersión de la especie; d) la temperatura será la variable que mejor caracterice el nicho ecológico de la especie.

2.2. Metodología

2.2.1. Patrón de abundancia

Para evaluar el patrón geográfico de abundancia de *Porites panamensis* y otros corales hermatípicos en el GC y PM, analizamos datos históricos de cobertura de coral tomados entre julio del 2008 y julio de 2011 en nueve localidades en donde se encontró a la especie: Bahía de los Ángeles (BLA), Bahía Concepción (BC), Loreto (LO), Bahía de La Paz (LP), Cabo Pulmo (CP), Mazatlán (MZ), Islas Marietas (IM), Carrizales (CA) y Bahías de Huatulco (BH) (Figura 3). Los datos de cobertura de coral vivo fueron tomados mediante transectos paralelos a la línea de costa (25 m de longitud) a tres profundidades diferentes: 0-6 m, 7-12 m y >13 m. En la localidad de Mazatlán se obtuvo un solo transecto somero en una visita (Tabla 1). El esfuerzo de muestreo fue variable

en cada sitio, encontramos una correlación entre la cobertura de coral total y el esfuerzo de muestreo ($p= 0.004$), sin embargo para el caso de la cobertura de *P. panamensis* no encontramos dicha correlación ($p= 0.926$), de tal manera que no fue necesario realizar una estandarización. Los datos de cobertura de coral fueron obtenidos de una base de datos históricos de cobertura de coral en resguardo del Laboratorio de Ecología Pesquerías de la Zona Costera (LEPZC) en CICESE, bajo la dirección del Dr. Luis E. Calderón Aguilera.

Tabla 1. Localidades, fechas de muestreo de cobertura de coral y colecta de tejidos (mes/año) número total de transectos por sitio (Tr).

Localidad	Código	Fecha de muestreo cobertura de coral	Fecha de muestreo de tejidos	Tr
1. Bahía de los Ángeles	BLA	11/2010	02,03/2009	3
2. Bahía Concepción	BC	02/2011	03/2010	3
3. Loreto	LO	11/2010	11/2011	3
4. La Paz	LP	11/2008	08/2008	12
5. Cabo Pulmo	CP	11/2008, 10/2010; 05/2011	08/2008	48
6. Mazatlán	MZ	07/2008	09/2010	1
7. Islas Marietas	IM	10,11/2010, 03,05/2011	06/2010	72
8. Carrizales	CA	02/2010, 07/2011	07/2011	26
9. Bahías de Huatulco	BH	11/2009, 09/2010	09/2008	84

2.2.2. Modelo de Nicho Ecológico (MNE)

Para identificar las variables que mejor caracterizan el hábitat de *P. panamensis* utilizamos el método de máxima entropía (MaxEnt) para mapear la probabilidad de ocurrencia de la especie en el GC y PM. MaxEnt es un método diseñado para modelar la distribución de las especies basado en datos empíricos de presencia (Phillips *et al*, 2006), este último punto es relevante dado el desafío que implica obtener datos certeros de “ausencia” (Elith *et al*, 2011). MaxEnt utiliza datos ambientales (covariables) de sitios con datos de ocurrencia de la especie (sitios georeferenciados de presencia), y a partir de una muestra aleatoria de la región geográfica de estudio, calcula la relación entre la densidad de probabilidad condicional de las covariables en los sitios de presencia y la densidad de probabilidad incondicional de las covariables en toda el área de estudio. Del tal manera que el modelo estima la probabilidad condicional de que la

especie se encuentre en un sitio dado el ambiente (Dudik *et al*, 2007; Elith *et al*, 2011). Valores >0.5 son considerados adecuados para el establecimiento de poblaciones reproductivas (Franklin 2009 ; Peterson *et al*, 2011).

Los datos empíricos de presencia de *P. panamensis* fueron obtenidos de literatura científica (Reyes-Bonilla *et al*, 2005) y diversas campañas de muestreo realizadas por algunos grupos de trabajo a lo largo de la zona de estudio (LEPZC-CICESE, Laboratorio de Sistemas Arrecifales-UABCS, Centro Universitario de la Costa-U de G y Universidad del Mar). Se utilizaron 15 variables ambientales obtenidas de bases de datos públicas a una resolución de 1° (Lat-Lon) (Tabla 2). La alcalinidad fue estimada en función de la salinidad superficial del mar y la temperatura (Lee *et al*, 2006); y el pH y concentración de aragonita fueron estimados utilizando el programa CO2SYS (siglas en inglés: CO2 System in Seawater, Lewis y Wallace 1998). Se corrió el modelo con el programa computacional MaxEnt v3.3.3 (Phillips *et al*, 2004) utilizando un valor máximo de iteración de 1000, los parámetros establecidos por el programa (convergence threshold de 10^{-5} y automatic regularization de 10^{-4}) y una salida logística. El archivo geográfico de salida presenta la probabilidad de ocurrencia de la especie. El poder discriminatorio del modelo se evaluó mediante el análisis de las curvas de ROC (Phillips *et al*, 2006), se utilizó 75% de puntos de ocurrencia para la formación del modelo y 25% de puntos de ocurrencia como puntos de prueba (Franklin 2009). Se realizó el método de remuestreo Jackknife de las variables para evaluar su importancia en la presencia de la especie (Elith *et al*, 2011). El MNE fue realizado por el Laboratorio de Sistemas Arrecifales de la UABCS, a cargo del Dr. Héctor Reyes Bonilla.

Tabla 2. Variables ambientales obtenidas de bases de datos públicas para modelar el nicho ecológico de *P. panamensis* mediante el programa MaxEnt v3.3.3 (Phillips et al., 2004).

Variables ambientales	Base de datos publica
<ul style="list-style-type: none"> • Temperatura (°C) (promedio anual, máxima y mínima) • Concentración de clorofila-a (mg/m³) • Promedio anual de Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR, Einstein/m²/día) • Coeficiente de atenuación de luz (1/m) 	<p>Satelite MODIS-Aqua disponible en: ftp.cdc.noaa.gov/datasets/noaa.oisst.v2/sst.mmean.mc</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Concentración de nutrientes (fosfatos, silicatos y nitratos; mM) • Oxígeno disuelto (ml/l) • Salinidad (PSU) 	<p>World Ocean Atlas (WOA) disponible en: www.nodc.noaa.gov</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Batimetría (m) 	<p>General Bathymetric Chart of the Oceans (GEBCO) disponible en: www.gebco.net</p>
<ul style="list-style-type: none"> • CO₂ atmosférico 	<p>Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, CA; disponible en: http://scrippsco2.ucsd.edu/data/ljo.html</p>
<ul style="list-style-type: none"> • Alcalinidad estimada como una función de la salinidad superficial del mar y la temperatura 	<p>Ecuaciones descritas por Lee et al., 2006</p>
<ul style="list-style-type: none"> • pH y concentración de aragonita estimadas de la salinidad, temperatura, alcalinidad, silicatos, fosfatos y CO₂ atmosférico 	<p>Estimaciones realizadas con el programa CO2SYS (Lewis y Wallace 1998)</p>

2.2.3. Colecta de tejidos y trabajo de laboratorio

Las muestras de tejidos fueron colectadas de colonias de coral vivo (5 x 5 cm aprox.) de agosto de 2008 a noviembre de 2011 (Tabla 1) en cada una de las localidades mencionadas anteriormente, incluimos dos muestras adicionales de Isla María Madre (Islas marías, Nayarit). Las muestras colectadas estuvieron separadas por al menos 2 a 3 metros para evitar recolectar colonias clonales. Los fragmentos de coral fueron preservados en solución salina saturada (20% DMSO, NaCl saturada, 250mM EDTA pH 8) (Seutin *et al*, 1991). El ADN fue extraído mediante la digestión de cada muestra con proteínas K y una posterior purificación con un protocolo de precipitación salina, seguido por una extracción orgánica y subsecuente precipitación con etanol

(Aljanabi y Martínez 1997). La presencia e integridad del ADN se verificó mediante geles de agarosa al 1.5% con bromuro de etidio (0.5 µg/µl).

Con el propósito de integrar todos los datos genéticos disponibles de la especie en el GC y PM, analizamos múltiples marcadores genéticos con diferentes tasas de mutación. Se amplificaron y secuenciaron dos regiones del ADN nuclear y se reanalizaron datos de cinco loci aloenzimáticos publicados previamente por Paz-García y colaboradores (2012). Los loci ITS1-5.8S-ITS2 del ADN ribosomal (ADNr) y un gen estructural anónimo o cuadro abierto de lectura (ORF por sus siglas en inglés: Open Reading Frame) se amplificaron mediante el PCR utilizando los primers ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') e ITS5 (5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3') (White *et al*, 1990), y MM32f2 (5'-GGTACTATCCCAAAGTTAGAGGTGA-3) y MM32r2 (5'-GTTTTTATGGATGCGGTTCTTTAC-3) (C. Prada y M. E. Hellberg, comunicación personal) respectivamente (condiciones de PCR ver Tabla 3). La calidad y cantidad del producto de PCR fue evaluada mediante electroforesis en geles de agarosa al 1.5%. Los productos de PCR fueron purificados utilizando el kit de purificación QIAquick PCR (QIAGEN) y secuenciados utilizando Big Dye Terminator v.3.1, posteriormente se realizó la electroforesis de secuencias utilizando un secuenciador automático ABI 3730xl (Applied Biosystems). Las secuencias obtenidas fueron verificadas y editadas en el programa **CodonCode Aligner® v3.7.1.1** (CodonCode Corp.). El ADNr fue amplificado en todas las muestras de cada localidad, en el caso del ORF se amplificó el 50% de las muestras (n=12 por localidad) debido a su bajo nivel de polimorfismo. Se reanalizaron datos de cinco loci aloenzimáticos (ME-1, GDH-1, GDH-2, EST-1 y LGG-1) de previos estudios de *P. panamensis* para esta región, en los cuales la época de colecta fue de agosto del 2004 a diciembre del 2006 en cinco localidades (BLA, BC, LP, Punta Arenas-PA-, IM y BH; ver Paz-García et al., 2012 para detalles metodológicos).

Tabla 3. Condiciones químicas del PCR y perfil de termociclado (PT) para cada locus.

Condiciones de PCR:	PT (ADNr)		PT (ORF)			
- dNTP's (0.18 mM)	1.	94°C	1 min	1.	94°C	2 min
- Buffer de PCR 1X (Tris 10 mM, KCl 50 mM y MgCl ₂ 1.5 mM)	2.	36 ciclos de:		2.	30 ciclos de:	
- Primers (0.4 µM cada primer)		94°C	1 min		94°C	45 seg
- Taq DNAPol (NEB, Ipswich, MA) (1U)		55°C	1 min		50°C	45 seg
- ADN molde (42 ng)		72°C	2 min		72°C	2 min
Volumen total: 25 µl	3.	72°C	9 min	3.	72°C	5 min

Temperatura y tiempo para: 1. Calentamiento inicial; 2. Desnaturalización, anillamiento y polimerización; y 3. Elongación final.

2.2.4. Análisis de datos genéticos y ambientales

Las secuencias de ADN fueron alineadas utilizando **MEGA v.5** (Tamura *et al*, 2011), posteriormente se identificaron los haplotipos diferentes en cada locus utilizando **DnaSP v.4.0** (Rozas *et al*, 2003). Los organismos que mostraron polimorfismos intragenómicos (caso particular del ADNr) en sus cromatogramas fueron examinados cuidadosamente (ver Anexo 1) y fueron identificados mediante algoritmos disponibles en los programas computacionales **PHASE** (Stephens *et al*, 2001; Stephens y Donnelly 2003), **fastPHASE** (Scheet y Stephens 2006) y **HAPAR** (Wang y Xu 2003) (ver Anexo 2).

Para evaluar el patrón geográfico de diversidad genética obtuvimos los índices de diversidad haplotípica (h) y diversidad nucleotídica (π) utilizando el programa **Arlequin v3.1** (Excoffier *et al*, 2005). Debido a la variabilidad en el tamaño de muestra realizamos una estandarización de algunos índices para un tamaño mínimo de muestra utilizando métodos de remuestreo. La riqueza haplotípica (A) y el número de haplotipos privados (pA) fueron estandarizados a $n= 12$ y $n= 21$ utilizando el programa **ADZE v1.0** (Szpiech *et al*, 2008); y la diversidad haplotípica (h) fue estandarizada manualmente a un $n= 12$ en combinación con **Arlequin v3.1** (Excoffier *et al*, 2005). Obtuvimos una matriz de distancias inter-haplotípicas basadas en el mejor modelo de evolución evolutiva para cada región del ADN (JC+I+G en ambos loci) mediante el programa **MODELTEST v3.7** (Posada y Crandall 1998), la cual fue utilizada en un subsecuente análisis de diferenciación.

Con el objetivo de probar la existencia de barreras a la dispersión entre poblaciones centrales y marginales, estimamos los niveles de diferenciación genética entre todas las localidades (Φ_{st}), entre regiones centro/margen (Φ_{ct} -BLA, BC, LO, LP,

PA, y CP: poblaciones abundantes; MZ, IM, CA y BH: poblaciones menos abundantes-) y entre localidades dentro de regiones (Φ_{sc}). Para observar cuales localidades aportaron la mayor diferenciación realizamos comparaciones pareadas de Φ_{st} . Las significancias del AMOVA y del ANOVA fueron evaluadas mediante pruebas de permutación, para las pruebas múltiples se ajustó la significancia utilizando la corrección secuencial de Bonferroni (Rice 1989).

Una de las predicciones básicas de la HRCA es que las poblaciones centrales tienen mayor probabilidad de presentar altos niveles de conectividad genética que las poblaciones marginales; debido a esto, estimamos los tamaños poblacionales efectivos ($\theta = 2Ne\mu$) y el flujo genético ($M = m/\mu$) utilizando máxima verosimilitud mediante simulaciones Monte Carlo de Cadenas de Markov (MCMC, por sus siglas en inglés Markov Chain Monte Carlo) implementadas en el programa **MIGRATE v2.1.3** (Beerli 2004). **MIGRATE** utiliza la teoría de la coalescencia para estimar los valores de θ y M (magnitud y dirección del flujo) entre poblaciones, asumiendo una tasa de mutación nucleotídica constante (μ). Para el análisis de MCMC se utilizó una serie de 10 cadenas cortas (5,000 genealogías calculadas) y 3 cadenas largas (50,000 genealogías calculadas), los primeros 10,000 arboles fueron ignorados (burn-in).

Para evaluar la influencia de las características de hábitat en los patrones genéticos de *P. panamensis*, correlacionamos los índices de diversidad genética y diferenciación con covariables ambientales. Para este análisis utilizamos 15 variables ambientales mencionadas anteriormente (Tabla 2) y cuatro adicionales: concentración de carbono inorgánico disuelto (mol/m^3), profundidad de la zona eufótica (m) (base de datos publica: satélite MODIS-Aqua), concentración de carbono orgánico particulado (mol/kg) (base de datos publica: WOA) y productividad primaria ($\text{gC/m}^2/\text{año}$) (base de datos Ocean Productivity : <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/>). Realizamos un análisis de componentes principales (ACP) para reducir la dimensionalidad de las 19 variables estandarizadas (mean= 0, SD= 1) en un nuevo conjunto que representaron la mayor parte de la varianza observada. Los componentes principales fueron correlacionados con los índices de diversidad genética estandarizados de cada localidad. Dado que un gradiente ambiental (del centro a la periferia en la distribución de una especie) puede generar un patrón de aislamiento por distancia (IBD por sus siglas en inglés Isolation by Distance) en especies con limitada

capacidad de dispersión, probamos la existencia de IBD. Además, se evaluó si la diferenciación genética entre pares de poblaciones se correlacionaba con la distancia ambiental, y si esta última se correlacionaba con la distancia geográfica, tal como se espera en presencia de un gradiente ambiental. Para ello, se construyeron matrices de distancia geográfica (km), distancia ambiental (distancia euclidiana de 19 variables estandarizadas) y distancia genética (comparaciones pareadas de Φ_{st}) entre pares de localidades, las cuales se correlacionaron mediante pruebas de Mantel, para evaluar el efecto de la tercer matriz se realizaron pruebas parciales de Mantel, en ambos casos con programa **IBD v 1. 52** (Bohonak 2002).

Las dos regiones del ADN nuclear (ADNr y ORF) y los cinco loci aloenzimáticos (ME-1, GDH-1, GDH-2, EST-1 y LGG-1) se analizaron paralelamente para probar las predicciones básicas de los patrones de diversidad y estructura genética propuestos para la HRCA.

2.3. Resultados

2.3.1. Patrón de abundancia y modelo de nicho ecológico en el GC y PM

El patrón general de abundancia de los corales hermatípicos en el GC y PM se caracteriza por niveles altos de cobertura de coral en localidades sureñas (PM) decreciendo hacia latitudes norteñas (GC; Figura 3, barras blancas). En contraste, el patrón de abundancia de *P. panamensis* mostró mayor cobertura en latitudes norteñas (península) y decrece hacia latitudes sureñas (continente) (Figura 3, barras negras). Las localidades con mayor cobertura de coral vivo fueron CP (5.3%), LP (4.8%) y BLA (3.5%), todas ubicadas en la península de Baja California; las localidades con los porcentajes de cobertura de coral más bajas se ubicaron en el continente (BH= 0.25% y MZ= 0.1%).

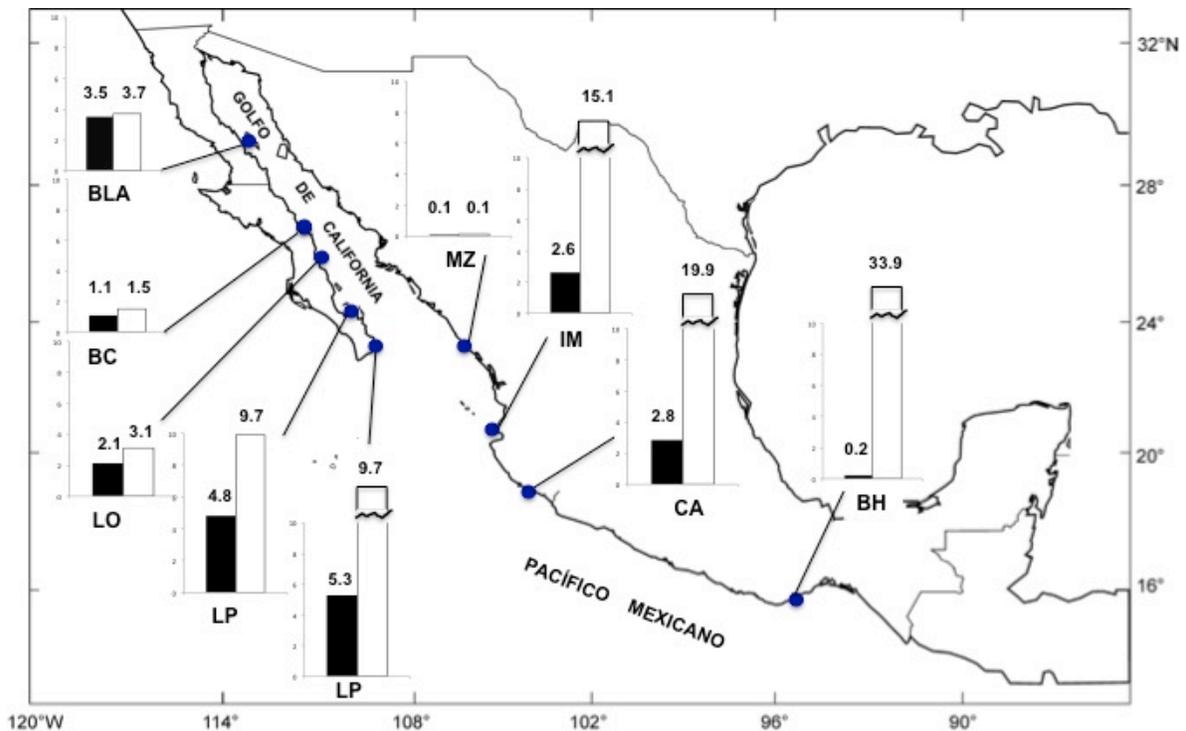


Figura 3. Patrón de abundancia de los corales hermatípicos del Golfo de California y Pacífico mexicano. Círculos representan las localidades muestreadas; histogramas indican porcentaje de cobertura de coral vivo (eje Y) en cada localidad (eje X); barras negras representan la cobertura total de *Porites panamensis* y barras blancas la cobertura total de todas las especies de corales; valores de porcentaje de cobertura de coral por encima de las barras.

Para probar la existencia de un gradiente latitudinal en el patrón de abundancia, correlacionamos el porcentaje de cobertura de coral de *P. panamensis* (como una medida absoluta de la abundancia) y la relación de la cobertura de *P. panamensis* a la cobertura total (como una medida de abundancia relativa) con la latitud. A pesar de que la tendencia de la cobertura de *P. panamensis* fue de aumentar hacia latitudes norteñas, esta no fue significativa ($r= 0.30$ $p= 0.43$). Sin embargo, la abundancia relativa de *P. panamensis* mostró un gradiente latitudinal significativo ($r= 0.84$ $p= 0.004$). Esto es consistente con la covariación de la abundancia de *P. panamensis* con los niveles de dominancia en las comunidades coralinas de la zona. En localidades norteñas, la especie fue el coral hermatíptico dominante contribuyendo con más del 68% de la cobertura total en localidades como BA, BC, y LO. En LP y CP la dominancia fue menor pero con una contribución cercana al 50% de la cobertura total. Por el contrario, la contribución de la especie en localidades continentales fue considerablemente menor

(IM 17%, CA 14% y BH 0.6%). Estos patrones mostraron que las localidades peninsulares representan el centro de máxima abundancia de *P. panamensis*, mientras que las localidades continentales representan las poblaciones marginales. A pesar de que nuestro muestreo no cubrió todo el rango de distribución de la especie, el cual se extiende hasta Colombia, esperamos que este patrón de poblaciones sureñas poco abundantes se mantenga, de acuerdo a datos publicados anteriormente (Glynn *et al*, 1994; Glynn 2000).

El MNE de *P. panamensis* fue robusto (AUC= 0.969) y cuatro de las 15 variables ambientales explicaron aproximadamente el 77% de la varianza: PAR (35.7%), concentración de nitrato (16.5%), temperatura mínima promedio (15.4%) y batimetría (9.6%); el resto de las variables fueron de menor importancia. Los resultados muestran que el hábitat más probable para la especie es principalmente el GC y algunos “hotspots” a lo largo de el PM como son las islas ubicadas en la boca del GC y el Golfo de Tehuantepec (Figura 4). Sin embargo, la probabilidad de ocurrencia de cada punto muestreado no se correlacionó con los datos de abundancia ($p= 0.13$), ni con la abundancia relativa de la especie ($p= 0.53$). A pesar de esto se observaron algunos paralelismos, por ejemplo, BLA con la mayor probabilidad de ocurrencia (0.849) fue una de las localidades con mayor cobertura de coral, mientras que MZ con una baja probabilidad de ocurrencia (0.544) mostró la menor cobertura de coral en la zona (Tabla 4). En localidades peninsulares, los sitios con valores bajos de probabilidad de ocurrencia coincidieron con la baja cobertura de coral (BC 0.698 y LO 0.583). En contraste, la alta probabilidad de ocurrencia (0.704) y la baja cobertura de coral observada en BH fue contradictoria (Tabla 4).

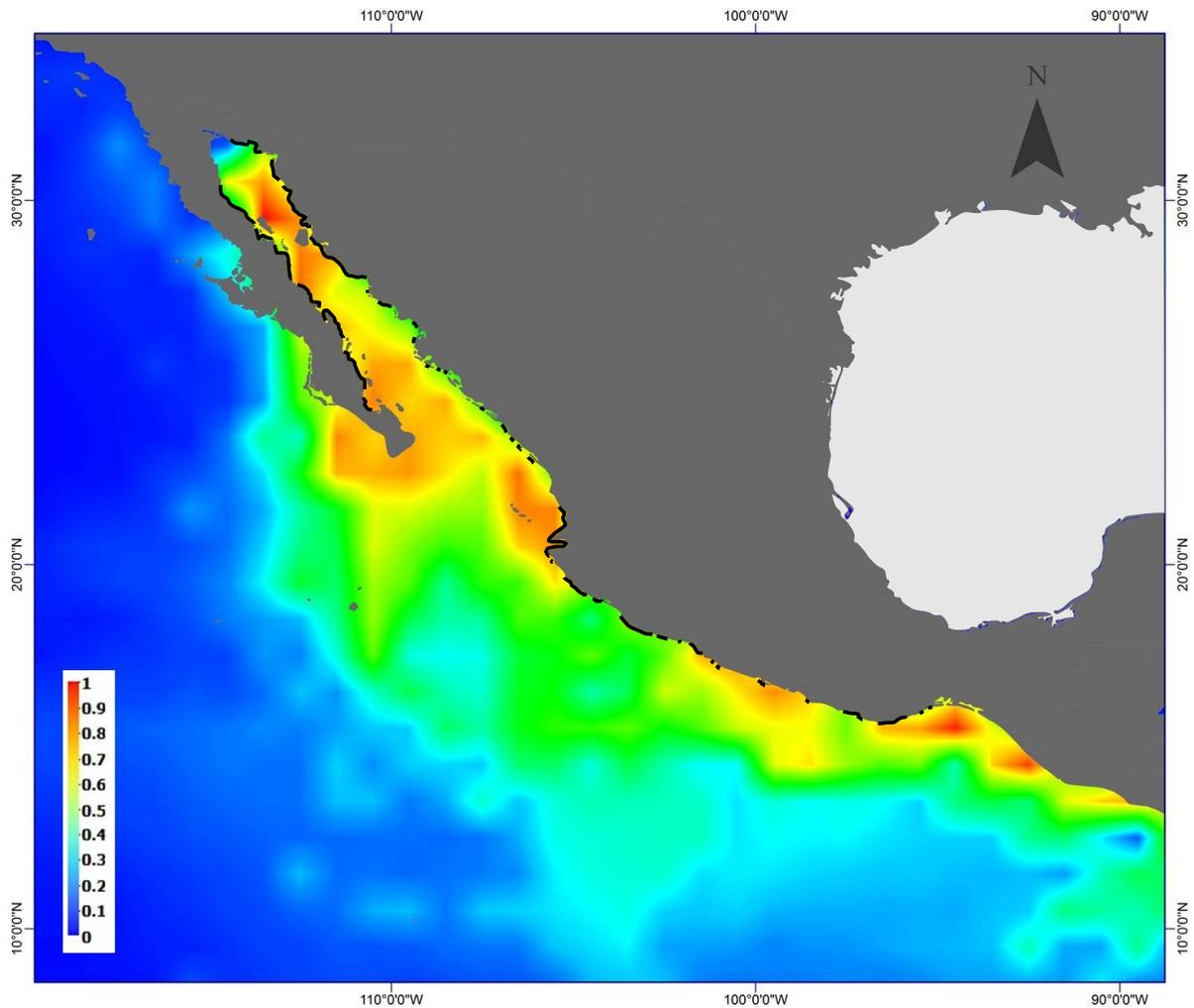


Figura 4. Estimación de la probabilidad del hábitat de *Porites panamensis* utilizando un modelo de máxima entropía (MaxEnt). Valores de la probabilidad de ocurrencia de la especie van de 0 (color azul) a 1 (color rojo). Costas rocosas representadas con líneas de costa resaltadas.

Tabla 4. Tamaño de muestra (n), número de haplotipos o alelos (A), haplotipos o alelos privados (pA), diversidad haplotípica ($h \pm SD$), diversidad nucleotídica ($\pi \pm SD$), heterocigocidad observada (H_o), heterocigocidad esperada (H_e), cobertura de coral vivo de *Porites panamensis* (% CC) y probabilidad de ocurrencia derivada de MaxEnt (PO). Localidades caracterizadas como peninsulares (BLA, BC, LO, LP, PA, CP) y continentales (MZ, IM, CA, BH). Datos aloenzimáticos obtenidos de Paz-García et al. (2012).

ADNr													
Región	Localidades	n	A	pA	$A_{(12)}$	$pA_{(12)}$	$A_{(21)}$	$pA_{(21)}$	h	$h_{(12)}$	π (%)	Datos ecológicos	
												% CC ($\pm SD$)	PO
Península	BLA	29	6	3	3.90	1.51	5.10	2.38	0.63 \pm 0.07	0.65 \pm 0.11	0.28 \pm 0.19	3.50 (\pm 0.81)	0.849
	BC	24	3	0	2.71	0.19	2.99	0.02	0.42 \pm 0.11	0.44 \pm 0.14	0.08 \pm 0.08	1.10 (\pm 0.03)	0.698
	LO	21	6	2	4.65	1.47	6	2.08	0.75 \pm 0.06	0.75 \pm 0.09	0.45 \pm 0.28	2.10 (\pm 0.62)	0.583
	LP	28	9	5	5.48	2.55	7.67	3.99	0.70 \pm 0.09	0.71 \pm 0.13	0.25 \pm 0.18	4.80 (\pm 2.58)	0.746
	CP	30	11	5	6.94	2.74	9.31	4.01	0.88 \pm 0.04	0.87 \pm 0.07	0.41 \pm 0.25	5.30 (\pm 3.96)	0.716
Continente	MZ	21	3	2	2.14	1.14	3	2	0.19 \pm 0.11	0.20 \pm 0.13	0.03 \pm 0.05	0.10 (\pm 0.00)	0.544
	IM	34	10	7	5.52	3.84	7.75	6.06	0.71 \pm 0.08	0.70 \pm 0.12	0.41 \pm 0.26	2.62 (\pm 1.63)	0.745
	CA	12	2	0	2	1.65	n.d.	n.d.	0.17 \pm 0.13	0.17 \pm 0.13	0.12 \pm 0.11	2.83 (\pm 1.56)	0.733
	BH	14	3	2	2.97	1.99	n.d.	n.d.	0.48 \pm 0.14	0.48 \pm 0.15	0.27 \pm 0.19	0.25 (\pm 0.33)	0.704
ORF													
Aloenzimas (cinco sistemas aloenzimáticos)													
Región	Localidades	n	A	pA	h	π (%)	n	A	pA	H_o	H_e		
Península	BLA	12	5	2	0.73 \pm 0.11	0.35 \pm 0.26	20	14	1	0.260	0.583		
	BC	12	2	0	0.17 \pm 0.13	0.09 \pm 0.11	20	13	0	0.180	0.564		
	LO	12	3	0	0.62 \pm 0.09	0.30 \pm 0.23	-	-	-	-	-		
	LP	12	3	1	0.44 \pm 0.16	0.13 \pm 0.14	20	13	0	0.190	0.553		
	PA	-	-	-	-	-	34	13	0	0.106	0.479		
CP	12	7	4	0.86 \pm 0.08	0.52 \pm 0.36	-	-	-	-	-			
Continente	MZ	11	4	2	0.69 \pm 0.13	0.31 \pm 0.25	-	-	-	-	-		
	IM	14	2	0	0.14 \pm 0.12	0.04 \pm 0.07	20	12	0	0.141	0.430		
	CA	12	3	1	0.32 \pm 0.16	0.09 \pm 0.11	-	-	-	-	-		
	BH	11	1	0	0	0	25	13	1	0.160	0.533		

Subíndice entre paréntesis indica valores estandarizados a un tamaño mínimo de muestra (n=12 y n=21). No definido (n.d.) y sin datos (-).

2.3.2. Polimorfismos intragenómicos del ADNr

Algunas secuencias de ADNr presentaron polimorfismos intragenómicos (15.3%): en todos los casos encontramos la combinación de sólo dos tipos de secuencias, las cuales fueron completamente resueltas en haplotipos distintos (Anexos 1 y 2). Para probar la influencia de dichos polimorfismos intragenómicos en los valores de diversidad estimados, realizamos una comparación entre las diversidades genéticas utilizando dos estrategias de codificación. En el primer caso, las colonias fueron consideradas diploides (es decir colonias homoplásmicas se consideraron homocigotas y las heteroplásmicas fueron tratadas como heterocigotas); en el segundo caso, las colonias homoplásmicas fueron tratadas como haploides y las heteroplásmicas como dos individuos haploides (aumentando el tamaño de muestra en las poblaciones que presentaron este tipo de colonias). No encontramos diferencias significativas en las estimaciones de h entre los dos casos ($t_{480(0.05)} = 1.17$, $p = 0.24$), por lo que optamos por tratar a las colonias heteroplásmicas como organismos haploides independientes.

2.3.3. Patrón geográfico de diversidad genética

Los marcadores genéticos analizados en este capítulo mostraron niveles de polimorfismo contrastantes; las secuencias de ADNr fueron las más y los loci aloenzimáticos fueron los menos diversos. Las secuencias de ADNr ($n = 215$) presentaron 18 sitios variables, 13 sitios informativos y ocho indels (longitud de las secuencias = 555 pb). Se encontraron 35 haplotipos de ADNr de los cuales ocho fueron compartidos entre algunas localidades (Figura 5; Anexo 3a). Entre localidades peninsulares se compartieron cinco haplotipos, mientras que entre las continentales se compartieron tres. Dos haplotipos se compartieron entre regiones y la región de la península albergó una mayor cantidad de haplotipos privados que la región continental. Las dos colonias muestreadas en Isla María Madre representaron un solo haplotipo que fue compartido con IM. Debido al limitado tamaño de muestra de esta última localidad, decidimos no incluirla en el resto de los análisis.

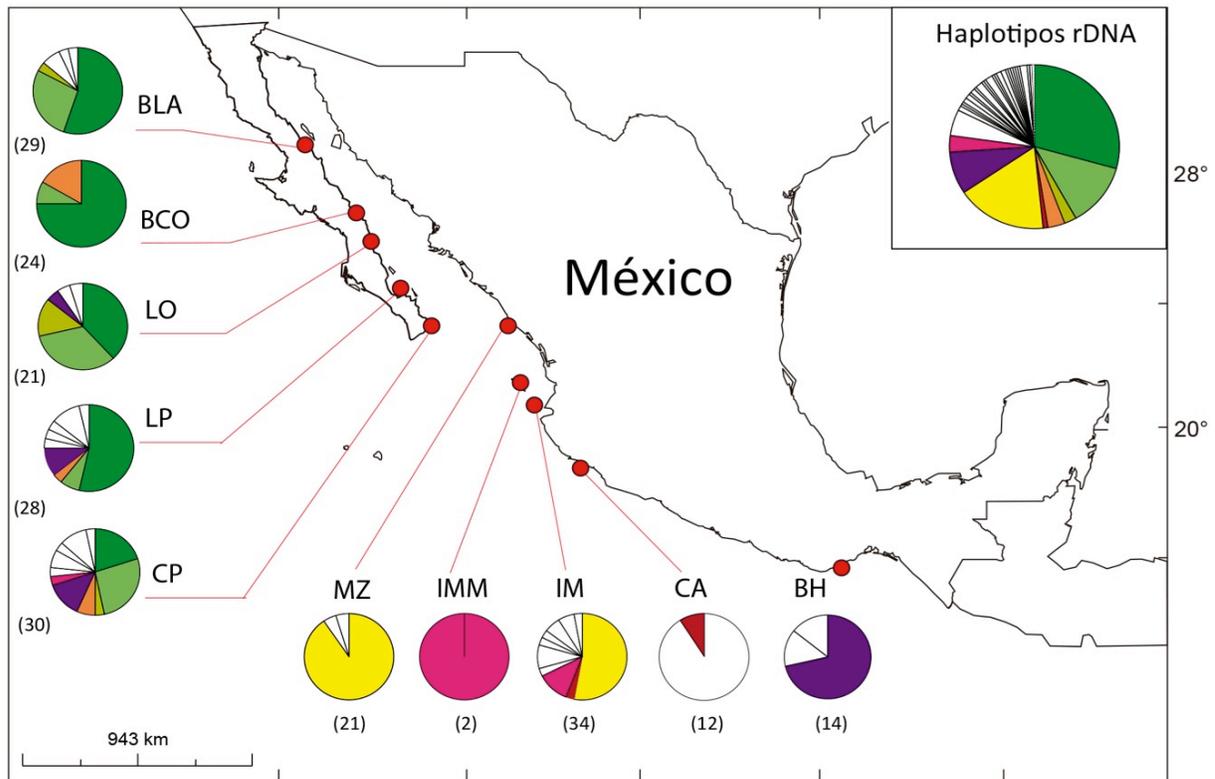


Figura 5. Arquitectura genética de *Porites panamensis* utilizando ADNr. Localidades muestreadas (círculos rojos), frecuencia de haplotipos (gráficas circulares), haplotipos compartidos (fracciones de los gráficos en color), haplotipos privados (fracciones de los gráficos en blanco) y tamaños de muestra entre paréntesis.

Las secuencias de ORF ($n = 108$) presentaron 7 sitios variables y 6 sitios informativos (longitud de las secuencias = 363 pb). El total de las secuencias representaron 14 haplotipos de los cuales cuatro fueron compartidos entre algunas localidades. Se encontró un haplotipo con la mayor frecuencia en todas las localidades (58% de la frecuencia total; Figura 6; Anexo 3b). Dos haplotipos se compartieron entre regiones (azul y verde entre península y continente), y cada región se caracterizó por presentar un haplotipo diferente (anaranjado para península y amarillo para continente).

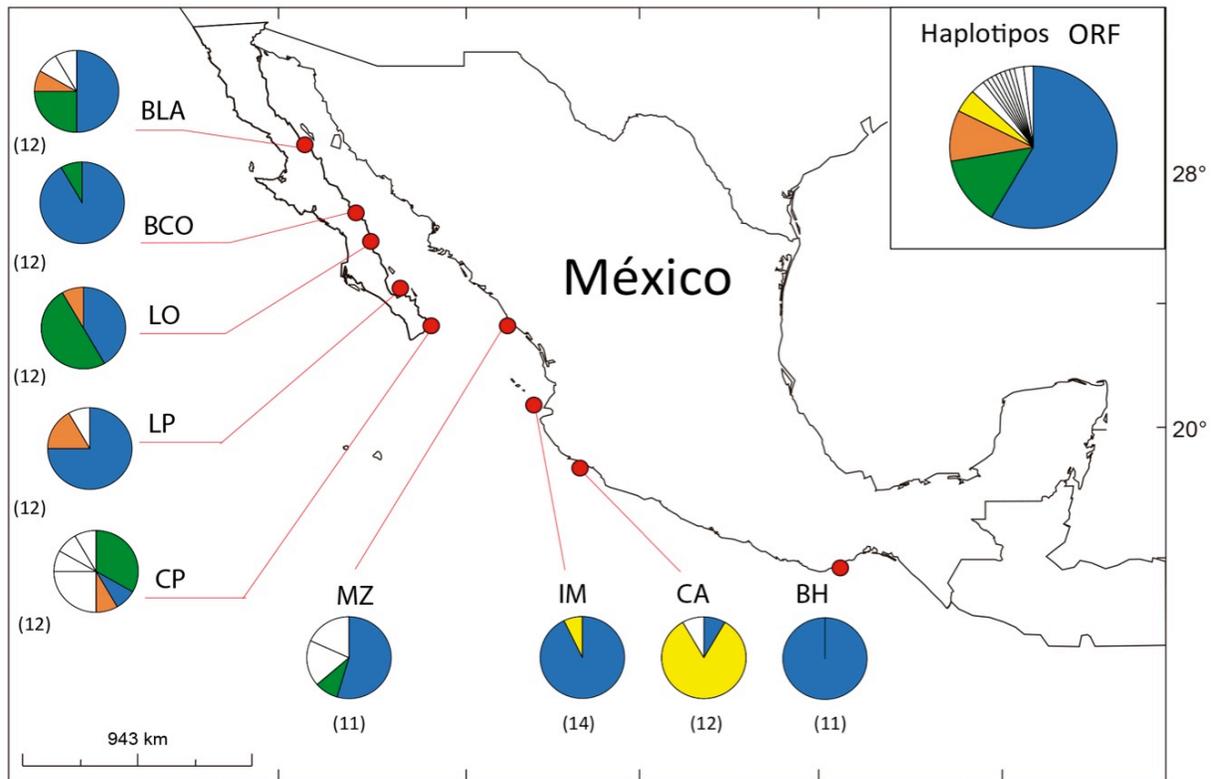


Figura 6. Arquitectura genética de *Porites panamensis* utilizando ORF. Localidades muestreadas (círculos rojos), frecuencia de haplotipos (gráficas circulares), haplotipos compartidos (fracciones de los gráficos en color), haplotipos privados (fracciones de los gráficos en blanco) y tamaños de muestra entre paréntesis.

Las aloenzimas fueron menos variables, dos de ellas fueron di-alélicas (ME-1 y GDH-1), dos fueron tri-alélicas (GDH-2 y EST-1) y una fue penta-alélica (LGG-1) en un total de 139 colonias adicionales genotipificadas por medio de electroforesis de proteínas (ver Anexo 4a-b). La mayoría de los alelos fueron compartidos (excepto dos) entre todas las localidades; sin embargo se observaron cambios de frecuencias de algunos alelos entre regiones (por ejemplo, abundancia relativa del alelo amarillo del locus EST-1, alelos gris y azul de los loci ME-1 y GDH-1; Figura 7).

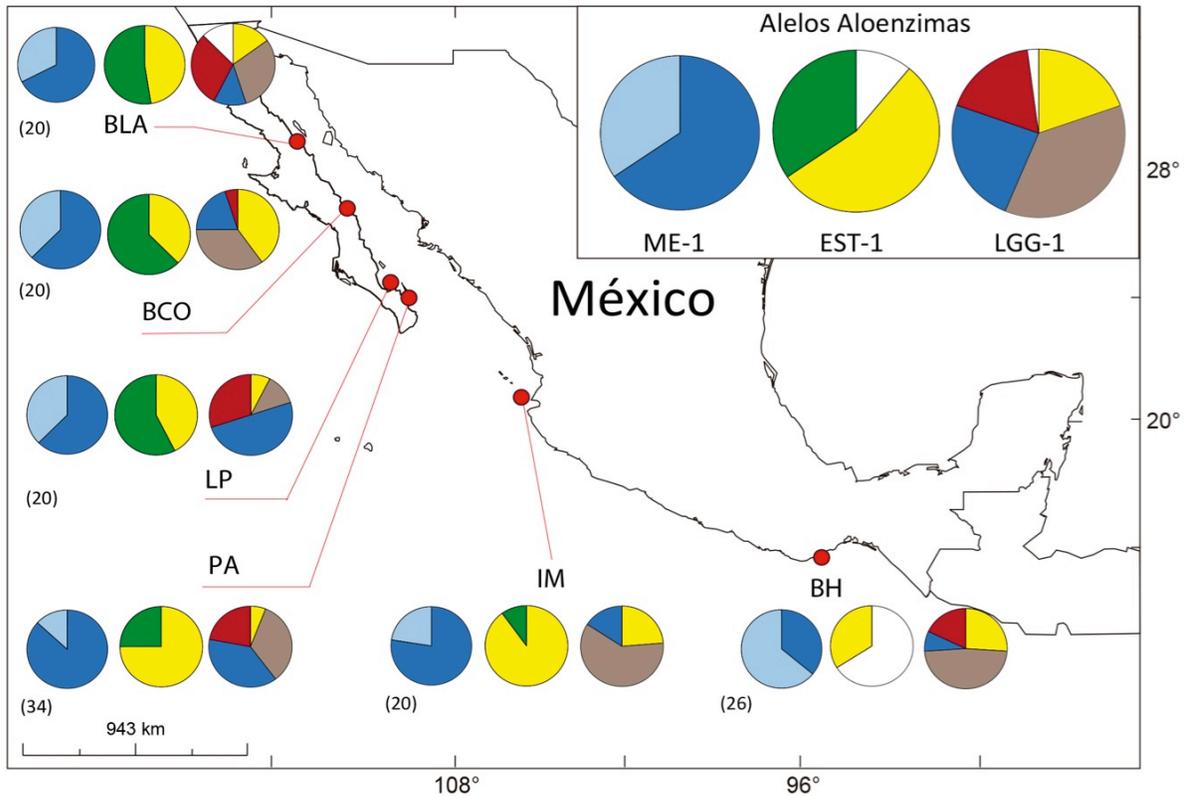


Figura 7. Arquitectura genética de *Porites panamensis* utilizando loci aloenzimáticos. Localidades muestreadas (círculos rojos), frecuencia de alelos (gráficas circulares), alelos compartidos (fracciones de los gráficos en color), alelos privados (fracciones de los gráficos en blanco) y tamaños de muestra entre paréntesis.

Estos resultados concuerdan con una de las predicciones de la HRCA, ya que las localidades de Baja California mostraron una arquitectura genética similar, mientras que las localidades de la costa occidental de México fueron heterogéneas entre ellas y con diferente arquitectura genética de las localidades peninsulares abundantes.

El patrón geográfico de la diversidad genética entre marcadores fue similar pero no idéntico, en donde las localidades peninsulares tendieron a mantener valores más altos que las continentales (ADNr: BLA, LO, LP, y CP $h_{(12)} \geq 0.63$; ORF: BLA, LO y CP $h \geq 0.62$; aloenzimas: BLA, BC, y LP $He > 0.553$; Table 4). Sin embargo, no encontramos diferencias significativas entre la diversidad promedio de la península contra la del continente (ADNr $t_{162(0.05)} = 0.51$, $p = 0.61$; ORF $t_{95(0.05)} = 1.40$, $p = 0.16$; aloenzimas $t_{102(0.05)} = 0.52$, $p = 0.60$). A pesar de ello, observamos que de las localidades más diversas en los tres marcadores, la mayor proporción fue ubicada en la península (cinco de seis localidades con ADNr - $h_{(12)} \geq 0.63$ -; tres de cuatro con ORF - $h \geq 0.62$ -; y tres

de cuatro en aloenzimas - $He \geq 0.553$ -). La diversidad nucleotídica se comportó como la haplotípica (Tabla 4). Una tendencia similar fue encontrada en la riqueza haplotípica del ADNr, donde las localidades LO, LP y CP obtuvieron las mayores riquezas en Baja California ($A_{(12)} = 4.65, 5.48$ and 6.94), mientras que IM en el continente ($A_{(12)} = 5.52$). Del mismo modo, la riqueza haplotípica del ORF fue mayor en las localidades peninsulares (BLA= 5 y CP= 7). En contraste, los resultados aloenzimáticos mostraron poca variación en el número de alelos totales entre localidades ($14 \geq A \geq 12$; Tabla 4).

Para probar la predicción de la HRCA acerca del patrón geográfico de diversidad genética, correlacionamos el porcentaje de cobertura de coral vivo con los niveles de diversidad genética de cada marcador (h y A para secuencias de ADN -ADNr y ORF-; y He y A para aloenzimas). A pesar de que la diversidad genética en cada marcador tiende a ser mayor en las localidades abundantes, en acuerdo con la predicción de la HRCA, sólo encontramos una correlación significativa entre la riqueza haplotípica del ADNr con la abundancia ($r = 0.76, p = 0.02$; Figura 8). El resto de las correlaciones no fueron significativas (ver Anexo 5). Sin embargo, análisis a posteriori mostraron que las inconsistencias con la hipótesis fueron atribuidas a dos localidades extremas (CA y MZ). CA presentó altos valores de cobertura de coral pero baja diversidad genética en ADNr, mientras que MZ mostró baja cobertura de coral pero una diversidad genética moderada para el ORF (Tabla 4; Anexo 5). Estos datos extremos fueron responsables de la pérdida de significancia en las correlaciones, ya que al excluir la localidad de CA en la correlación de h_{ADNr} y A_{ADNr} , estas fueron significativas ($h_{ADNr} r = 0.84 p = 0.009$; $A_{ADNr} r = 0.88 p = 0.004$), del mismo modo con MZ en las correlaciones de h_{ORF} y A_{ORF} ($h_{ORF} r = 0.75 p = 0.03$ y $A_{ORF} r = 0.80 p = 0.02$) (Anexo 5).

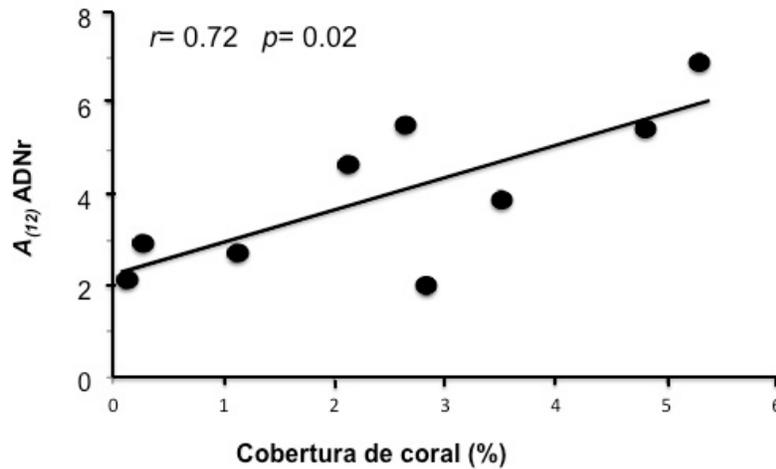


Figura 8. Correlación entre la riqueza haplotípica del ADNr y el porcentaje de cobertura de coral vivo en *Porites panamensis*.

2.3.4. Patrón geográfico de estructura y flujo genético

Porites panamensis presentó estructura genética significativa a lo largo del GC y PM (Tabla 5a). Dicha estructura fue consistente entre los tres marcadores genéticos y el grado de estructura para cada uno de ellos se correlacionó con su nivel de polimorfismo (ADNr $\Phi_{st} = 0.726 > \text{ORF } \Phi_{st} = 0.385 > \text{aloenzimas } F_{st} = 0.138$, todos con $p < 0.01$). Además, se encontró estructura significativa entre poblaciones peninsulares y continentales, tanto en ADNr ($\Phi_{ct} = 0.437$ $p < 0.001$) como en aloenzimas ($F_{ct} = 0.050$ $p = 0.02$), el ORF fue marginalmente no significativo ($\Phi_{ct} = 0.116$ $p = 0.058$); y entre poblaciones dentro de regiones (ADNr $\Phi_{sc} = 0.512$; ORF $\Phi_{sc} = 0.304$; aloenzimas $F_{sc} = 0.093$, todas con $p < 0.001$). Un análisis a posteriori mostró que la mayor diferenciación encontrada fue debida a la alta estructura entre poblaciones continentales (ADNr $\Phi_{st} = 0.795$; ORF $\Phi_{st} = 0.550$; aloenzimas $F_{st} = 0.181$, todas con $p < 0.001$) que entre peninsulares (ADNr $\Phi_{st} = 0.136$; aloenzimas $F_{st} = 0.062$, ambos con $p < 0.001$; y ORF $\Phi_{st} = 0.169$ $p < 0.01$) (Tabla 5b-c). Comparaciones pareadas de Φ_{st} corroboraron la existencia de altos niveles de diferenciación genética significativos entre regiones. Casi todas las comparaciones pareadas significativas fueron entre poblaciones continentales, mientras que entre poblaciones peninsulares lo fueron sólo la mitad de las comparaciones (las cuales involucraron principalmente a CP y PA, Tabla 6).

Tabla 5. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) para estimar los niveles de diferenciación genética entre regiones (Φ_{ct}), entre localidades dentro de regiones (Φ_{sc}) y entre todas las localidades (Φ_{st}) utilizando secuencias de ADN, y un Análisis de Varianza análogo (ANOVA, estadístico F) utilizando aloenzimas.

Fuente de variación	ADNr		ORF		Aloenzimas	
	Componentes de la varianza	% de variación	Componentes de la varianza	% de variación	Componentes de la varianza	% de variación
Entre regiones	0.00111	43.73	0.00019	11.62	0.07550	5.01
Entre localidades dentro de regiones	0.00073	28.83	0.00044	26.84	0.13306	8.83
Dentro de localidades	0.00070	27.43	0.00101	61.54	1.29716	86.14
$\Phi_{ct} =$	0.437 (p<0.001)		0.116 (p>0.05)		$F_{ct} = 0.050$ (p<0.05)	
$\Phi_{sc} =$	0.512 (p<0.001)		0.304 (p<0.001)		$F_{sc} = 0.093$ (p<0.001)	
$\Phi_{st} =$	0.726 (p<0.01)		0.385 (p<0.001)		$F_{st} = 0.138$ (p<0.001)	
(b) Partición de la variación genética entre localidades peninsulares						
Fuente de variación	Componentes de la varianza	% de variación	Componentes de la varianza	% de variación	Componentes de la varianza	% de variación
Entre localidades	0.00013	13.63	0.00028	16.92	0.08901	6.25
Dentro de localidades	0.00083	86.37	0.00139	83.08	1.33493	93.74
$\Phi_{st} =$	0.136 (p<0.001)		0.169 (p<0.01)		$F_{st} = 0.062$ (p<0.001)	
(c) Partición de la variación genética entre localidades continentales						
Fuente de variación	Componentes de la varianza	% de variación	Componentes de la varianza	% de variación	Componentes de la varianza	% de variación
Entre localidades	0.00184	79.54	0.00065	54.96	0.27001	18.13
Dentro de localidades	0.00047	20.46	0.00053	45.04	1.21869	81.86
$\Phi_{st} =$	0.795 (p<0.001)		0.550 (p<0.001)		$F_{st} = 0.181$ (p<0.001)	

Tabla 6. Comparaciones pareadas de Φ_{st} and F_{st} entre poblaciones de *Porites panamensis* obtenidas con ADNr, ORF y aloenzimas. Distancias geográficas lineales entre localidades en km para el análisis de aislamiento de distancia con el programa IBD.

	Pairwise Φ_{st} rDNA	Pairwise Φ_{st} ORF	Pairwise F_{st} Alloenzymes	Distance Km
BLA vs BC	0.138	0.096	0.001	305
BLA vs LO	0.029	0.017	-	409
BLA vs LP	0.045	0.049	0.001	621
BLA vs PA	-	-	0.038	695
BLA vs CP	0.142	0.114	-	736
BLA vs MZ	0.815	0.088	-	953
BLA vs IM	0.723	0.235	0.081	1216
BLA vs CA	0.858	0.548	-	1438
BLA vs BH	0.688	0.223	0.124	2406
BC vs LO	0.304	0.341	-	102
BC vs LP	0.018	0	0.014	314
BC vs PA	-	-	0.072	388
BC vs CP	0.289	0.331	-	428
BC vs MZ	0.895	0.130	-	660
BC vs IM	0.786	0.005	0.086	912
BC vs CA	0.921	0.712	-	1133
BC vs BH	0.782	0	0.129	2119
LO vs LP	0.102	0.267	-	217
LO vs CP	0.049	0.052	-	327
LO vs MZ	0.845	0.213	-	559
LO vs IM	0.721	0.490	-	808
LO vs CA	0.888	0.646	-	1028
LO vs BH	0.678	0.489	-	2000
LP vs PA	-	-	0.070	75
LP vs CP	0.156	0.276	-	119
LP vs MZ	0.779	0.087	-	410
LP vs IM	0.704	0.055	0.141	616
LP vs CA	0.806	0.669	-	823
LP vs BH	0.594	0.053	0.167	1798
PA vs IM	-	-	0.018	600
PA vs BH	-	-	0.159	1720
CP vs MZ	0.665	0.203	-	307
CP vs IM	0.596	0.440	-	498
CP vs CA	0.682	0.566	-	706
CP vs BH	0.360	0.422	-	1675
MZ vs IM	0.113	0.232	-	119
MZ vs CA	0.969	0.573	-	528
MZ vs BH	0.913	0.224	-	1495
IM vs CA	0.809	0.753	-	244
IM vs BH	0.763	0	0.154	1215
CA vs BH	0.897	0.826	-	978

Valores significativos después de la corrección de Bonferroni en negritas ($p < 0.05$) y sin datos (-).

Para evaluar el patrón de flujo genético, utilizamos el enfoque de coalescencia para estimar las tasas de migración (M). Las estimaciones de 81 parámetros del modelo de flujo genético con secuencias de ORF fallaron. Múltiples corridas de MMCMC dieron resultados variables e inconsistentes que apuntaron a la falta de convergencia en el muestreo del MCMC. Posiblemente, las secuencias de ORF carecen de suficiente variación para estimar todos los parámetros del modelo. Por lo tanto, los resultados de flujo genético se estimaron sólo con secuencias de ADNr.

Tres de nueve simulaciones del flujo genético fueron consistentes entre ellas tanto en la dirección como en la magnitud del flujo, de las cuales sólo reportamos una simulación. Se infirieron altos niveles de flujo genético principalmente entre poblaciones peninsulares. En general, se estimó un elevado flujo genético dentro de regiones y niveles moderados entre regiones (Figura 9). El alto flujo genético estimado de BH (continente) a CP y LO (península) fue contrastante con los resultados de diferenciación genética entre regiones. Este patrón de flujo genético puede deberse a la presencia un haplotipo dominante en BH y compartido con CP, LP y LO (haplotipo color púrpura en Figura 5; haplo ADNr-10 ver Tabla de Anexo 5). Este haplotipo mostró una clina de decremento de abundancia hacia localidades norteñas. Notablemente existen ~1,800 km de distancia entre BH y las localidades peninsulares donde este haplotipo es poco abundante. La mayoría de las estimaciones de flujo genético entre poblaciones fueron menores a cero (Tabla 7). El patrón de flujo genético con aloenzimas, derivado de los valores de F_{st} bajo la teoría del modelo de Islas de Wright ($N_e m = (1/F_{st} - 1)/4$) (Wright 1969), mostró flujo moderado a alto entre poblaciones peninsulares y bajo entre continentales. Además, los niveles de flujo genético entre regiones fueron limitados (Paz-García *et al*, 2012).

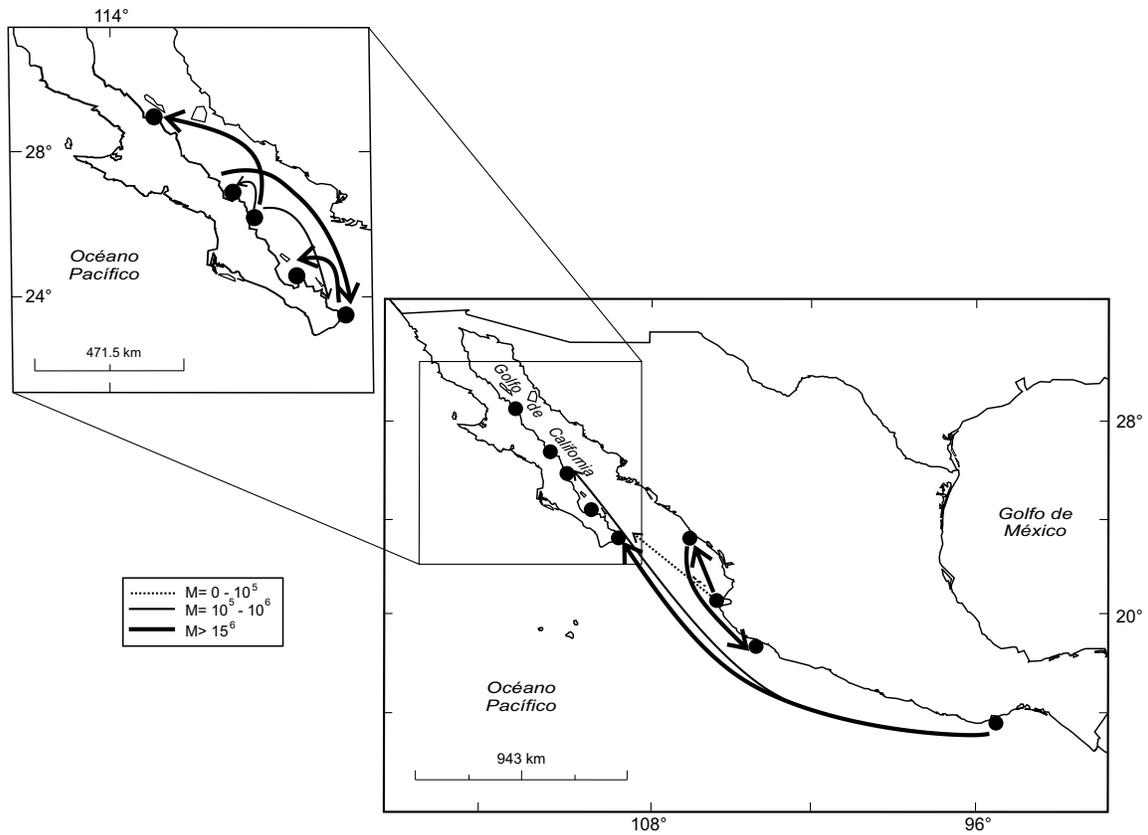


Figura 9. Dirección y magnitud del flujo genético entre pares de poblaciones (círculos negros) de *Porites panamensis*, estimados a partir de secuencias de ADNr. Los vectores representan la dirección del flujo y el grosor del vector la magnitud.

Tabla 7. Estimaciones de tamaños poblacionales efectivos ($\theta = 2 Ne \mu$) y tasas de migración entre poblaciones ($M = m/\mu$). Los parámetros estimados incluyen intervalos de confianza del 95%. Los vectores indican la dirección del flujo genético y los datos en negritas representan los valores más altos.

n	θ	$M = m/\mu$								
		1 \rightarrow i	2 \rightarrow i	3 \rightarrow i	4 \rightarrow i	5 \rightarrow i	6 \rightarrow i	7 \rightarrow i	8 \rightarrow i	9 \rightarrow i
1. BLA	3.4×10^3 (2.0×10^3 - 6.2×10^3)	0	6.7×10^{-11} (5.9×10^{-11} - 1.8×10^{-5})	3,680,000 (2.5×10^6 - 5.2×10^{16})	1.4×10^{10} (1.2×10^{10} - 3.7×10^{-5})	1.6×10^{10} (1.4×10^{10} - 1.2×10^{15})	2.11×10^{10} (1.8×10^{10} - 1.2×10^{15})	2.7×10^{10} (2.3×10^{10} - 1.2×10^{15})	3.2×10^{10} (2.8×10^{10} - 1.2×10^{15})	5.3×10^{10} (4.6×10^{10} - 1.2×10^{15})
2. BC	2.6×10^4 (1.9×10^4 - 3.5×10^4)	1.6×10^9 (1.4×10^9 - 2.4×10^{15})	0	892,439 (5.6×10^5 - 1.3×10^6)	1.7×10^9 (1.5×10^9 - 2.5×10^{15})	2.3×10^9 (2.0×10^9 - 3.4×10^{15})	3.5×10^9 (3.1×10^9 - 1.2×10^{15})	4.9×10^9 (4.3×10^9 - 1.2×10^{15})	6.1×10^9 (5.3×10^9 - 1.2×10^{15})	1.1×10^8 (1.0×10^8 - 1.2×10^{15})
3. LO	5.2×10^4 (4.2×10^4 - 6.5×10^4)	3.2×10^8 (2.9×10^8 - 9.8×10^{14})	8.0×10^9 (7.0×10^9 - 2.4×10^{14})	0	1.7×10^8 (1.5×10^8 - 5.2×10^{14})	2.6×10^8 (2.3×10^8 - 7.8×10^{14})	4.4×10^8 (3.9×10^8 - 1.3×10^{15})	6.4×10^8 (5.6×10^8 - 1.9×10^{15})	8.1×10^8 (7.1×10^8 - 2.5×10^{15})	707,183 (1.7×10^5 - 1.9×10^6)
4. LP	5.0×10^4 (3.3×10^4 - 8.05×10^4)	1.76×10^9 (1.5×10^9 - 1.2×10^{15})	8.9×10^{10} (7.8×10^{10} - 1.2×10^{15})	6.2×10^{10} (5.4×10^{10} - 1.2×10^{15})	0	3,040,000 (1.9×10^6 - 4.6×10^{16})	1.2×10^9 (1.0×10^9 - 1.2×10^{15})	1.7×10^9 (1.5×10^9 - 1.2×10^{15})	2.3×10^9 (2.0×10^9 - 1.2×10^{15})	5.1×10^9 (4.5×10^9 - 1.2×10^{15})
5. CP	3.0×10^2 (1.6×10^2 - 5.4)	1.1×10^7 (1.0×10^7 - 1.2×10^{15})	1,160,000 (8.1×10^5 - 1.6×10^6)	$314,776$ (1.6×10^5 - 5.3×10^{15})	1.8×10^8 (1.6×10^8 - 1.9×10^{14})	0	4.7×10^8 (4.2×10^8 - 4.9×10^{14})	59,142 (5.2×10^{14} - 2.1×10^{15})	1.1×10^7 (9.6×10^8 - 1.1×10^{15})	1,190,000 (5.6×10^5 - 2.2×10^6)
6. MZ	2.7×10^4 (1.8×10^4 - 4.5×10^4)	2.2×10^{10} (1.9×10^{10} - 1.2×10^{15})	1.5×10^{10} (1.3×10^{10} - 1.2×10^{15})	1.3×10^{10} (1.1×10^{10} - 1.2×10^{15})	9.4×10^{11} (8.2×10^{11} - 1.2×10^{15})	7.0×10^{11} (6.2×10^{11} - 1.2×10^{15})	0	1,230,000 (7.0×10^{15} - 2.0×10^{16})	1.2×10^{10} (1.1×10^{10} - 1.2×10^{15})	3.4×10^{10} (3.0×10^{10} - 1.2×10^{15})
7. IM	2.4×10^3 (1.9×10^3 - 3.1×10^3)	3.8×10^{10} (3.3×10^{10} - 9.4×10^{14})	2.9×10^{10} (2.5×10^{10} - 7.1×10^{14})	2.5×10^{10} (2.2×10^{10} - 6.3×10^{14})	1.9×10^{10} (1.7×10^{10} - 4.8×10^{14})	1.6×10^{10} (1.4×10^{10} - 3.9×10^{14})	3.7×10^{11} (3.3×10^{11} - 9.2×10^{14})	0	7.7×10^{11} (6.7×10^{11} - 1.9×10^{14})	3.8×10^{10} (3.3×10^{10} - 9.4×10^{14})
8. CA	1.1×10^5 (7.0×10^5 - 1.8×10^5)	1.1×10^{13} (9.5×10^{13} - 1.2×10^{15})	1.0×10^{13} (9.2×10^{13} - 1.2×10^{15})	1.0×10^{13} (9.1×10^{13} - 1.2×10^{15})	1.0×10^{13} (9.0×10^{13} - 1.2×10^{15})	9.9×10^{14} (8.8×10^{14} - 1.2×10^{15})	1,230,000 (3.2×10^{15} - 3.6×10^{16})	9.4×10^{14} (8.4×10^{14} - 1.2×10^{15})	0	1.0×10^{13} (9.1×10^{13} - 1.2×10^{15})
9. BH	3.9×10^4 (2.8×10^4 - 5.8×10^4)	2.2×10^8 (1.9×10^8 - 1.2×10^{15})	2.0×10^8 (1.7×10^8 - 1.2×10^{15})	1.9×10^8 (1.6×10^8 - 1.2×10^{15})	1.7×10^8 (1.5×10^8 - 1.2×10^{15})	1.5×10^8 (1.4×10^8 - 1.2×10^{15})	1.4×10^8 (1.2×10^8 - 1.2×10^{15})	1.1×10^8 (9.9×10^8 - 3.7×10^6)	1.3×10^9 (1.1×10^9 - 2.7×10^5)	0

2.3.5. Variables ambientales relacionadas con los patrones genéticos

Los ACP aplicados a 19 variables ambientales resultaron en tres componentes principales que capturaron la mayoría de la varianza ambiental (85.92% = CP1 56.84% + CP2 20.36% + CP3 8.72%). Para probar la influencia de las características ambientales en la diversidad genética estandarizada, correlacionamos los tres componentes principales con la h y A del ADNr y ORF, así como con la H_e y A de las Aloenzimas. De los tres componentes principales, sólo el CP2 se correlacionó significativamente con la A y h del ADNr (Figura 10), los índices de diversidad de ORF y las aloenzimas no se correlacionaron con ningún componente. El CP2 capturó el mayor puntaje de los factores (PF): concentración de clorofila-a (PF= -0.84), PAR (PF= 0.80) y coeficiente de atenuación de luz (PF= -0.87).

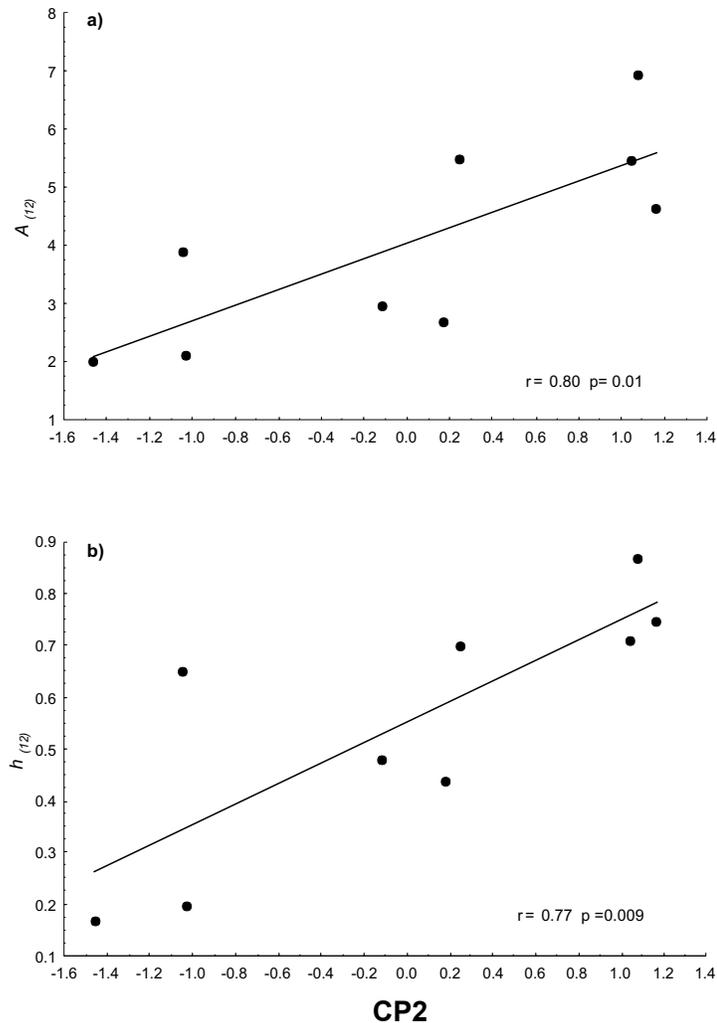


Figura 10. Correlación entre la diversidad genética de *Porites panamensis* utilizando ADNr y el componente principal 2 (CP2). a) Riqueza haplotípica estandarizada ($A_{(12)}$) vs CP2; b) diversidad haplotípica estandarizada ($h_{(12)}$) vs CP2.

Para probar la influencia de la distancia geográfica y ambiental en el patrón de diferenciación genética, realizamos una prueba de Mantel parcial entre matrices de distancias pareadas de Φ_{st} , distancias geográficas y distancias ambientales (Tabla 8). Para los datos de ADNr observamos sólo una correlación significativa entre la diferenciación genética y la distancia geográfica ($p = 0.03$). A pesar de que sólo se encontró dicha correlación, un análisis a posteriori reveló una correlación significativa entre la distancia geográfica y la ambiental ($p = 0.02$) lo que nos indica la presencia de un gradiente ambiental. Dado estos resultados, realizamos un análisis detallado de la gráfica de dispersión de puntos entre Φ_{st} y distancia geográfica, el cual mostró que no hay una correlación significativa entre localidades peninsulares solamente ($r = -0.02$, $p =$

0.78, puntos negros en Figura 11a), entre continentales ($r= 0.45$, $p= 0.27$, puntos rojos en Figura 11a) o entre peninsulares vs continentales ($r^2= 0.18$, $p= 0.49$, puntos azules en Figura 11a). Por lo tanto, la señal de aislamiento por distancia se debe a la presencia de dos grupos de datos en la gráfica de dispersión (Figura 11); en la cual se observa un grupo poco diferenciado que corresponde comparaciones poblaciones peninsulares (excepto un dato pareado continental); y otro grupo extremadamente diferenciado de comparaciones poblacionales continentales y entre peninsulares y continentales. Este patrón no revela un modelo de aislamiento por distancia real, ya que al parecer el GC actúa como una barrera a la dispersión entre las poblaciones peninsulares y continentales. Aunado a este análisis, realizamos una prueba de Mantel parcial utilizando datos aloenzimáticos, el cual mostró correlación significativa entre la diferenciación genética y la distancia geográfica controlada por la matriz de distancia ambiental ($p= 0.001$; Tabla 8 y Figura 11b). Este resultado es congruente con los resultados obtenidos con ADNr, ya que ambos reflejan el mismo proceso descrito anteriormente. Cabe resaltar que ambos patrones fueron obtenidos a partir de loci diferentes y en muestras obtenidas en diferentes tiempos.

Tabla 8. Resultados de la prueba de Mantel parcial entre matrices de diferenciación genética (Φ_{st} ADNr y F_{st} aloenzimas), distancias geográficas lineales (Km), y distancias ambientales (distancias euclidianas).

	ADNr		Aloenzimas	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
1. Correlación de Φ_{st} y distancia euclidiana	0.21	0.21	-0.07	0.53
2. Correlación parcial de Φ_{st} y Km, controlada por la matrix de distancia euclidiana	0.40	0.07	0.84	0.001
3. Correlación parcial de Φ_{st} y distancia euclidiana, controlada por la matrix de Km.	-0.05	0.51	-0.67	0.98
4. Correlación de Φ_{st} y km	0.44	0.03	0.68	0.059

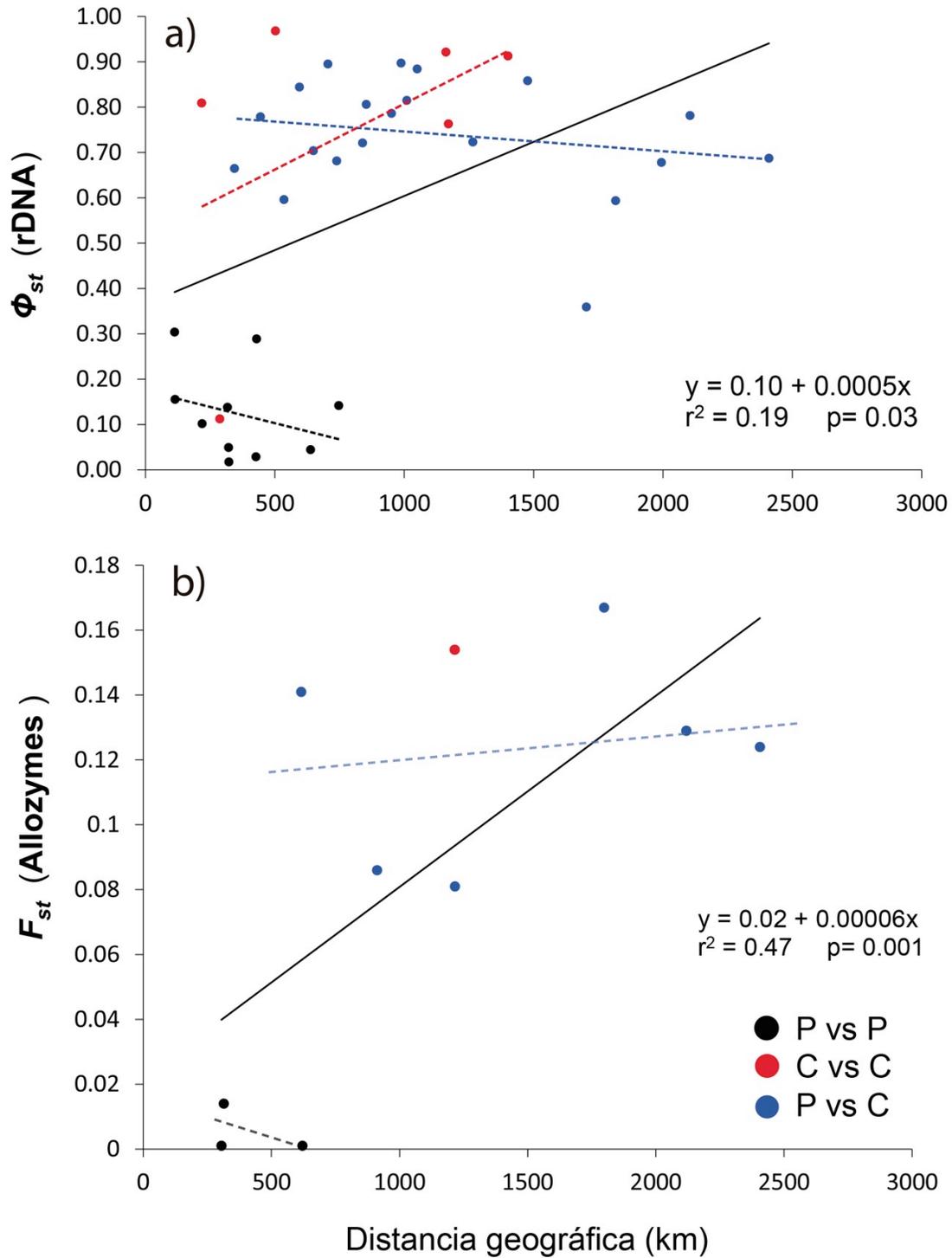


Figura 11. Prueba de aislamiento por distancia de *Porites panamensis* en el Golfo de California y Pacífico mexicano. Gráfica de dispersión de puntos de a) Φ_{st} ADNr y b) F_{st} aloenzimas en función de la distancia geográfica. P= poblaciones peninsulares, C= poblaciones continentales.

2.4. Discusión

Los patrones geográficos de abundancia, diversidad genética, diferenciación y flujo genético entre poblaciones de *Porites panamensis* fueron parcialmente consistentes con la HRCA, en la cual las poblaciones peninsulares del GC representan el centro de abundancia y las continentales del PM representan las poblaciones marginales. Por otro lado, el patrón esperado de aislamiento por distancia a lo largo de un gradiente latitudinal fue equívoco. Esta concordancia parcial con el modelo biogeográfico es resultado del efecto combinado entre los factores biológicos de la especie, su limitado potencial de dispersión, la presencia de un hábitat discontinuo y la influencia de procesos evolutivos.

2.4.1. Patrón de abundancia y variación ambiental

Porites panamensis mostró niveles altos de abundancia en localidades norteñas, principalmente en playas rocosas de la península de Baja California dentro del GC, las cuales representan el centro de abundancia. Por lo tanto, las poblaciones continentales a lo largo de la costa occidental de México representan las poblaciones marginales, de acuerdo al modelo propuesto por la HRCA.

El MNE mostró una alta probabilidad de ocurrencia de *P. panamensis* en el GC, principalmente en la costa peninsular y la entrada del GC. A pesar de que el modelo sólo predice la probabilidad de ocurrencia, y no la abundancia, las probabilidades de cada sitio de muestreo coincidieron con los resultados de cobertura de coral en muchos de ellos, con algunas notables excepciones. Dos sitios continentales destacan por ser poco adecuados para albergar a *P. panamensis* de acuerdo al modelo predictivo de MaxEnt. Un sitio es Mazatlán, Sinaloa, el cual representa el límite de distribución norteña de la especie en la costa occidental de México. Esta zona se caracteriza por presentar una costa sedimentaria y sujeta a fuertes fluctuaciones en la depositación y resuspensión de sedimentos debido a la acción del oleaje y a descargas de ríos; por lo tanto, las condiciones del sustrato no son favorables para el crecimiento de los corales. Los corales que pueden encontrarse en esta zona son incrustantes como los del género *Porites* y no existen comunidades coralinas como en las costas peninsulares. El segundo sitio fue Bahías de Huatulco, Oaxaca, el cual mostró una alta probabilidad de ocurrencia contrario a la cobertura de coral reportada para este sitio. La baja cobertura

de coral, a pesar de las condiciones ambientales adecuadas para la supervivencia de la especie según el MNE, sugiere la existencia de factores biológicos y ecológicos no incluidos en el MNE que pueden estar limitando la abundancia de la especie en esta zona (Elith *et al*, 2011). La competencia interespecífica puede ser un factor limitante de la abundancia de *P. panamensis* en esta zona, ya que las especies del género *Pocillopora* son las que dominan (Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998; Glynn y Ault 2000; Reyes-Bonilla *et al*, 2005).

La temperatura, claridad del agua y la disponibilidad de sustrato rocoso mostraron un patrón contrastante en poblaciones centrales y marginales; dichas variables determinaron la presencia de *P. panamensis* en la zona de estudio de acuerdo al MNE. El patrón de abundancia de los corales hermatípicos generalmente muestran un gradiente latitudinal, con abundancias mayores a bajas latitudes y decreciendo hacia elevadas latitudes (Hughes *et al*, 1999), de acuerdo a los resultados de cobertura de coral presentados para el PM (Figura 3, barras blancas). Sin embargo, el patrón de abundancia de *P. panamensis* fue invertido, lo cual puede ser explicado por la aparente fisiología de la especie. En la mayoría de los corales, la baja temperatura es una de las variables limitantes en el desarrollo de las colonias (Harriott 1999; Kleypas *et al*, 1999). A pesar de que no existe evidencia experimental sobre la tolerancia térmica de *P. panamensis*, su historia natural sugiere que es una especie adaptada a ambientes templados a diferencia de la mayoría de los corales hermatípicos en el POT (Reyes-Bonilla 1993; Glynn y Ault 2000). El PM es caracterizado por un gradiente térmico latitudinal. En el GC, la temperatura superficial del mar en invierno tiene un rango de 17°C en el Alto Golfo hasta 25°C en la boca del Golfo; este gradiente desaparece en verano (Lavín y Marinone 2003; Lavín *et al*, 2003). En contraste, el Pacífico tropical mexicano es caracterizado por una poza de agua cálida con una temperatura promedio superficial de 28°C, alcanzando la boca del GC en los meses de septiembre-octubre y retrayéndose en abril debido al incremento en la intensidad de la Corriente de California (Argote *et al*, 1995; Fiedler y Talley 2006). De acuerdo con estas características, se ha reportado que poblaciones de *P. panamensis* que habitan el POT han sufrido mortalidades significativas durante eventos de El Niño. Posterior al evento de El Niño 1992-1993, la especie casi desapareció de algunos arrecifes en el Golfo de Chiriquí en Panamá, y en el Pacífico tropical mexicano se reportaron mortalidades moderadas (Glynn *et al*, 1994; Glynn 2000). Después de El Niño 1997-1998 las comunidades

coralinas menos afectadas fueron las ubicadas en el GC, lugar donde dominaba *P. panamensis*. Esto pudo deberse a que el GC es una zona donde son comunes los eventos de surgencias, lo que pudo haber protegido las poblaciones coralinas del sobre calentamiento superficial del mar (Glynn 2000; Carriquiry *et al*, 2001; Reyes-Bonilla *et al*, 2002).

La claridad del agua es un factor esencial en el mantenimiento de la asociación simbiótica entre las zooxantelas endosimbióticas y el cnidario. La claridad del agua decrece con la cantidad de materia particulada disuelta en la columna de agua. La costa de la península de Baja California presenta condiciones climáticas semidesérticas y poco o escaso aporte de materia particulada por influencia de ríos o escorrentía de lluvia. En contraste, la costa occidental de México se caracteriza por un clima tropical con una marcada estación de lluvias y una gran extensión de sistemas lagunares costeros, así como de desembocaduras de ríos, lo que conlleva a un gran aporte de materia orgánica particulada y sedimentación en la zona (Gutiérrez-Estrada y Ortiz-Pérez 2010). Estas características del ambiente explican la máxima abundancia de *P. panamensis* en la península de Baja California. Aunado a esto, los clados de *Symbiodinium* presentes en los corales difieren en sus óptimos de irradiancia fotosintética, por lo que el uso diferencial de la luz por estos organismos es relevante para la diversificación, abundancia y distribución de los corales zooxantelados (Iglesias-Prieto *et al*, 2004). En el GC las colonias de *P. panamensis* han mostrado cambios en la composición de clados de *Symbiodinium* con la profundidad del agua (LaJeunesse *et al*, 2008; Paz-García *et al*, 2008); sin embargo, se desconoce la variación del patrón geográfico a gran escala de las comunidades endosimbióticas de la especie.

En cuanto a las diferencias geográficas en la disponibilidad de sustrato rocoso, característica indispensable para el asentamiento y reclutamiento de larvas de coral, la costa peninsular en el GC presenta en su mayoría costas rocosas, mientras que la costa occidental de México predominan los sedimentos blandos (Figura 4). Esta característica ha permitido el éxito de *P. panamensis* en la península de Baja California (Riginos y Nachman 2001; Gutiérrez-Estrada y Ortiz-Pérez 2010).

2.4.2. Predicciones de la HRCA sobre el patrón de diversidad genética

El patrón de diversidad genética de *P. panamensis* fue concordante parcialmente con la HRCA. Se observó una alta diversidad genética en poblaciones abundantes a lo largo de la península de Baja California (Tabla 4), lo cual es consistente con los altos valores estimados de tamaño poblacional efectivo (N_e) (Tabla 7), esperados en poblaciones centrales abundantes. Sin embargo, la alta correlación entre la diversidad y la abundancia no fue significativa en la mayoría de los casos debido a la presencia de lugares atípicos como MA y CA (Tabla 4). Estas localidades pueden estar reflejando la presencia de condiciones ambientales desfavorables para la sobrevivencia de *P. panamensis* a lo largo de la costa de Sinaloa (poblaciones con baja a moderada diversidad y baja cobertura de coral), como se explicó anteriormente, o por el contrario altos niveles de endogamia en la costa de Colima (poblaciones con baja diversidad y alta cobertura de coral). En este último punto, se sabe que Carrizales es una pequeña bahía que puede estar aislada de otras comunidades coralinas, por lo que el mantenimiento de sus poblaciones es por auto reclutamiento, promoviendo la endogamia y reduciendo la diversidad genética. En otro coral hermatípico, *Pavona gigantea*, se observó un patrón similar para la misma zona, ya que fue una localidad diferenciada del resto a lo largo del PM (Saavedra-Sotelo *et al*, 2011).

El patrón de diversidad genética predicho por la HRCA ha sido observado en algunas especies de los arrecifes de Australia y el Caribe. En la Gran Barrera Arrecifal Australiana, se ha observado que algunas especies muestran una marcada disminución en la diversidad genética en poblaciones periféricas y aisladas (la isla de Lord Howe) a diferencia de poblaciones centrales abundantes (Ayre y Hughes 2000, 2004; Miller y Ayre 2004; Noreen *et al*, 2009). Un patrón similar fue observado en el Caribe, las poblaciones norteñas de *Acropora palmata* presentaron los niveles más bajos de diversidad genotípica debido a la prevalencia de reproducción asexual (Baums *et al*, 2006b). Un estudio a mayor escala en el Océano Atlántico reveló que las poblaciones más sureñas de *Montastraea cavernosa* presentaron una baja diversidad genética debido a un efecto combinado de pequeños N_e y por deriva genética o depresión endogámica (Nunes *et al*, 2009). En el POT, los patrones genéticos de corales hermatípicos han empezado a ser explorados sólo recientemente; sin embargo, existen evidencias de un decremento en la diversidad genética en poblaciones periféricas de algunos corales, como son: poblaciones norteñas de *P. gigantea* en el PM (Saavedra-

Sotelo *et al*, 2011) y en poblaciones de *Porites lobata* en Costa Rica y Ecuador (Baums *et al*, 2012).

Una asociación significativa entre factores ambientales con los niveles de diversidad genética sugiere un efecto indirecto a través de la abundancia y deriva genética (asumiendo mutaciones neutrales), o un efecto adaptativo directo (bajo condiciones de selección natural). En este estudio, la diversidad genética del ADNr del coral se correlacionó con algunas variables ambientales relacionadas con la claridad del agua (concentración de clorofila-a –covarianza negativa-, PAR –covarianza positiva- y coeficiente de atenuación de luz –covarianza negativa-), favoreciendo la sobrevivencia del holobionte (coral y zooxantela). Esto sugiere que el incremento en la claridad del agua favorece la producción fotosintética del simbiote, el cual favorece la sobrevivencia y reproducción del coral y esto a su vez promueve la diversificación genética en las poblaciones de *P. panamensis*. Sin embargo, este resultado por si solo no determina la identidad taxonómica/evolutiva de los organismos endosimbióticos de *P. panamensis* a lo largo del GC y PM, esencial para entender los mecanismos que subyacen el patrón genético del coral, revelado en este estudio.

2.4.3. Predicciones de la HRCA sobre el patrón de estructura y flujo genético

Los patrones de diferenciación y flujo genético de *P. panamensis* fueron concordantes parcialmente con las predicciones de HRCA. Los patrones de diferenciación genética fueron consistentes no sólo entre los tres marcadores genéticos, sino también entre muestras de diferentes temporadas (aloenzimas: 2004-2006, ADN: 2008-2011), sugiriendo que los patrones no dependieron de un marcador genético y han sido estables en los últimos tiempos. La arquitectura genética entre las poblaciones peninsulares abundantes difiere de las poblaciones marginales (Figuras 5, 6 y 7; Tabla 5), en términos de diferenciación genética entre regiones y dentro de cada región como lo predice la hipótesis. Resultados similares se encontraron en poblaciones de *A. palmata* y *M. cavernosa*, las cuales mostraron una subdivisión geográfica significativa debido a la presencia de poblaciones marginales con arquitectura genética diferente (Baums *et al*, 2005; Baums *et al*, 2006b; Nunes *et al*, 2009). En cuanto a los patrones de flujo genético, las poblaciones peninsulares presentaron altos niveles de flujo genético estimados, mientras que el grado de diferenciación genética entre estas

poblaciones fue menor y debido principalmente a la localidad de CP (Figura 9; Tabla 6). En contraste, las poblaciones marginales continentales presentaron mayor grado de diferenciación genética entre ellas, de acuerdo a las comparaciones pareadas (Tabla 6), y en consecuencia bajos niveles de flujo genético estimados (Figura 9). Estos resultados concuerdan con los estudios de reproducción en *P. panamensis* en ambas regiones; las poblaciones abundantes peninsulares se caracterizan por presentar varios picos reproductivos a lo largo del año (Glynn *et al*, 1994; Mora-Pérez 2005), por lo que la probabilidad de dispersión es mayor; mientras que en las poblaciones marginales continentales se ha documentado un solo pico reproductivo en verano (Carpizo-Ituarte *et al*, 2011; Rodríguez-Troncoso *et al*, 2011), lo que limita su potencial de dispersión a grandes distancias.

Nuestros resultados sugieren que las poblaciones continentales no sólo están aisladas de las poblaciones peninsulares, sino que también entre ellas. A pesar de que la distancia geográfica parecía la responsable de la divergencia poblacional a una gran escala (Figura 11), no hay evidencia de aislamiento por distancia a escalas menores. Esto sugiere que los resultados de aislamiento genético son debidos a la presencia de dos grupos (centro y periferia) separados por el GC que actúa como una barrera para la dispersión de la especie entre estas dos regiones y no al efecto de la distancia geográfica *per se*. Algunos estudios filogeográficos de poblaciones marinas en esta región sugieren que el sur del GC ha actuado como barrera al flujo genético desde finales del Pleistoceno, lo cual se ha visto reflejado en patrones de divergencia genética significativa entre poblaciones de la costa occidental de México y la costa de la península de Baja California dentro del GC (Terry *et al*, 2000; Stepien *et al*, 2001; Bernardi *et al*, 2003; Sandoval-Castillo *et al*, 2004; Muñoz-Salazar *et al*, 2005; Sandoval-Castillo y Rocha-Olivares 2011), además, las fuerzas ecológicas y evolutivas han actuado en la diversificación de las poblaciones en ambas zonas promoviendo la diferenciación (Riginos y Nachman 2001; Riginos 2005; Segura-García *et al*, 2006).

Los factores biológicos y ecológicos que han promovido los patrones de estructura y flujo genético observados se pueden resumir de la siguiente manera: en primer lugar, los mecanismo de reproducción de *P. panamensis*, como son la producción de larvas lecitotróficas de corta duración en el agua y el asentamiento de las mismas cerca de las colonias parentales, limitan el potencial de dispersión a gran distancia (Glynn *et al*, 1994); en segundo lugar, las poblaciones continentales están separadas de las

peninsulares por la boca del GC, que actúa como una barrera a la dispersión de esta especie y promoviendo la diferenciación y diversificación en dos regiones (Figura 5, 6, y 7). El aislamiento está mediado por las características oceanográficas de mesoescala en la boca y dentro del GC, las cuales actúan como barreras para la dispersión de larvas planctónicas. La circulación en el interior del GC cambia estacionalmente, de circulación ciclónica a anticiclónica, promoviendo la generación de remolinos de mesoescala los cuales pueden atrapar las larvas y retenerlas (Brogan 1994; Peguero-Icaza *et al*, 2008; Contreras-Catalá *et al*, 2012). En la entrada del GC convergen masas de agua superficial provenientes del Ecuador y de la Corriente de California, promoviendo los frentes oceánicos y bloqueando la dispersión de propágulos. En tercer lugar, las playas rocosas de la costa oeste del GC proveen de hábitat continuo para el asentamiento de larvas, mientras que la costa continental presenta extensiones de playas sedimentarias inadecuadas para el asentamiento. Esto ha provocado un mayor aislamiento y diferenciación genética entre ambas regiones.

A pesar de que el patrón de estructura genética concuerda con las predicciones de la HRCA, los altos niveles de flujo genético estimados de BH hacia CP y LO en la península no sólo es contradictorio, sino improbable, dada la limitada dispersión de la especie. Reconsiderando este resultado es necesario tener en cuenta eventos históricos de dispersión de la especie (Hellberg 1995; Benzie 1999). Dado que las estimaciones del flujo genético se realizaron con un enfoque de coalescencia, las estimaciones pueden ser sensibles a la influencia de la demografía histórica y patrones de conectividad. Examinando con cuidado la distribución geográfica de los haplotipos observamos que esta conectividad es mediada por la presencia del haplotipo ADNr-10 (color púrpura en la Figura 5; Anexo 3a). Este haplotipo es dominante en BH y sólo se compartió con localidades de la península (CP, LP y LO), dejando un vacío de ~1,800 km; este patrón es consistente con un escenario en donde un polimorfismo antes extenso ha sobrevivido en pocas poblaciones marginales derivaron hacia altas frecuencias (BH); mientras que en poblaciones centrales, debido que son más abundantes, dicho polimorfismo se ha mantenido en frecuencias bajas. Dicho escenario hipotético es apoyado por los resultados del locus LGG-1, en el cual el alelo D se presenta en todas las localidades del GC, ausente en IM y presente de nuevo en BH (color rojo en Figura 7). Patrones similares de flujo genético se han observado en

poblaciones simpátricas como *P. gigantea* y *Pocillopora verrucosa* en la misma zona de estudio (Blancas-López 2009; Saavedra-Sotelo *et al*, 2011).

En cuanto a las aloenzimas, el déficit de heterocigotos encontrado requiere ser tomado con cautela en las interpretaciones de los valores de F_{st} . Este déficit puede ser resultado de un proceso de endogamia, clonalidad o la presencia de alelos nulos. Sin embargo, creemos que esto no interfiere en la interpretación de los patrones generales de estructura genética observados en las aloenzimas. Incluso, en el caso de existir alelos nulos, es poco probable que su efecto aleatorio en los loci y poblaciones sea responsable de los patrones geográficos observados, ya que se encontró coincidencia entre muestras y loci independientes.

Finalmente, la integración de tres marcadores genéticos, con tasas de evolución complementarias, en un análisis de genética del paisaje, así como la incorporación de un MNE, nos permitieron identificar que la arquitectura genética de *Porites panamensis* se ajusta en gran medida a las expectativas de la HRCA. Además, nuestros resultados mostraron patrones genéticos complejos debido principalmente a la presencia de un hábitat discontinuo como una barrera para la dispersión de la especie. Así como también identificamos las covariables clave del hábitat, como la temperatura y variables fotosintéticamente relevantes, que están influyendo en los patrones genéticos de la especie. Esto puede ser la clave para la supervivencia de la especie frente a una degradación ambiental.

Este capítulo de tesis ha sido publicado en el siguiente artículo científico:

Saavedra-Sotelo, N. C., L. E. Calderón-Aguilera, H. Reyes-Bonilla, R. A. López-Pérez, A. Cupul-Magaña, J. A. Cruz-Barraza, D. Paz-García & A. Rocha-Olivares. 2013. Testing the genetic predictions of a biogeographical model in a dominant endemic eastern pacific coral (*Porites panamensis*) using a genetic seascape approach. *Ecology and Evolution* **3**:4070-4091. (doi: 10.1002/ece3.734)

Capítulo 3. Influencia de las estrategias reproductivas en la genética del paisaje de *Pocillopora verrucosa*

3.1. Introducción

Las estrategias reproductivas de las especies pueden variar en respuesta a las condiciones y calidad del hábitat. Por ejemplo, en las poblaciones marginales de algunas especies de corales hermatípicos prevalece la reproducción asexual, como una respuesta adaptativa a condiciones ambientales desfavorables para la reproducción sexual y el reclutamiento de larvas (Miller y Ayre 2004; Baums *et al*, 2006b; Miller y Ayre 2008; Nunes *et al*, 2009; Baums *et al*, 2012). La fragmentación de colonias y dispersión subsecuente (reproducción asexual por fragmentación) es una estrategia de supervivencia en épocas de bajos niveles de reclutamiento por reproducción sexual (Lasker y Coffroth 1999). Aunado a esto, en los organismos sésiles con fertilización externa, la reproducción asexual puede permitir la proliferación de la población cuando sus densidades son tan bajas que un evento de desove externo tiene poca probabilidad de fertilización exitosa (Efecto Allee, Knowlton 1992; Baums *et al*, 2006b).

Una de las consecuencias de la reproducción asexual es la prevalencia de organismo clonales (ramets) disminuyendo la proporción de organismos con genotipos producidos sexualmente (genets). El aumento en la proporción de ramets provoca una homogeneidad genética en la población y por lo tanto una disminución en la diversidad genética. El grado de pérdida de diversidad dependerá tanto del tiempo de vida de las colonias ramets en la población como del reclutamiento esporádico por reproducción sexual. Poblaciones que presenten ambos tipos de reproducción tendrán una menor probabilidad de perder diversidad genética que aquellas en donde sólo la reproducción asexual sea la fuente de reclutamiento (Lasker y Coffroth 1999). Si la fuente de reclutamiento es asexual y existe un escaso flujo de genes entre poblaciones alternas, las poblaciones tenderán a estar aisladas (Ayre y Hughes 2000, 2004; Miller y Ayre 2004), mientras que la reproducción sexual favorece la conectividad entre poblaciones mediante la dispersión de larvas planctotróficas. De tal manera, la variabilidad en el tipo de reproducción tiene un efecto en el grado de conectividad entre poblaciones y por lo tanto en la estructura genética poblacional (Miller y Ayre 2004; Baums *et al*, 2005; Aranceta-Garza 2010).

Algunos estudios sobre genética poblacional de corales hermatípicos apuntan a que la presencia de ambos tipos de reproducción en una especie promueve un alto grado de diferenciación genética. En el Caribe, *Acropora palmanta* es una de las especies que más contribuye a la formación de arrecifes en la zona y se caracteriza por presentar tanto reproducción sexual (expulsión de gametos al agua) como reproducción asexual (fragmentación de colonias). La especie presenta diferenciación genética asociada a diferencias en el tipo de reproducción. Las poblaciones orientales del Caribe presentan mayor prevalencia de reproducción asexual que las del occidente. Particularmente, la localidad más norteña del oeste (Florida) fue dominada por la presencia de un solo genotipo debido a las características ambientales marginales, por lo que se hipotetiza que esta localidad no ha tenido reclutamiento sexual por varios años (Baums *et al*, 2006a).

Un ejemplo contrario es *Pocillopora damicornis* en el este de Australia, en donde no se ha encontrado evidencia de reproducción asexual en las poblaciones marginales. Las poblaciones que habitan la isla Lord Howe (la localidad más sureña para la distribución de esta especie en la zona) presentaron una prevalencia de reproducción sexual. La reproducción asexual, tanto por plánulas como por fragmentación, contribuyó poco en el reclutamiento de la especie. La baja variabilidad encontrada en la localidad más sureña se atribuye más a la presencia de disturbios en la zona que a un efecto de reproducción asexual (Miller y Ayre 2004).

En el POT se conoce poco acerca del efecto de la variabilidad en el tipo de reproducción de los corales hermatípicos en los patrones de variabilidad y estructura genética de sus poblaciones. Por lo tanto nos preguntamos si la Provincia Norte, de acuerdo a la regionalización propuesta por Glynn y Ault (2000), presenta un cambio en el tipo de reproducción en algunas especies de corales hermatípicos. Dado que el GC es un mar semi cerrado con una dinámica oceanográfica propia y parcialmente aislado de las oscilaciones climáticas del Océano Pacífico (Lavín y Marinone 2003), tales como los aumentos de temperatura (El Niño, Oscilación del Sur) (Lavín *et al*, 2006), esperamos que el PM presentará una prevalencia de reproducción asexual en respuesta a una mayor frecuencia de disturbios. Antecedentes históricos muestran que las poblaciones de corales hermatípicos de las regiones de Centro América y la costa occidental de México han sido afectadas principalmente por eventos de blanqueamiento en periodos de temperatura elevada (Glynn y Stewart 1973; Glynn 1984; Glynn 1991;

Guzmán y Cortés 1993; Glynn 2000; Glynn y Ault 2000; Carriquiry *et al*, 2001; Guzmán y Cortés 2001; Jiménez *et al*, 2001; Reyes-Bonilla *et al*, 2002; Jiménez y Cortés 2003; Guzmán y Cortés 2007). Para probar esta hipótesis utilizamos una de las especies ingenieras más abundantes de la región, capaz de variar su tipo de reproducción. *Pocillopora verrucosa* es la especie dominante principalmente en las comunidades arrecifales del PM. Presenta prevalencia de reproducción sexual (expulsión de gametos al agua) pero en algunas regiones se ha documentado reproducción asexual por fragmentación (Glynn *et al*, 1991; Reyes-Bonilla 2003; Aranceta-Garza 2010; Aranceta-Garza *et al*, 2012).

Los patrones de diferenciación genética entre las poblaciones de *P. verrucosa* en el POT parecen ser escala-dependientes por lo que son controvertidos. Secuencias del ITS2-ADNr de organismos del GC y PM mostraron que existe una débil diferenciación genética debido a los altos niveles de flujo genético estimados entre poblaciones (Blancas-López 2009). Más recientemente, el análisis genético más completo que se ha realizado en pocilloporidos con base en tres marcadores moleculares (ITS2-ADNr, ORF-ADNm y microsatelites-ADNn), mostró que no hay diferencias genéticas entre las seis morfoespecies del género *Pocillopora* para la región del GC y PM. De acuerdo a esta evidencia, las especies del género conforman un solo grupo monofilético en México llamado tipo I, que se distribuye en todo el POT (Pinzón y LaJeunesse 2011). Además del tipo I se observaron dos tipos adicionales en el POT; el tipo II se distribuye sólo en el Atolón de Cliperton y el tipo III en la costa de Panamá e Isla Galápagos. Finalmente, organismos analizados mediante microsatelites en nueve arrecifes a una escala regional más pequeña en las costas de Panamá revelaron que *Pocillopora damicornis* presenta una estructura genética significativa (Combosch y Vollmer 2011), contrario a lo propuesto por Pinzón y LaJeunesse (2011); por lo que se hace evidente la controversia en el tema de la delimitación de especies.

A pesar de la falta de consenso en la delimitación de especies del género *Pocillopora*, principalmente por la falta de trabajos que corroboren los primeros resultados a nivel genético propuestos por Pinzón y LaJeunesse (2011), muchos estudios de genética poblacional siguen llevándose a cabo considerando a las morfoespecies descritas. Tal es el caso de los estudios realizados en *P. damicornis* tanto en la Provincia Mexicana como en la Provincia Ecuatorial por separado. En la Provincia Mexicana se ha observado una diferenciación genética significativa entre el

GC y el PM (Chavez-Romo *et al*, 2009; Paz-García *et al*, 2012). De igual manera, en la costa de Panamá se observó estructura genética significativa, en la que el Golfo de Chiriquí y el Golfo de Panamá se distinguen genéticamente, mientras que la península de Azuero actúa como una zona de mezcla entre los dos golfos (Combosch y Vollmer 2011). Además se encontró que las muestras colectadas de *P. damicornis* provienen principalmente de reproducción sexual (solo 6% de las muestras fueron clones). Por otro lado, *P. verrucosa* es una especie con ambos tipos de reproducción en el GC, existen zonas con mayor proporción de ramets así como regiones con mayor proporción de genets. Estas proporciones influyen en los niveles de diversidad genética entre regiones y por lo tanto afectan el grado de estructura genética poblacional (Aranceta-Garza 2010; Aranceta-Garza *et al*, 2012).

Dado los antecedentes y las características mencionadas de la especie, probamos las siguientes hipótesis: a) dado que el GC es un mar semicerrado con poca influencia de las oscilaciones climáticas del Océano Pacífico, se espera una prevalencia de reproducción sexual en poblaciones de *P. verrucosa* y por lo tanto altos niveles de diversidad genética comparados con poblaciones del PM; y b) de acuerdo a la diferencia en tipo de reproducción entre regiones, se espera una proporción mayor de ramets en el PM que en el GC, provocando diferencias en la arquitectura genética entre regiones y por lo tanto una estructura genética poblacional. El presente trabajo pretende complementar la información sobre la genética poblacional de una morfoespecie del género *Pocillopora* en el GC y PM, lo que nos permitirá tener una visión más amplia de la dinámica poblacional en este género en la provincia norteña del POT.

3.2. Metodología

3.2.1. Sitios de muestreo y colecta de tejidos

Se colectó un total de 275 colonias de *P. verrucosa* en diez localidades a lo largo del GC y PM. Las localidades del GC fueron Loreto (LO, límite norte de distribución), La Paz (LP), Cabo Pulmo (CP); las localidades del PM fueron Isla María Madre (IMA, parte de las Islas Marías), Isla Isabel (II), Islas Marietas (IM), Isla Socorro (IS, parte del archipiélago Revillagigedo), Carrizales (CA), Ixtapa Zihuatanejo (IX) y Bahías de Huatulco (BH) (Figura 16a). Las muestras de tejidos fueron colectadas de colonias de coral vivo en las cuales se desprendió una pequeña rama de ~5 cm de

longitud. Cada fragmento colectado fue tomado a cada 2 o 3 metros a lo largo de un transecto de 25 m de longitud. En cada localidad se trató de muestrear 3 transectos para llegar un tamaño de muestra de ~30 colonias. Los tejidos fueron preservados en una solución salina de NaCl a saturación previamente descrita (Seutin *et al*, 1991). Las campañas de colecta fueron de junio de 2008 a noviembre de 2012.

El ADN de cada fragmento fue extraído mediante la digestión con proteinasa K y un protocolo de precipitación y extracción orgánica (Aljanabi y Martínez 1997). La presencia e integridad del ADN se verificó mediante geles de agarosa al 1.5% con bromuro de etidio (0.5 µg/µl).

3.2.2. Amplificación y genotipificación de microsatelites

Se amplificaron 9 loci microsatelitales (PV2, PV6, PV7, Pd3-2, Pd3-5, Pd2-6, Pd2-7, Pd3-8 y Pd3-9) para cada una de las 275 colonias muestreadas (Magalon *et al*, 2004; Starger *et al*, 2008). Las amplificaciones se llevaron a cabo mediante el método de Schuelke (2000) marcando los amplicones fluorescentemente con colas de M13. A cada primer forward se le agregó una cola M13 la cual fue reconocida por un primer forward universal M13 con fluoróforo. Las amplificaciones se realizaron por separado para cada locus mediante PCR. Realizamos dos condiciones de PCR *touch down* para dos grupos de loci: microsatélites PV y Pd (Tablas 9 y 10). Los productos amplificados fueron mezclados en dos paneles (panel 1: PV2, PV6, PV7 y Pd2-7; panel 2: Pd3-2, Pd3-5, Pd2-6, Pd3-8 y Pd3-9) para ser separados en un secuenciador automático ABI 3100 (Applied Biosystems Inc, CA). La genotipificación se llevó a cabo con ayuda del programa **GeneMarker v2.4.0** (Softgenetics®) para determinar los tamaños alélicos.

Tabla 9. Condiciones químicas del PCR y perfil de termociclado (PT) para dos paneles de loci (PV= PV2, PV6 y PV7; Pd= Pd3-2, Pd3-5, Pd2-6, Pd2-7, Pd3-8 y Pd3-9). Para realizar el PCR *touch down*, en todos los loci se incrementó la temperatura de anillamiento específica para cada locus 10 °C arriba de su temperatura de anillamiento teórica, bajando 2°C en cada ciclo en el paso 2 del PT.

Condiciones de PCR:	PT (loci PV)		PT (loci Pd)	
- dNTP's (0.2 mM)	1.	94°C 10 min	1.	94°C 2 min
- Buffer de PCR 1X (Tris 10 mM, KCl 50 mM y MgCl ₂ 2 mM)	2.	5 ciclos de:	2.	5 ciclos de:
- Primer forward locus micro M13 (0.25 µM)		94°C 45 seg		94°C 15 seg
- Primer reverse locus micro (0.5 µM)		touch down 45 seg		touch down 15 seg
- Primers forward universal M13 con fluoróforo (0.5 µM)		-2°C c/ciclo 72°C 30 seg		-2°C c/ciclo 72°C 30 seg
- Taq DNAPol (NEB, Ipswich, MA) (1U)	3.	25 ciclos de	3.	25 ciclos de
- ADN molde (20 ng)		94°C 45 seg		94°C 15 seg
		53°C 45 seg		53°C 15 seg
		72°C 30 seg		72°C 30 seg
Volumen total: 15 µl	4.	72°C 8 min	4.	72°C 5 min

Paso del PT: 1. Calentamiento inicial; 2. Reducción de amplificación no específica, temperatura de desnaturalización, anillamiento y polimerización; 3. Incorporación del primer universal M13 con fluoróforo, temperatura de desnaturalización, anillamiento y polimerización 4. Elongación final.

Tabla 10. Secuencias de los primers usados para amplificar nueve loci microsatelitales y fluoróforos utilizados (M13-fluoróforo: FAM, VIC, NED y PET). TA= Temperatura de anillamiento, MR= Motivo de repetición

Nombre del primer	Secuencia	MR	TA	M13-fluoróforo
PV2(184)M13F	5' <i>TGTA AACGACGGCCAGT-GCCAGGACCCATTTATACTCC3'</i>	(GA) ₂₀	56°C	5'FAM-TGTA AACGACGGCCAGT3'
PV2(184)R	5'TGCAGTGTCTACTTGTCA GTGTC3'			
PV6(207)M13F	5' <i>TGTA AACGACGGCCAGT-CTTCCCGACCCAGTTTAGGG3'</i>	(GT) ₇	56°C	5'VIC-TGTA AACGACGGCCAGT3'
PV6(207)R	5'AGCCGTTCA GCTACCTATGG3'			
PV7(239)M13F	5' <i>TGTA AACGACGGCCAGT-GGAGATGGATGGAGACTGTC3'</i>	(GT ₅ CT ₂) GT (CT) ₃	55°C	5'NED-TGTA AACGACGGCCAGT3'
PV7(239)R	5'GGTATCTCTGTGCTCAGTTCTTTG3'			
Pd3-2M13F	5' <i>TGTA AACGACGGCCAGT-ATCCGAATACAAGCGAAACG3'</i>	(AAC) ₁₀	55°C	5'NED-TGTA AACGACGGCCAGT3'
Pd3-2R	5'CAAAGCTTCTATCAGAAAATGCAA3'			
Pd3-5M13F	5' <i>TGTA AACGACGGCCAGT-AGAGTGTGGACAGCGAGGAT3'</i>	(TGA) ₉	55°C	5'PET-TGTA AACGACGGCCAGT3'
Pd3-5R	5'GTTCCCTTCGCCTTCGATTTT3'			
Pd2-6M13F	5' <i>TGTA AACGACGGCCAGT-ATCTCCATGTGATCGGCATT3'</i>	(CA) ₈	55°C	5'VIC-TGTA AACGACGGCCAGT3'
Pd2-6R	5'GTTCCCCCAGCTGAGAAGTT3'			
Pd2-7M13F	5' <i>TGTA AACGACGGCCAGT-AAGAAGGTGTGGTATTTTCAGAGGG3'</i>	(GA) ₂₀	60°C	5'PET-TGTA AACGACGGCCAGT3'
Pd2-7R	5'GGTGGATAAAGTATTTCTCACTCTTGG3'			
Pd3-8M13F	5' <i>TGTA AACGACGGCCAGT-AGTTGAGGTTGTTGAAACATG3'</i>	(AC) imperfecto	55°C	5'FAM-TGTA AACGACGGCCAGT3'
Pd3-8R	5'TCCATGCAGAACCC3'			
Pd3-9M13F	5' <i>TGTA AACGACGGCCAGT-CCAATGCGTCCGTAGCTCTC3'</i>	(CAA) ₇ [88pb insertadas] (GAc) ₆	52°C	5'FAM-TGTA AACGACGGCCAGT3'
Pd3-9R	5'ATCACCTAAAAATTTCA GTCCTTACC3'	(GTT) ₅ (TGC) ₁₁		

Secuencia en *cursiva* de cada primer forward corresponde a la cola M13 similar a los primers forward universales con fluoróforos.

3.2.3. Análisis genéticos

Para caracterizar cada locus microsatelital en cada localidad se cuantificó el número de alelos (A) y se calculó una riqueza alélica (rA) estandarizada a un tamaño mínimo de muestra mediante el programa **FSTAT v2.9.3.2** (Goudet 1995). Se estimó la heterocigocidad observada (H_o) y la esperada (H_e de acuerdo al equilibrio de Hardy Weinberg) con el programa **Microsatellite Toolkit** (Park 2001). Para probar si las frecuencias genotípicas de cada locus se encuentran en equilibrio, se probó la hipótesis nula de equilibrio en el proceso de mutación por locus en cada muestra, utilizando la

prueba exacta de Hardy-Weinberg (H-W). Su significancia se estimó por medio de una prueba de Fisher utilizando cadenas de Markov de Monte Carlo (Guo y Thompson 1992) implementadas en el programa **GENEPOP v3.4** (Raymond y Rousset 1995). Para las pruebas múltiples se ajustó la significancia utilizando la corrección secuencial de Bonferroni (Rice 1989). Para medir el nivel de endogamia existente en cada localidad para cada locus se obtuvo un índice de endogamia (*Fis*) que calcula el grado de consanguinidad entre individuos mediante el programa **FSTAT v2.9.3.2**. Para verificar la existencia de alelos nulos en cada uno de los loci en el proceso de amplificación, utilizamos el programa **Micro-Checker v2.2.3** (Van Oosterhout *et al*, 2004). Se corrigieron los datos de acuerdo a la presencia de alelos nulos y se repitieron los análisis de estructura genética descritos más adelante.

Con la finalidad de estimar el grado de diversidad genotípica en cada localidad se obtuvieron diversos índices que involucraron los genotipos multilocus (utilizando los 9 microsatélites). Se obtuvo la riqueza genotípica normalizada al tamaño de muestra de cada localidad (ecuación 1, Coffroth y Lasker 1998).

$$Ng / N \quad (1)$$

Donde *Ng* es el número de genotipos multilocus únicos por sitio y *N* el número de colonias genotipificadas. La riqueza genotípica será igual a 1 cuando todas las colonias de coral en una población sean únicas y será 0 cuando todas sean del mismo genotipo.

La equidad genotípica se calculó mediante la ecuación 2 (Coffroth y Lasker 1998):

$$Go / Ng \quad (2)$$

Donde la *Go* es la diversidad genotípica observada, la cual se calculó de acuerdo a la ecuación 3:

$$Go = 1 / \sum g_i^2 \quad (3)$$

Donde *g_i* es la frecuencia del *i*-ésimo genotipo en la población (Stoddart y Taylor 1998). La equidad genotípica representa el número de individuos por clon, esta tiene un valor de 1 cuando todos los genotipos están distribuidos equitativamente entre el total de las colonias de coral y se acerca a 0 cuando un solo genotipo domina en la población.

La diversidad genotípica se estimó mediante la ecuación 4 (Stoddart y Taylor 1998):

$$Go/Ge \quad (4)$$

En donde se compara la diversidad genotípica observada (Go) contra la diversidad genotípica esperada (Ge), siendo la Ge el número de genotipos totales por localidad. Esta ecuación estima la importancia relativa de la propagación asexual en una población.

Con el propósito de caracterizar las localidades de acuerdo a su tipo de reproducción, se utilizó la combinación de valores de diversidad genotípica (Go/Ge) y equidad genotípica (Go/Ng) propuestos por Baums *et al.* (2006b) (Tabla 11):

Tabla 11. Criterios de clasificación de tipos de reproducción de acuerdo a valores de equidad y diversidad genotípica observados (Baums *et al.*, 2006b).

Valores de diversidad y equidad genotípica	Tipo de reproducción
$Go/Ge \geq 0.80$; $Go/Ng \geq 0.85$	Sexual
Go/Ge entre 0.79 - 0.25; Go/Ng entre 0.84 - 0.51	Mayoría sexual
Go/Ge entre 0.25 - 0.11; Go/Ng entre 0.50 - 0.25	Mayoría asexual
$Go/Ge \leq 0.10$; $Go/Ng \leq 0.24$	Asexual

Con la finalidad de evaluar el grado de diferenciación genética poblacional en *P. verrucosa* a lo largo del GC y PM, realizamos un AMOVA para evaluar los niveles de diferenciación genética utilizando dos índices análogos: Fst , que toma en cuenta solamente las frecuencias alélicas de todos los loci, y Rst , que además incorpora las diferencias entre tamaños alélicos. Se obtuvo la diferenciación genética entre subpoblaciones (Fct/Rct), entre localidades dentro de subpoblaciones (Fsc/Rsc) y entre localidades (Fst/Rst) mediante el programa **Arlequin v3.1** (Excoffier *et al.*, 2005). La significancia del AMOVA fue evaluada mediante pruebas de permutación. Para las pruebas múltiples se ajustó la significancia utilizando la corrección secuencial de Bonferroni (Rice 1989). Para complementar el análisis de diferenciación genética se realizó un análisis bayesiano de estructura mediante el programa **Structure v2.3.4** (Pritchard *et al.*, 2000), el cual se basa en el análisis de genotipos multilocus agrupando los genotipos en un número K de probables subpoblaciones. El programa asume los

supuestos de equilibrio de Hardy-Weinberg y equilibrio de ligamiento dentro de cada subpoblación, además de que permite incluir información acerca del origen geográfico de las muestras. Los parámetros de corrida fueron un periodo de calentamiento de 10,000; 100,000 Cadenas de Markov, un modelo ancestral de mezcla (admixture); frecuencias alélicas independientes; y 10 iteraciones. El número de grupos o subpoblaciones (K) se estimó con el programa **Structure Harvester v0.6.93** (Earl y Vonholdt 2012) para el cálculo de delta K ; el programa se basa en la tasa de cambio en la probabilidad de que los datos provengan de K subpoblaciones calculando dicha probabilidad para un número creciente de valores de K (Evanno *et al*, 2005). De acuerdo al número probable de subpoblaciones que el análisis de **STRUCTURE** calculó, se obtuvo la diferenciación genética entre posibles grupos genéticos mediante el programa **Arlequin v3.1** (Excoffier *et al*, 2005).

Para evaluar el patrón de flujo genético, estimamos simultáneamente los tamaños poblacionales efectivos ($\theta = 2Ne\mu$) y el flujo genético ($M = m/\mu$) utilizando máxima verosimilitud mediante simulaciones de Cadenas de Markov de Monte Carlo (MCMC) implementadas en el programa **MIGRATE v2.1.3** previamente descrito (ver Capítulo 2).

3.2.4. Análisis de datos genéticos y ambientales

Para evaluar la influencia de las características de hábitat en el patrón de estructura genética de *P. verrucosa*, realizamos un análisis de aislamiento por distancia. Correlacionamos matrices de F_{st} y R_{st} pareados, distancia geográfica (km) y distancia ambiental (distancia euclidiana de 17 variables ambientales estandarizadas), mediante pruebas de Mantel parcial implementadas en el programa **IBD v 1.52** (Bohonak 2002). Las variables ambientales fueron obtenidas de bases de datos públicas (ver Tabla 2).

3.3. Resultados

Se logró amplificar el 97% de los loci en las 275 colonias de coral colectadas, el mayor porcentaje global de muestras no amplificadas correspondieron principalmente a los loci Pd3-9 y PV6 en la localidad de Loreto. En la mayoría de los organismos de Loreto sólo logramos amplificar siete u ocho microsátélites.

3.3.1. Diversidad genética

Los nueve microsatélites utilizados mostraron variación en el número de alelos para cada uno. Cinco loci obtuvieron valores menores a 10 alelos totales (PV2, PV6, Pd2-6, Pd3-8 y Pd3-9) y cuatro con valores por encima de 10 alelos (PV7, Pd3-2, Pd3-5 y Pd2-7). En cuanto a la riqueza alélica estandarizada a un tamaño mínimo de siete, observamos que los valores variaron en un rango de 1.4 a 5.8 (PV2 y Pd2-7 respectivamente), a nivel poblacional se observó menos variación con promedios de 2.9 a 3.8 alelos (Tabla 12).

El patrón geográfico de heterocigocidad mostró valores moderados a bajos en la mayoría de las localidades y loci (Tabla 13). En general, la probabilidad de encontrar una colonia heterocigota al azar en una muestra fue igual o menor a 0.5. Se observaron valores de H_o menores a los de H_e en la mayoría de los loci pero sólo en algunas localidades. Para los loci PV2 y Pd3-5, todas las localidades estuvieron en equilibrio H-W; PV6, Pd2-6, Pd3-8 y Pd3-9 mostraron equilibrio H-W en la mayoría de las localidades (excepto en 2 localidades diferentes para cada loci); PV7, Pd3-2 y Pd2-7 estuvieron en desequilibrio de H-W en la mayoría de las localidades (Tabla 13). A nivel de localidades, se detectaron alelos nulos en varios loci para la mayoría de ellas, pero la localidad de BH fue la única que no presento alelos nulos en ningún loci. No hubo diferencias significativas entre la heterocigocidad promedio del GC vs PM ($H_e t_{209(0.05)} = 0.43$, $p = 0.67$; $H_o t_{115(0.05)} = 0.01$, $p = 0.98$). Los coeficientes de endogamia (Fis) promedio para cada localidad oscilaron entre -0.160 y 0.369, los valores positivos nos indican que existe un grado de endogamia en las poblaciones, el valor negativo indica un exceso de heterocigotos (exogamia), y valores de 0 indican poblaciones en equilibrio de H-W. De los loci que mostraron desequilibrio H-W en cada localidad la mayoría obtuvieron un grado moderado de endogamia (valores mayores a cero) y solamente BH presento exogamia en dos locus de los tres en desequilibrio.

Tabla 12. Localidades muestreadas; parámetros poblacionales medidos (PP) para cada locus, localidad y promedios: tamaños de muestra (n), número de alelos (A), riqueza alélica estandarizada (rA).

Localidad	PP	Loci microsatelitales									Promedio
		PV2	PV6	PV7	Pd3-2	Pd3-5	Pd2-6	Pd2-7	Pd3-8	Pd3-9	
LO	n	36	26	36	36	35	36	30	36	15	36
	A	2	8	7	8	7	4	12	4	4	6.2
	rA	1.2	4.3	4.4	4.3	3.3	3.6	7.2	2.8	3.1	3.8
LP	n	35	33	35	35	35	35	35	35	32	35
	A	2	6	7	8	7	5	8	4	4	5.7
	rA	1.2	4.2	4.3	4.2	3.4	3.8	5.3	2.9	2.2	3.5
CP	n	36	36	36	36	36	36	35	35	35	36
	A	2	6	8	8	6	4	8	4	4	5.6
	rA	1.4	4.6	4.8	4.3	3.5	3.3	5.2	2.8	2.7	3.6
IMA	n	16	16	16	16	16	16	16	16	14	16
	A	2	5	4	4	4	4	7	4	3	4.1
	rA	1.4	3.8	3.4	3.1	2.8	3.4	6.0	3.2	2.8	3.3
II	n	41	39	40	41	41	41	41	41	38	41
	A	3	6	6	7	6	5	8	4	4	5.4
	rA	1.3	4.3	3.3	4.4	2.5	3.8	4.7	3.1	2.7	3.4
IM	n	21	19	21	21	21	21	21	21	20	21
	A	3	7	5	4	4	4	7	3	5	4.7
	rA	1.7	5.1	4.1	2.4	2.6	3.8	5.3	2.7	3.2	3.4
IS	n	17	16	16	17	16	17	17	17	14	17
	A	1	5	5	5	3	4	5	2	3	3.7
	rA	1	3.3	4.1	3.7	2.3	3.4	4.1	1.7	2.4	2.9
CA	n	8	8	8	8	8	8	7	8	7	8
	A	1	4	4	4	3	4	5	4	2	3.4
	rA	1	3.9	3.9	4.0	2.9	3.8	5.0	3.9	2.0	3.4
IX	n	49	43	48	48	47	49	48	49	43	49
	A	3	7	7	5	5	6	10	4	5	5.8
	rA	1.5	5.2	4.4	3.4	2.9	3.7	6.2	3.3	3.0	3.7
BH	n	15	16	16	16	16	16	16	16	16	16
	A	2	3	3	4	3	4	3	4	3	3.2
	rA	1.7	2.9	2.9	3.5	2.5	3.4	2.8	3.5	2.6	2.9
<i>A total por locus</i>		5	8	11	12	12	9	16	4	7	
<i>rA por locus</i>		1.4	4.6	4.5	4.4	3.1	3.7	5.8	3.1	2.8	

Valores en negritas representan las muestras en las que se observaron alelos nulos

Tabla 13. Diversidad de loci microsatelitales analizados por, localidad: coeficiente de endogamia (Fis), heterocigocidad esperada (He) y observada (Ho).

		PV2	PV6	PV7	PD3-2	PD3-5	PD2-6	PD2-7	PD3-8	PD3-9	Promedio
LO	n	36	26	36	36	35	36	30	36	15	36
	Fis	0	0.216	0.438	0.411	-0.089	0.254	0.661	0.12	0.258	0.33
	He	0.028	0.684	0.737	0.657	0.394	0.705	0.875	0.378	0.356	0.535
	Ho	0.028	0.538	0.417	0.389	0.429	0.528	0.300	0.333	0.267	0.359
	$p H-W$	-	0.144	0.001	0	0.5713	0.001	0	0.121	0.299	0
LP	n	35	33	35	35	35	35	35	35	32	35
	Fis	0	0.232	0.382	0.236	0.041	0.083	0.502	-0.149	-0.077	0.212
	He	0.029	0.669	0.644	0.634	0.357	0.716	0.797	0.424	0.203	0.497
	Ho	0.029	0.515	0.400	0.486	0.343	0.657	0.400	0.486	0.219	0.393
	$p H-W$	-	0.083	0.001	0.135	0.313	0.286	0	1	1	0
CP	n	36	36	36	36	36	36	35	35	35	36
	Fis	-0.014	0.04	0.462	0.512	-0.106	0.155	0.569	-0.094	0.215	0.259
	He	0.055	0.752	0.719	0.622	0.428	0.689	0.789	0.366	0.327	0.527
	Ho	0.056	0.722	0.389	0.306	0.472	0.583	0.343	0.400	0.257	0.392
	$p H-W$	1	0.534	0	0	0.895	0.024	0	0.375	0.178	0
IMA	n	16	16	16	16	16	16	16	16	14	16
	Fis	0	0.444	0.588	0.276	-0.173	-0.272	0.782	0.196	0.5	0.343
	He	0.063	0.665	0.595	0.599	0.375	0.595	0.839	0.464	0.561	0.528
	Ho	0.063	0.375	0.250	0.438	0.438	0.750	0.188	0.375	0.286	0.351
	$p H-W$	-	0.015	0.0005	0.056	1	0.926	0	0.169	0.028	0
II	n	41	39	40	41	41	41	41	41	38	41
	Fis	-0.006	0.266	0.544	0.378	0.146	-0.011	0.521	0.292	-0.106	0.292
	He	0.048	0.731	0.599	0.742	0.228	0.651	0.708	0.412	0.286	0.489
	Ho	0.049	0.538	0.275	0.463	0.195	0.659	0.341	0.293	0.316	0.348
	$p H-W$	1	0	0	0	0.059	0.280	0	0.0001	1	0
IM	n	21	19	21	21	21	21	21	21	20	21
	Fis	-0.013	0.3	0.622	0.365	-0.124	-0.104	0.296	0.263	0.116	0.234
	He	0.094	0.671	0.744	0.223	0.297	0.735	0.806	0.449	0.451	0.497
	Ho	0.095	0.474	0.286	0.143	0.333	0.810	0.571	0.333	0.400	0.383
	$p H-W$	1	0.039	0	0.234	1	0.064	0.0008	0.268	0.002	0
IS	n	17	16	16	17	16	17	17	17	14	17
	Fis	-	0.032	0.474	0.281	-0.081	0.232	0.003	-0.032	-0.095	0.158
	He	0	0.581	0.585	0.487	0.232	0.684	0.531	0.114	0.262	0.386
	Ho	0	0.563	0.313	0.353	0.250	0.529	0.529	0.118	0.286	0.327
	$p H-W$	-	0.242	0.017	0.117	1	0.147	0.325	1	1	0.165

Tabla 13. Continuación.

		PV2	PV6	PV7	PD3-2	PD3-5	PD2-6	PD2-7	PD3-8	PD3-9	Promedio
CA	<i>n</i>	8	8	8	8	8	8	7	8	7	8
	<i>Fis</i>	-	0.028	0.494	0.341	-0.191	0.034	0.667	0.136	0	0.26
	<i>He</i>	0	0.642	0.717	0.742	0.425	0.517	0.813	0.717	0.143	0.524
	<i>Ho</i>	0	0.625	0.375	0.500	0.500	0.500	0.286	0.625	0.143	0.395
	<i>p H-W</i>	-	0.687	0.081	0.212	1	0.128	0.003	0.248	-	0.018
IX	<i>n</i>	49	43	48	48	47	49	48	49	43	49
	<i>Fis</i>	0.492	0.137	0.662	0.254	0.077	0.302	0.535	0.106	0.672	0.369
	<i>He</i>	0.080	0.753	0.735	0.641	0.322	0.700	0.846	0.479	0.493	0.561
	<i>Ho</i>	0.041	0.651	0.250	0.479	0.298	0.490	0.396	0.429	0.163	0.355
	<i>p H-W</i>	0.021	0.064	0	0.001	0.089	0.0003	0	0.012	0	0
H	<i>n</i>	15	16	16	16	16	16	16	16	16	16
	<i>Fis</i>	-0.037	-0.429	0.331	-0.309	-0.103	-0.226	0.412	-0.564	-0.139	-0.16
	<i>He</i>	0.129	0.621	0.554	0.627	0.284	0.667	0.419	0.651	0.331	0.476
	<i>Ho</i>	0.133	0.875	0.375	0.813	0.313	0.813	0.250	1.000	0.375	0.550
	<i>p H-W</i>	1	0	0.032	0.011	1	0.229	0.007	0.0009	1	0
	<i>He Promedio</i>	0.053	0.701	0.73	0.668	0.337	0.702	0.805	0.471	0.356	
	<i>Ho Promedio</i>	0.049	0.588	0.333	0.437	0.357	0.632	0.36	0.439	0.271	
	<i>p H-W</i>	0.653	0	0	0	0.822	0	0	0	0	

Valores de *p* en negritas representan la significancia de la prueba del equilibrio H-W después de la corrección de Bonferroni. (-) no disponible.

El número de genotipos multilocus únicos fue casi similar al tamaño de muestra, esto quiere decir que hubo escasos genotipos clonales (genotipos idénticos). Las localidades que presentaron mayor proporción de genotipos clonales fueron BH (~19%) e II (~12%). Estos resultados fueron corroborados con la riqueza genotípica, la cual fue 1 o cercana a uno en la mayoría de las localidades, lo que indica un elevado número de genotipos multilocus únicos. La equidad genotípica fue alta en casi todas las localidades a excepción de II y BH con valores moderados (0.72 y 0.67 respectivamente). La diversidad genotípica obtuvo valores por encima de 0.80 en todas las localidades (Tabla 14). No hubo diferencias significativas entre el GC y PM en cuanto a la equidad y diversidad genotípica promedio (Go/Ng $t_{187(0.05)} = 0.83$, $p = 0.41$; Go/Ge $t_{181(0.05)} = 0.79$, $p = 0.43$).

Tabla 14. Índices de diversidad genotípica calculados para cada localidad: tamaño de muestra (N), genotipos multilocus únicos (N_g), riqueza genotípica (N_g/N), diversidad genotípica observada (G_o), equidad genotípica (G_o/G_e) y diversidad genotípica (G_o/G_e).

Localidad	N	N_g	N_g/N	G_o	G_o/N_g	G_o/G_e
LO	36	36	1	36	1	1
LP	35	34	0.97	33.11	0.95	0.97
CP	36	36	1	36	1	1
IMA	16	15	0.94	14.22	0.89	0.95
II	41	36	0.88	29.49	0.72	0.82
IM	21	21	1	21	1	1
IR	17	16	0.94	15.21	0.89	0.95
CO	8	8	1	8	1	1
IX	49	47	0.96	45.30	0.92	0.96
BH	16	13	0.81	10.67	0.67	0.82

3.3.2. Tipo de reproducción y su prevalencia

De acuerdo a la clasificación de Baums *et al.*, (2006b) del tipo de reproducción prevalente, observamos que todas las localidades presentan reproducción sexual o en su mayoría sexual. Los valores de equidad genotípica mostraron que las localidades de LO, LP, CP, IMA, IM, IR, CA e IX poseen valores característicos de reproducción netamente sexual, mientras que II y BH de reproducción predominantemente sexual (Figura 12). Para los valores de diversidad genotípica, todas las localidades tuvieron valores característicos de reproducción netamente sexual, sin embargo las localidades de II y BH tuvieron valores cercanos al límite inferior de la clasificación (Figura 12).

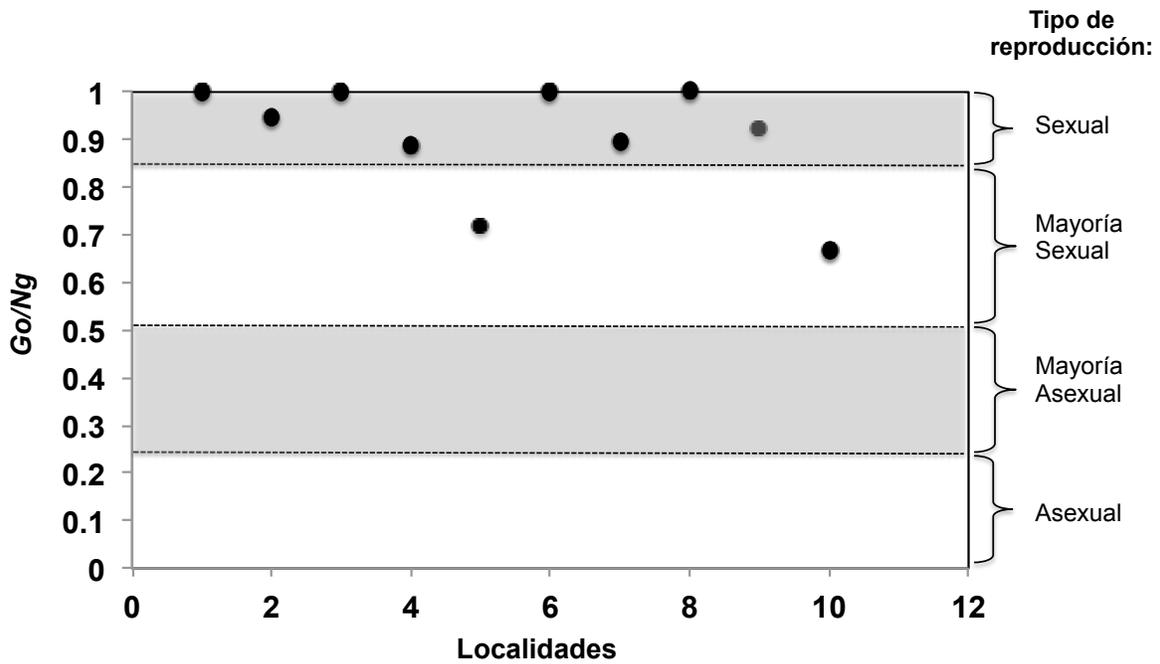


Figura 12. Clasificación de localidades de acuerdo a su tipo de reproducción en base a los valores de equidad (Go/Ng) propuestos por Baums *et al.*, (2006b).

3.3.3. Estructura genética

No se observaron diferencias genéticas significativas entre el GC y PM, sin embargo si se observó diferenciación genética significativa a nivel de toda la región de estudio (Tabla 15a). Por lo tanto, para poder identificar las poblaciones responsables de la señal de estructura genética detectada con el AMOVA, se realizó un análisis bayesiano de estructura. El análisis de delta-K reveló que el número de grupos genéticos en equilibrio (K) más probable fue de cuatro (Figura 13). La mayoría de las colonias individuales tuvieron la mayor probabilidad de pertenecer a la población identificada de color rojo (Figura 14a). Integrando las probabilidades individuales para todas las colonias de cada localidad, se destacan patrones de heterogeneidad espacial evidentes (Figura 14b). El primero es la predominancia de los genotipos asociados con la población identificada de color rojo en la mayoría de las localidades. Segundo, la distribución de las otras tres poblaciones se encuentra restringida a pocas localidades. La población identificada en azul predomina en la localidad más norteña de LO, mientras que las mayores proporciones de aquella identificada en amarillo (alrededor de 0.3-0.4) se encuentran en localidades intermedias (II e IS), mientras que la cuarta

población identificada en verde predomina (0.821) en la localidad más sureña de BH (Figura 14b).

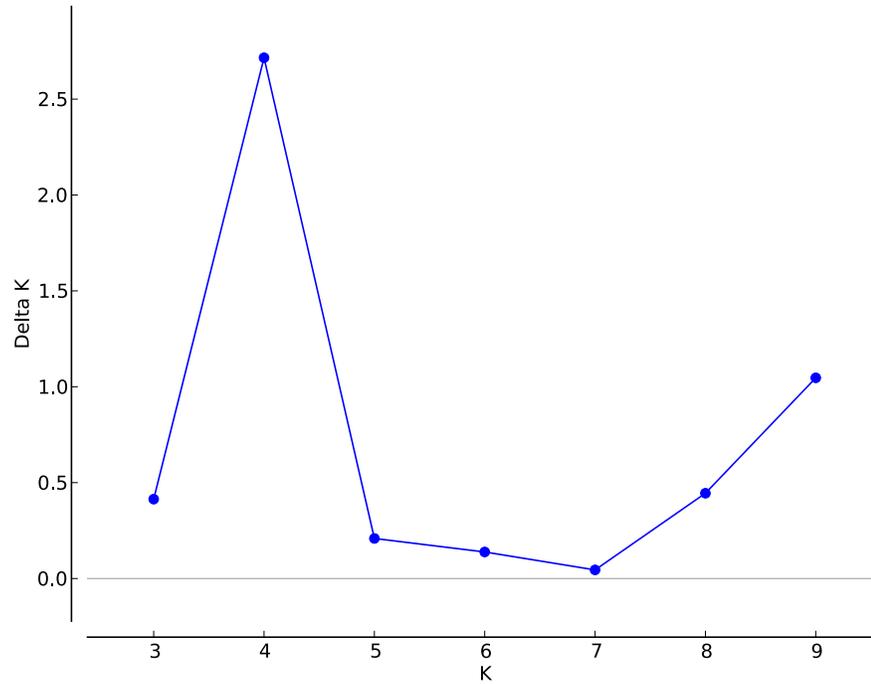


Figura 13. Número más probable de grupos en equilibrio genotípico y de ligamiento obtenido mediante STRUCTURE utilizando el método propuesto por Evanno *et al.* (2005).

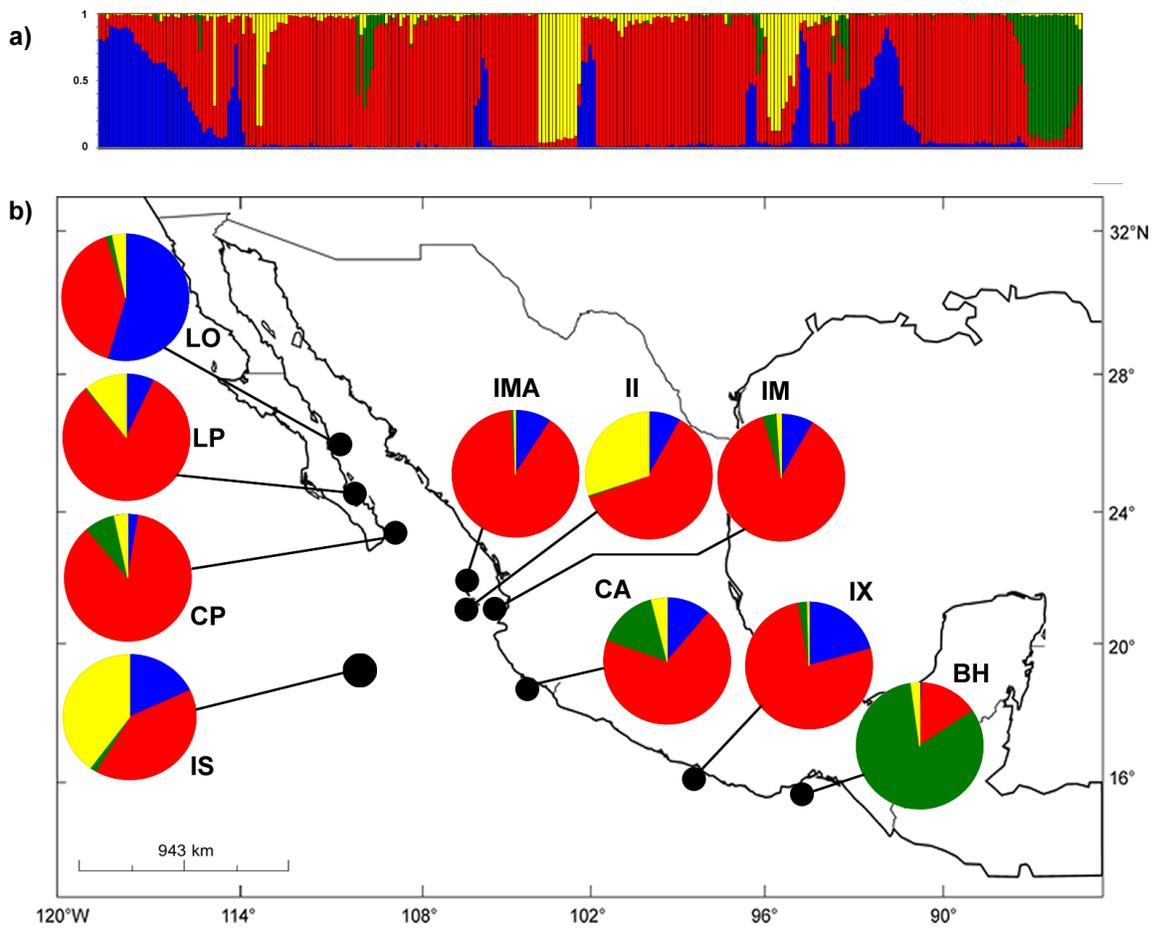


Figura 14. (a) Probabilidad de pertenencia de cada colonia de coral a una de los posibles grupos genéticos identificados con colores. (b) Graficas circulares muestran la proporción de individuos de cada localidad que pertenecen a cada grupo genético estimado por STRUCTURE. Localidades: Loreto (LO), La Paz (LP), Cabo Pulmo (CP), Isla María Madre (IMA), Isla Isabel (II), Islas Marietas (IM), Isla Socorro (IS), Carrizales (CA), Ixtapa Zihuatanejo (IX) y Bahías de Huatulco (BH).

Los resultados de los AMOVA's confirmaron el patrón de estructura genética estimado con el análisis bayesiano. De acuerdo a los resultados de probabilidad individual de pertenecía de cada colonia de coral a cada posible población identificada en el análisis de **Structure** (Figura 14a), realizamos un AMOVA agrupando a las colonias en cuatro grupos (azul, rojo, amarillo o verde) el cual nos indicó diferenciación genética significativa ($F_{st}= 0.102$ $p<0.001$; $R_{st}= 0.156$ $p<0.001$; Tabla 15b). Aunado a esto, realizamos un AMOVA anidado agrupando a las localidades en cuatro posibles regiones de acuerdo al número de poblaciones posibles que estimó el programa **Structure** (Figura 14b): 1=Loreto (una combinación de la población azul y roja), 2= Isla Socorro e Isla Isabel (población roja y amarilla con un mínimo de azul), 3= Bahías de Huatulco (población verde) y 4= todas las poblaciones en las que la mayor proporción de colonias pertenecieron a la población roja (LP, CP, IMA, IM, CA e IX). Se encontró estructura genética significativa entre las regiones mencionadas sólo con el índice F_{ct} ($F_{ct}=0.029$ $p<0.05$; $R_{ct}= 0.039$ $p>0.05$); entre poblaciones dentro de regiones en ambos índices ($F_{sc}=0.031$ $p<0.001$; $R_{sc}= 0.102$ $p<0.001$); y entre todas las poblaciones en ambos índices ($F_{st}=0.059$ $p<0.001$; $R_{st}= 0.137$ $p<0.001$). Análisis pareados a posteriori mostraron que II, IX y principalmente BH fueron las poblaciones que aportaron la mayor diferenciación en el análisis de F_{st} , mientras que CA fue la población más diferenciada en el R_{st} (Tabla 16). Dado que algunas muestras obtuvieron alelos nulos, se reanalizaron los AMOVAs corrigiendo la presencia de alelos nulos y se obtuvieron los mismos los resultados (Anexo 6).

Tabla 15. Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) para estimar los niveles de diferenciación genética entre regiones (*F_{ct}* y *R_{ct}*), entre localidades dentro de regiones (*F_{sc}* y *R_{sc}*) y entre todas las localidades (*F_{st}* y *R_{st}*), utilizando 9 loci microsatelitales de *Pocillopora verrucosa*.

Fuente de variación	F _{st}			R _{st}				
	Componentes de la varianza	% de variación	P value	Componentes de la varianza	% de variación	P value		
a) Partición de la variación genética entre GC y PM								
Entre regiones	-0.02	-0.79	<i>F_{ct}</i> = -0.008	0.73	-3.94	<i>R_{ct}</i> = -0.039	0.84	
Entre localidades dentro de regiones	0.13	5.39	<i>F_{sc}</i> = 0.053	0.00001	284.06	14.86	<i>R_{sc}</i> = 0.143	0.00001
Dentro de localidades	2.30	95.40		1702.58	89.08			
			<i>F_{st}</i> = 0.046	0.00001		<i>R_{st}</i> = 0.109	0.00001	
b) Partición de la variación genética entre 4 grupos genéticos según STRUCTURE								
Entre localidades	0.26	10.25	<i>F_{st}</i> = 0.102	0.00001	325.44	15.58	<i>R_{st}</i> = 0.156	0.00001
Dentro de localidades	2.28	89.75		1763.89	84.42			
c) Partición de la variación genética entre 4 regiones según STRUCTURE								
Entre regiones	0.07	2.94	<i>F_{ct}</i> = 0.029	0.006	76.99	3.90	<i>R_{ct}</i> = 0.039	0.37
Entre localidades dentro de regiones	0.07	2.98	<i>F_{sc}</i> = 0.031	0.00003	194.28	9.84	<i>R_{sc}</i> = 0.102	0.00001
Dentro de localidades	2.30	94.08		1702.58	86.26			
			<i>F_{st}</i> = 0.059	0.00001		<i>R_{st}</i> = 0.137	0.00001	

Tabla 16. Comparaciones pareadas de *Fst* (debajo de diagonal) y *Rst* (encima de diagonal) entre poblaciones de *Pocillopora verrucosa*.

	LO	LP	CP	IMA	II	IM	IS	CA	IX	BH
LO		0.034	0.072	-0.014	0.157	0.001	-0.010	0.048	0.169	0.124
LP	0.000		0.016	0.097	0.078	-0.006	-0.036	0.158	0.106	0.009
CP	0.006	0.008		0.154	0.018	-0.012	-0.023	0.228	0.039	0.001
IMA	0.019	0.044	0.039		0.269	0.072	0.010	0.002	0.272	0.155
II	0.042	0.030	0.038	0.073		0.054	0.046	0.331	-0.006	0.039
IM	0.025	0.033	0.021	0.060	0.082		-0.065	0.150	0.079	-0.016
IS	0.054	0.045	0.056	0.080	0.093	0.104		0.086	0.051	0.069
CA	-0.003	0.007	0.019	0.033	0.055	0.035	0.030		0.340	0.216
IX	0.064	0.048	0.057	0.124	0.043	0.070	0.168	0.073		0.096
BH	0.165	0.153	0.164	0.200	0.163	0.229	0.116	0.146	0.266	

Valores significativos después de la corrección de Bonferroni en negritas ($p < 0.05$).

3.3.4. Flujo genético

Para estimar el flujo genético entre poblaciones de *P. verrucosa* utilizamos el enfoque de coalescencia mediante el programa MIGRATE. Realizamos 10 simulaciones de flujo genético de las cuales 8 fueron consistentes en la dirección y magnitud del flujo de genes, sólo reportamos una simulación. En general se estimaron altos valores de flujo genético entre la mayoría de los sitios muestreados (Tabla 17). En algunas estimaciones obtuvimos valores de cero o muy cercanas a cero, una de las localidades con menor recepción de flujo genético fue IMA, de nueve localidades de las que podría recibir genes sólo obtuvo de cinco (valores moderados de M entre 1000 y 10000), el resto de las localidades obtuvieron genes de por lo menos siete localidades. Por otro lado, IS recibió altos niveles de flujo provenientes de LO, CP e IX (valores mayores a 10000), del resto de las localidades obtuvo valores moderados o cero (Figura 15a). La localidad de II recibió altos valores de flujo provenientes de LO principalmente. CA recibió altos valores de flujo de la mayoría de las localidades, pero no de IMA, IS y BH (Figura 15b). IX fue una de las localidades que más flujo genético recibió de la mayoría de las localidades, con excepción de BH (Figura 15c). Finalmente, BH no aportó genes a ninguna otra localidad, sino por el contrario, fue la segunda localidad que recibió los valores más altos de flujo genético de casi todas las localidades después de IX y no recibió de LO e IX (Figura 15d). Los valores de θ variaron en cada localidad, CP e II fueron las localidades con los mayores valores (Tabla 17), seguidas de LP e IM.

Tabla 17. Estimaciones de tamaños poblacionales efectivos ($\theta = 2 Ne \mu$) y tasas de migración entre poblaciones ($M = m/\mu$) de *Pocillopora verrucosa*. Los parámetros estimados incluyen intervalos de confianza del 95%. Los vectores indican la dirección del flujo genético y los datos en negritas representan los valores más altos.

n	θ	$M = m/\mu$									
		1 \rightarrow i	2 \rightarrow i	3 \rightarrow i	4 \rightarrow i	5 \rightarrow i	6 \rightarrow i	7 \rightarrow i	8 \rightarrow i	9 \rightarrow i	10 \rightarrow i
1. L.O	36	5.04 X 10 ⁻² (4.64 x 10 ⁻² - 5.49 x 10 ⁻²)	1094 (910 - 1300)	3817 (3263 - 4430)	778 (514 - 1120)	342 (287 - 405)	3261 (2687 - 3913)	78 (37 - 144)	1233 (617 - 2167)	0.0031 (0.0029 - 0.0031)	0.0019 (0.0018 - 0.0019)
2. L.P	35	9.78 x 10 ⁻² (9.78 x 10 ⁻² - 10.42 x 10 ⁻²)	3599 (2937 - 4353)	20249 (18163 - 22479)	4348 (3396 - 5464)	18111 (16019 - 20378)	7952 (6469 - 9646)	6292 (4873 - 7963)	1742 (953 - 2879)	50634 (44659 - 57120)	0.0001 (0.0001 - 0.0001)
3. C.P	36	15.98 x 10⁻² (14.99 x 10 ⁻² - 6.71 x 10 ⁻²)	7745 (6503 - 9133)	0.0001 (0.0001 - 0)	3444 (2810 - 4166)	14212 (12732 - 15804)	8173 (7011 - 9458)	3735 (2875 - 4752)	261 (62 - 692)	42845 (38141 - 47919)	0.00002 (0.00002 - 0.00002)
4. I.M.A	16	5.86 x 10 ⁻² (5.16 x 10 ⁻² - 6.71 x 10 ⁻²)	2573 (1286 - 4520)	9255 (7227 - 11629)	0.0005 (0.0005 - 0.0006)	1734 (1215 - 2383)	6126 (4182 - 8595)	7.0 x 10 ⁻⁸ (5.96 x 10 ⁻ 8 - 263)	1.3 x 10 ⁻⁷ (1.19 x 10 ⁻ 7 - 525)	52778 (43197 - 63684)	0.0001 (0.0001 - 0.0001)
5. II	41	12.36 x 10⁻² (11.71 x 10 ⁻² - 13.06 x 10 ⁻²)	10153 (8565 - 11925)	8886 (7826 - 10037)	1954 (1730 - 2196)	0.0001 (0.0001 - 0.0001)	2795 (2088 - 3646)	2598 (2064 - 3218)	1062 (618 - 1678)	24519 (21284 - 28070)	0.00006 (0.00005 - 0.00006)
6. I.M	21	7.22 x 10 ⁻² (6.49 x 10 ⁻² - 8.05 x 10 ⁻²)	9398 (6476 - 13091)	8369 (6253 - 10917)	2481 (817 - 1743)	0.0007 (0.0007 - 0.0007)	0 (0.0007 - 0)	6990 (5604 - 8584)	2274 (1195 - 3865)	14019 (9824 - 19266)	0.0002 (0.0002 - 0.0002)
7. I.S	17	2.83 x 10 ⁻² (2.56 x 10 ⁻² - 3.19 x 10 ⁻²)	48633 (39683 - 58835)	43433 (37153 - 50382)	14155 (10698 - 18295)	5527 (3373 - 8445)	23897 (19136 - 29387)	0.001 (0.001 - 0)	2018 (654 - 4583)	66510 (53459 - 81523)	0.0009 (0.0009 - 0.0009)
8. C.A	8	0.58 x 10 ⁻² (0.49 x 10 ⁻² - 0.68 x 10 ⁻²)	10229 (3314 - 23232)	12254 (6124 - 21527)	0.00003 (0.0000 - 3 - 0.004)	1205 (286 - 3194)	26853 (17269 - 39459)	0.007 (0.007 - 0.007)	0 (0.007 - 0)	24255 (13724 - 39153)	0.005 (0.005 - 0.005)
9. I.X	49	4.91 x 10 ⁻² (4.70 x 10 ⁻² - 5.13 x 10 ⁻²)	32269 (26486 - 38839)	40050 (35247 - 45269)	12260 (10063 - 14756)	36408 (32956 - 40092)	19308 (16136 - 22873)	4855 (3910 - 5941)	0.001 (0.001 - 0.001)	0 (0.001 - 0)	0.003 (0.003 - 0.003)
10. B.H	16	2.22 x 10 ⁻² (1.93 x 10 ⁻² - 2.57 x 10 ⁻²)	0.01 (0.01 - 0.01)	74724 (56517 - 96480)	15950 (9025 - 25747)	118584 (98446 - 141305)	15147 (7958 - 25741)	33162 (23806 - 44451)	2926 (1129 - 6033)	0.02 (0.02 - 0.02)	0 (0.02 - 0.02)

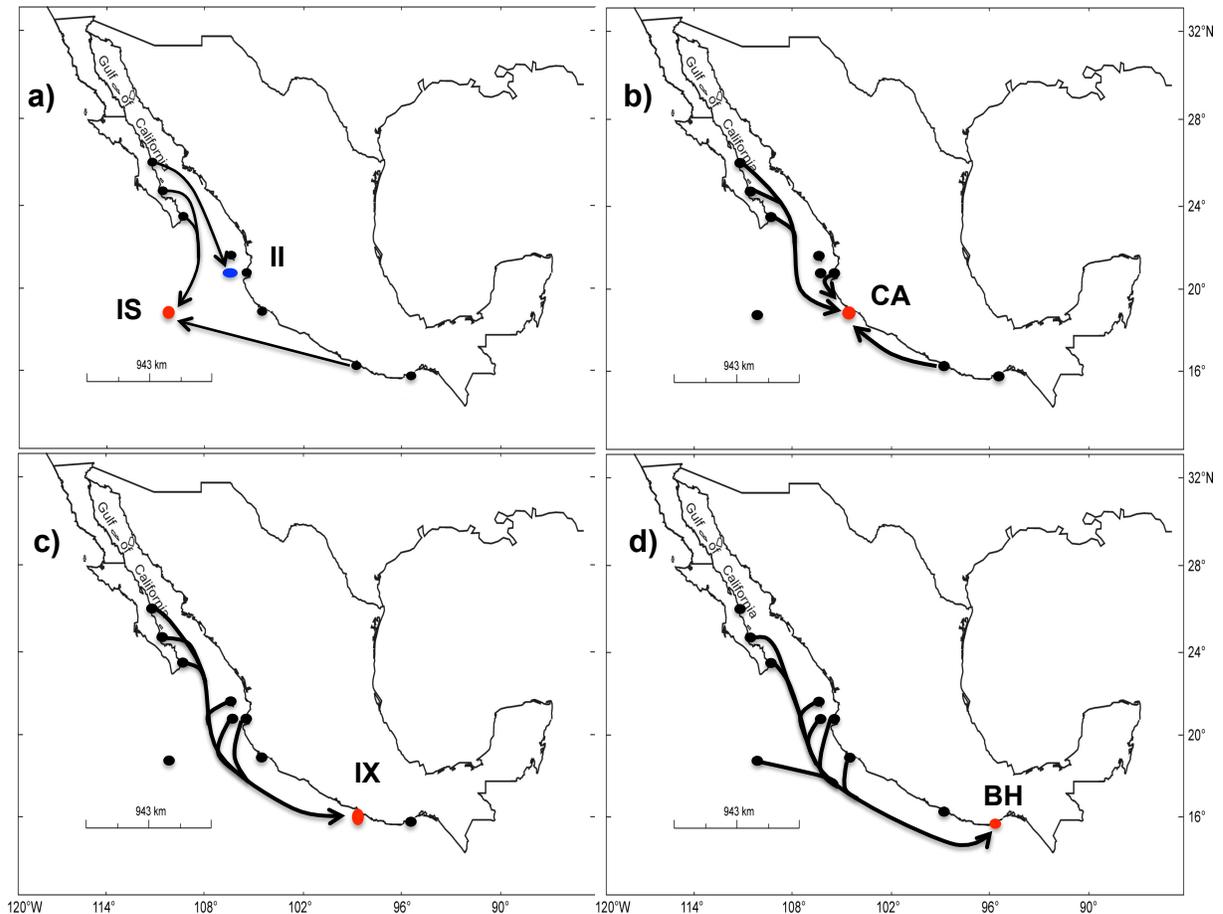


Figura 15. Dirección y magnitud del flujo genético entre pares de poblaciones de *Pocillopora verrucosa* estimados a partir de nueve microsatélites. Los vectores representan la dirección de los valores más altos del flujo genético en la simulación realizada con el programa Migrate. Localidades consideradas sumidero: a) Isla Isabel (II; azul) e Isla Socorro (IS; rojo), b) Carrizales (CA; rojo), c) Ixtapa Zihuatanejo (IX; rojo) y d) Bahías de Huatulco (BH; rojo).

3.3.5. Relación entre la diferenciación genética y el ambiente

Para probar la relación que existe entre la diferenciación genética (F_{st} y R_{st}) y la distancia geográfica (km), así como con la distancia ambiental (distancia euclidiana), realizamos un prueba de Mantel parcial (Tabla 18). Observamos que no existen correlaciones significativas entre las matrices.

Tabla 18. Resultados de la prueba de Mantel parcial entre matrices de diferenciación genética (F_{st} y R_{st} microsatelites), distancias geográficas lineales (Km), y distancias ambientales (distancias euclidianas).

	F_{st}		R_{st}	
	r	p	r	p
1. Correlación de diferenciación genética y distancia euclidiana.	0.43	0.06	-0.16	0.81
2. Correlación parcial de diferenciación genética y de Km, controlada por la matriz de distancia euclidiana.	0.37	0.08	0.05	0.34
3. Correlación parcial de diferenciación genética y distancia euclidiana, controlada por la matriz de Km.	-0.15	0.80	-0.11	0.75
4. Correlación de diferenciación genética y Km.	0.53	0.07	-0.12	0.70

En el Mantel parcial para los valores de F_{st} se reporta el logaritmo de la distancia geográfica.

3.4. Discusión

3.4.1. Patrón de diversidad genética

No encontramos una diferencia entre el GC y PM en los patrones de diversidad genética. Sin embargo, los genotipos clonales se encontraron principalmente en el PM, ya que en el GC sólo se encontró un clon en la localidad de LP. A pesar de que el análisis multilocus presentó altos niveles de diversidad genotípica, los valores de heterocigocidad para cada locus fueron bajos en su mayoría. A diferencia de los vertebrados, los invertebrados tienden a presentar niveles bajos de heterocigocidad, incluyendo los corales hermatípicos (Ayre *et al*, 1997; Adjeroud y Tsuchiya 1999;

Baums 2008; Miller y Ayre 2008; Polato *et al*, 2010; Baums *et al*, 2012; Richards y van Oppen 2012). Algunos de los mecanismos que han sido propuestos para explicar el déficit de heterocigotos en los corales es la endogamia, así como la reproducción asexual y la presencia de alelos nulos.

Analizando cada mecanismo que provoca la disminución en la heterocigocidad observamos que: existe evidencia de endogamia moderada (*F_{is}* de 0.158 a 0.369), valores similares se han encontrado en algunas especies coralinas (Baums 2008; Polato *et al*, 2010; Combosch y Vollmer 2011; Baums *et al*, 2012; Paz-García *et al*, 2012), incluyendo *P. verrucosa* (Ridgway *et al*, 2001; Ridgway *et al*, 2008; Aranceta-Garza 2010; Aranceta-Garza *et al*, 2012). Si bien, la endogamia es más fuerte en poblaciones pequeñas que tienen mayor probabilidad reproducirse entre parientes, esta condición podría no existir en esta especie debido a que es la más abundante en la región (Reyes-Bonilla *et al*, 2005). Sin embargo, la autofecundación contribuye a la endogamia en algunas especies (Ayre *et al*, 1997; Baums 2008). Algunos corales hermatípicos que son hermafroditas tienen la capacidad de autofecundarse en ausencia de gametos no propios en condiciones de laboratorio (Willis *et al*, 1997). En campo se han detectado altas tasas de autofecundación analizando datos genéticos de colonias adultas y sus reclutas (Gleason *et al*, 2001; Ayre y Miller 2006). Sin embargo, poco se sabe de la autofertilización en corales. *P. verrucosa* es una especie con reproducción sexual y es hermafrodita (Glynn *et al*, 1991; Chávez-Romo y Reyes-Bonilla 2007), aunado a esto, en algunas zonas del GC y PM las colonias han presentado desarrollo de gametos de manera asincrónica, lo que sugiere que no existe una expulsión masiva de gametos (Carpizo-Ituarte *et al*, 2011; Rodríguez-Troncoso *et al*, 2011). Estas condiciones podrían favorecer la autofecundación si colonias las hermafroditas son las principales que expulsan gametos masculinos y femeninos asincrónicamente. De acuerdo a los resultados genéticos, es evidente que la reproducción asexual no contribuye al déficit de heterocigosis, ya que todas las localidades presentaron reproducción sexual en su mayoría (Figuras 12). En cuanto a la presencia de alelos nulos, esta posibilidad existe, ya que los resultados nos indican que la mayoría de los loci empleados tiene alta probabilidad de presentar alelos nulos, lo cual puede estar inflando la incidencia de endogamia (Addison y Hart 2005).

3.4.2. Importancia relativa de la reproducción sexual y asexual

Ya que nuestros resultados mostraron pocos genotipos clonales, se sugiere que el reclutamiento asexual de *P. verrucosa* es escaso y no forma parte del mantenimiento de poblaciones a una escala de cientos de kilómetros. Por el contrario, las poblaciones son mantenidas por reproducción sexual principalmente. No excluimos la posibilidad de que exista reproducción asexual en algunos sitios, ya que encontramos localidades con 12 y 19% de sus colonias con genotipos clonales (II y BH, Figura 12 y Tabla 14). Además, el diseño de muestreo utilizado en este estudio puede no reflejar la existencia de clonalidad a microescala, ya que cada colonia colectada estuvo separada por al menos 2 a 3 metros. Patrones similares se han encontrado en algunas especies de corales utilizando escalas y métodos de muestreo similar al nuestro (colectas separadas por ~2 m). En la costa este de Australia, *P. damicornis* mostró una prevalencia de reproducción sexual en cuatro regiones separadas por ~1195 km incluyendo una región a elevada latitud (Ayre *et al.*, 1997; Miller y Ayre 2004). En la misma especie en el POT, específicamente en la costa de Panamá, se observó una prevalencia de reproducción sexual, encontrando que el 94% de los genotipos fueron únicos en tres regiones separadas entre 100 y 200 km y colectas de colonias cada 10 m en cada arrecife (Combosch y Vollmer 2011). Especies de la misma familia *Pocilloporidae*, *Seriatopora hystrix* y *Stylophora pistillata* con similar tipo de reproducción en la costa Este de Australia coinciden con nuestros resultados (Ayre y Hughes 2000). Predicciones teóricas establecen que en hábitats estables y relativamente homogéneos las poblaciones de especies que presentan ambos tipos de reproducción deberían albergar pocos genotipos adaptados al medio (prevalencia de reproducción asexual) (Williams 1975; Maynard-Smith 1978; Carvalho 1994). Mientras que en ambientes con niveles de disturbio moderado o con variación ambiental, las poblaciones deberían albergar mayor diversidad genotípica (reproducción sexual principalmente) (Williams 1975; Sebens y Thorne 1985; Bengtsson y Ceplitis 2000). Las condiciones ambientales del POT son conocidas por ser subóptimas para la presencia de corales hermatípicos, esta puede ser una de las razones por las que poblaciones de *P. verrucosa* presentan alta diversidad genotípica a escalas de cientos de kilómetros.

Sin embargo, es importante discutir los patrones de diversidad genotípica que se han encontrado a menores escalas con diferentes métodos de colecta. En *P. verrucosa* en el GC se ha observado una región con baja diversidad genotípica, la cual fue dominada por genotipos clonales (Aranceta-Garza 2010; Aranceta-Garza *et al*, 2012). De las cinco localidades muestreadas, tres presentaron reproducción sexual principalmente (Loreto, La Paz –Playa el Portugués-, y Cabo Pulmo, localidades incluidas en este estudio), mientras que dos localidades cercanas entre si presentaron reproducción asexual (Isla Espíritu Santo y canal de San Lorenzo frente a Bahía de La Paz, localidades no incluidas en este estudio). Este patrón se observó en una escala de cientos a decenas de kilómetros con colectas de colonias de coral al azar en cada sitio. A una escala menor, se ha observado ambos tipos de reproducción en dos zonas separadas por 10 kilómetros en algunas especies del género *Pocillopora* en Bahía de La Paz (Pinzón *et al*, 2012). En este estudio el método de muestreo fue delimitando tres parcelas circulares de 10 m de radio en cada sitio y colectando todos los corales del género *Pocillopora* dentro de cada parcela. Similar al estudio anterior, *P. damicornis* al sur de Taiwán mostró una prevalencia de reproducción asexual entre dos sitios separados por 500m; el método de muestreo fue delimitar parcelas cuadradas de ~ 9 m² y colectado todos los corales de la especie dentro de la parcela (Yeoh y Dai 2010). Por lo tanto, es necesario realizar estudios sobre la variabilidad genética de *P. verrucosa* en el GC y PM a escalas espaciales menores y con métodos de colecta exhaustiva, ya que podríamos estar subestimando la prevalencia de reproducción asexual debido a la escala y método de colecta a la cual se realizó este estudio. Estudios a menor escala en regiones del PM complementarían el patrón que aquí se revela.

3.4.3. Patrón de estructura genética

Existe estructura genética poblacional somera pero significativa en *P. verrucosa* a lo largo de la zona de estudio. A pesar de que en el PM se observaron más genotipos clonales que el GC, no se observaron diferencias genéticas significativas entre ambas regiones pero si dentro de cada región. El análisis de agrupamiento bayesiano indicó la existencia de cuatro grupos genéticos que pueden considerarse poblaciones ya que en gran medida se encuentran circunscritos a localidades distintas. Dichos grupos presentaron diferenciación significativa entre ellos, lo cual se evaluó con AMOVAs a

posteriori agrupando a los individuos de acuerdo al grupo predominante independientemente de su origen geográfico. Dichos análisis arrojaron diferencias significativas tanto en *Fst* como en *Rst* entre los grupos. Las localidades que destacaron en el análisis bayesiano fueron LO, IS-II y BH como tres poblaciones diferentes al resto de las localidades (Figura 14). Al agrupar las localidades en cuatro regiones con composición contrastante de los grupos inferidos en el análisis de agrupamiento bayesiano observamos diferencias significativas sólo en el *Fst*.

Si bien la diferenciación genética entre localidades no se correlacionó con la distancia geográfica y ambiental, la estructura que se observó es resultado de una combinación de factores biológicos y ambientales. Los resultados nos indican que existen localidades con mezcla de poblaciones, sin embargo se destacan regiones con arquitectura genética diferente (LO, IS-II, y BH), estas regiones coinciden con zonas con características ambientales contrastantes. Por un lado Loreto (LO) es la localidad más norteña para la distribución de la especie en el POT, se ubica dentro del GC una región con un rango amplio de variación en temperatura a lo largo del año (de 20°C en enero a 32°C en agosto) (Lluch-Cota *et al*, 2007). La temperatura es una de las principales características que limitan la distribución de algunos corales como los del género *Pocillopora*. Es posible que las características ambientales presentes en Loreto sean limitantes para el desarrollo y supervivencia de la especie, lo que se refleja en una diferente arquitectura genética en dicha localidad. La segunda región diferenciada fue principalmente Isla Socorro (IS), la cual forma parte del archipiélago Revillagigedo, una región ubicada a ~500 de la costa peninsular o ~600 km de la costa continental. Este archipiélago está expuesto a condiciones ambientales oceánicas del Pacífico, es posible que la variación en temperatura no sea tan amplia a lo largo del año, sin embargo es una zona donde convergen masas de agua como la Corriente de California y la Corriente Norecuatorial (Glynn *et al*, 1996b; Glynn y Ault 2000). Finalmente, la tercer región que corresponde a Bahías de Huatulco (BH) se caracteriza por presentar aguas más cálidas, sin embargo es una zona expuesta a un régimen de vientos invernales llamados Tehuanos. Dichos vientos provocan desequilibrios en la termoclina provocando surgencias y por lo tanto episodios de disminución en la temperatura (Lavín *et al*, 2006; Pennington *et al*, 2006). Debido a estas condiciones ambientales diferentes en cada región, las poblaciones que las habitan están derivando a diferentes frecuencias alélicas y por lo tanto diferenciándose entre si.

Retomando la controversia en el tema de la delimitación de especies en el género *Pocillopora*, es evidente que existe diferenciación genética intra-morfotipos, por lo menos en *P. verrucosa* en la provincia norteña y *P. damicornis* en la provincia ecuatorial del POT (Combosch y Vollmer 2011). Entonces, ¿por qué los resultados publicados por Pinzón y LaJeunesse (2011) no muestran diferenciación genética entre morfotipos y sólo entre grandes regiones? Analizando sus métodos de colecta y tamaños de muestra observamos que para la provincia norteña abarcan sólo cuatro sitios (La Paz, Bahía de Banderas, Islas Revillagigedo y Oaxaca), las cuales variaron ampliamente en los tamaños de muestra (colonias muestreadas: 198, 83, 3 y 15 respectivamente). Por lo que es posible que la homogeneidad genética que observaron en la provincia norteña se deba principalmente a la localidad de La Paz, la cual fue exhaustivamente muestreada en comparación con el resto de localidades. Retomando nuestros resultados, las localidades de Isla Socorro (Revillagigedo) y Bahías de Huatulco (Oaxaca) fueron de las localidades más diferenciadas, las cuales fueron escasamente colectadas en el estudio antes mencionado (3 y 15 colonias respectivamente); por lo tanto no incluyeron muestras suficientes para detectar la señal genética que nosotros detectamos. Es necesario realizar más estudios que no sólo incluyan análisis genéticos (analizar un mayor número de genes) sino morfológicos e incluso análisis de genómica funcional (expresión de genes) para delimitar las especies en este género.

3.4.4. Patrón de flujo genético

Los altos niveles de flujo genético estimados coincidieron con el patrón de diferenciación leve en *P. verrucosa*. La mayoría de las estimaciones revelaron que el flujo genético es principalmente del norte al sur, esto quiere decir que el GC se comportó como “fuente” de propágulos hacia las localidades sureñas (Figura 15). Este patrón concuerda con las estimaciones de N_e , ya que CP y LP fueron las localidades con los valores más altos de θ (Tabla 17). Por el contrario, fue evidente que el flujo de genes en dirección contraria fue escasa y casi nula. Aunado a esto, la localidad que no aportó genes a ninguna localidad fue BH, por el contrario recibió valores altos de la mayoría de las localidades comportándose como una población “sumidero” (Figura 15d). Este resultado nos permite hipotetizar que el GC juega un papel importante en la recolonización de regiones como el PM, la cual es una zona expuesta a las variaciones

oceánicas del Pacífico con registros de mortalidades masivas durante eventos de El Niño (Glynn y Stewart 1973; Glynn 1984; Glynn 1991; Guzmán y Cortés 1993; Glynn 2000; Glynn y Ault 2000; Carriquiry *et al*, 2001; Guzmán y Cortés 2001; Jiménez *et al*, 2001; Reyes-Bonilla *et al*, 2002; Jiménez y Cortés 2003; Guzmán y Cortés 2007). Aunado a este patrón, observamos que BH fue una de las localidades con presencia de organismos clonales, lo cual nos indica que es una población con menor probabilidad de ser fuente. CA, IX e IS también se comportaron como “sumidero” pero en menor grado que BH, ya que aportaron migrantes a algunas localidades (Figura 15a, b y d). Estos patrones de flujo genético nos muestran que *P. verrucosa* presenta una dinámica similar a la de una metapoblación, ya que no sólo están vinculadas por un flujo genético, además presenta poblaciones “fuente” que aportan propágulos y larvas a poblaciones “sumidero”.

El modelo de flujo genético mostró que existe poco o nulo flujo genético entre poblaciones cercanas, y por el contrario los valores altos fueron en su mayoría a gran distancia (Figura 15). Dicho patrón concuerda con los resultados de análisis de aislamiento por distancia (IBD), el cual nos indicó que no existe una correlación entre los valores pareados de F_{st} y la distancia geográfica. Aunado a esto, observamos que la distancia ambiental no se correlacionó tampoco con los niveles de diferenciación genética; sin embargo, no descartamos la posibilidad de que el paisaje ambiental tenga un papel importante en los patrones genéticos de la especie. Resultados de un Modelo de Nicho Ecológico (MNE) para *P. verrucosa* en el POT mostraron que la región de México en la punta de la península de Baja California presenta la mayor probabilidad de ocurrencia de la especie y la costa de Colima la más baja (Melo-Merino 2013). Nuestros resultados de N_e coinciden con el MNE, ya que CP presentó el valor más alto de θ y CA (Colima) el más bajo (Tabla 17). Por lo tanto, es necesario realizar más análisis relacionados con la genética del paisaje para entender mejor los patrones genéticos presentados en este trabajo.

En resumen, los altos niveles de diversidad y equidad genotípica fueron debidos a la prevalencia de la reproducción sexual en toda la región. A pesar de que el PM no presentó una prevalencia de reproducción asexual como se supuso, algunas de las localidades de esta región fueron las que presentaron genotipos clonales. Además, los patrones de estructura genética somera y alto flujo genético entre poblaciones, nos permite categorizar a *P. verrucosa* como una metapoblación en donde el GC es la

principal fuente de propágulos y larvas para la mayoría de poblaciones. Por lo que el GC es un “hotspot” en términos de conservación de la especie, ya que juega un papel importante en la recolonización de localidades como BH.

Capítulo 4. Filogeografía comparativa de corales hermatípicos dominantes en el Golfo de California y Pacífico mexicano

4.1. Introducción

Una de las principales preguntas en biogeografía de corales hermatípicos es: ¿Cuáles han sido las rutas de dispersión históricas y actuales de estos organismos en el POT, principalmente en la provincia biogeográfica norteña (GC y PM) que es una de las más aisladas a nivel global? Algunos estudios de biogeografía han planteado posibles eventos históricos que han moldeado la distribución actual de los corales en el GC y PM (Reyes-Bonilla 1992, 1993, 1998; Reyes-Bonilla y Cruz-Pinon 2000; Reyes-Bonilla 2003; Reyes-Bonilla *et al*, 2005). Sin embargo, no existen estudios filogeográficos que nos permitan complementar las hipótesis planteadas. Este capítulo es una primera aproximación a los patrones filogeográficos de algunos corales más abundantes de la región.

La provincia biogeográfica norteña tiene registradas 33 especies de corales hermatípicos, algunas de las cuales son endémicas de la región y otras habitan tanto el Pacífico oriental como el occidental (Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998; Glynn y Ault 2000; Reyes-Bonilla *et al*, 2005). Las zonas con mayor riqueza de especies son Baja California Sur, Colima, Islas Revillagigedo y Nayarit; estas localidades forman parte de una zona de transición entre dos subprovincias biogeográficas: una al norte (Norte y centro del GC) y otra al sur (de Baja California Sur a las costas de Oaxaca). Cada subprovincia se caracteriza por la presencia de diferentes especies. En la región norte dominan especies del género *Porites* principalmente y al sur dominan los Pocillopóridos con una mayor diversidad de géneros y especies (Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998; Reyes-Bonilla *et al*, 2005). Análisis faunísticos han revelado que las localidades de Islas Revillagigedo y las costas de Oaxaca forman grupos separados del resto de las regiones, debido a que presentan algunas especies que no se encuentran en toda la provincia y son poco abundantes (Reyes-Bonilla 1993, 1998). Este patrón ha permitido hipotetizar dos posibles vías de dispersión hacia la provincia norteña; por un lado dispersión de especies del Indo-Pacífico hacia el POT vía el grupo de islas, siendo Islas

Revillagigedo la entrada principal; mientras que la costa de Oaxaca representa la segunda vía de entrada de corales provenientes de Centro-América (Ketchum y Reyes Bonilla 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998; Reyes-Bonilla 2003). Con base en estos antecedentes, realizamos análisis filogeográficos de tres especies abundantes en la zona de estudio (*Porites panamensis*, *Pocillopora verrucosa* y *Pavona gigantea*), las cuales son contrastantes en su biología, ecología y tiempo de residencia en la provincia biogeográfica norteña.

Los géneros de las tres especies simpátricas aparecieron en el POT en diferentes épocas, *Porites* y *Pocillopora* son más antiguos teniendo registros desde el Plioceno temprano (~ 6 millones de años – Ma –), después de la apertura del GC (~ 6.3-6.5 Ma al final del Mioceno, Jacobs *et al*, 2004). Por su parte, el género *Pavona* tiene registros desde el Pleistoceno temprano (~ 1.5 Ma) (Glynn y Wellington 1983). Finalmente, el registro más antiguo de *P. panamensis* es del Plioceno temprano (~ 6 Ma) en el GC; además, existen algunos registros más recientes en la costa de Oaxaca para el Pleistoceno tardío (López-Pérez 2005; López-Pérez y Budd 2009; López-Pérez 2012). *P. verrucosa* cuenta con un registro fósil antiguo del Plioceno en el GC, mientras que *P. gigantea* cuenta con un registro antiguo del Pleistoceno medio (López-Pérez 2012). Estos antecedentes proveen un escenario histórico geomorfológico a la evolución de las tres especies, para la interpretación de los patrones filogeográficos observados.

Los patrones de diversidad, estructura y flujo genético de las tres especies de estudio han permitido hipotetizar posibles eventos históricos que han influido en la distribución geográfica de la variabilidad genética. Esto es posible ya que la variabilidad genética de las poblaciones es resultado de eventos históricos acumulativos que han ocurrido a lo largo del tiempo (Benzie 1999; Veron 2000). Poblaciones de *P. panamensis* y *P. verrucosa* han mostrado un patrón geográfico de diversidad genética similar (utilizando secuencias del ADN ribosomal –ADNr–), con mayor diversidad en el GC (Blancas-López 2009; Saavedra-Sotelo *et al*, 2013). A diferencia de estas especies, las poblaciones de *P. gigantea* poseen mayor diversidad en las zonas insulares en la entrada del GC (utilizando la misma región del ADNr, Saavedra-Sotelo *et al*, 2011); sin embargo, el límite de distribución norte para esta especie se encuentra entre La Paz y Loreto (especie rara en Loreto, Reyes-Bonilla 1993; Reyes-Bonilla *et al*, 2005), por lo que sólo se ha analizado una población dentro del GC. Estos patrones apoyan la hipótesis que el GC fue una zona de refugio para algunos corales en épocas de

glaciación del Pleistoceno (Reyes-Bonilla 1992; Ketchum y Reyes Bonilla 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998). Los patrones de estructura y flujo genético nos indican que las poblaciones de estas especies han mantenido un cierto grado de aislamiento con intercambios genéticos esporádicos a lo largo del tiempo. Un patrón consistente observado en las tres especies es el flujo genético estimado de las costas de Oaxaca hacia el sur de la península de Baja California (estimaciones mediante el método de coalescencia, Saavedra-Sotelo 2007; Blancas-López 2009; Saavedra-Sotelo *et al*, 2011; Saavedra-Sotelo *et al*, 2013). Esto nos permite hipotetizar una posible ruta de dispersión hacia el GC no sólo actual sino histórica, como la que pudo ocurrir en algún evento geológico como las glaciaciones en el Pleistoceno. Es importante resaltar que este patrón ha sido observado utilizando el mismo marcador genético (ADNr) en las tres especies.

El ADNr, además de ser utilizado en estudios poblacionales, ha permitido identificar patrones filogeográficos en algunos corales hermatípicos (Rodríguez-Lanetty y Hoegh-Guldberg 2002; Forsman 2003; Forsman *et al*, 2005; Moothien Pillay *et al*, 2006; Combosch *et al*, 2008; Forsman *et al*, 2009). Por lo tanto, en este capítulo analizaremos dichas secuencias para evaluar si la distribución geográfica de los linajes filogenéticos (filogeografía) revela patrones consistentes con la historia biogeográfica hipotética de los corales hermatípicos del GC y PM.

4.2. Metodología

4.2.1. Obtención de secuencias de ADN

Se analizaron secuencias de ADNr de las tres especies de corales hermatípicos más abundantes del GC y PM. Dichas secuencias fueron obtenidas en estudios de genética poblacional realizados previamente para las especies de *P. gigantea* y *P. verrucosa* (Saavedra-Sotelo 2007; Blancas-López 2009; Saavedra-Sotelo *et al*, 2011). Para el caso de *P. panamensis*, se utilizaron secuencias de ADNr y ORF del capítulo 2. Los detalles metodológicos de trabajo de campo y de laboratorio se pueden consultar en las referencias citadas previamente.

Para *P. gigantea* y *P. panamensis* se amplificó la región que comprende ITS1-5.8S-ITS2 (565 y 555 pb respectivamente) y para *P. verrucosa* sólo se amplificó parte de dicha región: 5.8S-ITS2 (437 pb). Para *P. panamensis* se incluyeron secuencias de la

región ORF (363 pb) para contrastar los patrones filogeográficos entre dos regiones del ADN nuclear.

4.2.2. Análisis de datos

Las secuencias de ADNr obtenidas de cada especie fueron alineadas con el programa MEGA v.5 (Tamura *et al*, 2011). La identificación de haplotipos se realizó mediante el programa DnaSP v.4.0 (Rozas *et al*, 2003). Las colonias de coral que mostraron polimorfismos intragenómicos en sus cromatogramas de ADNr fueron examinados cuidadosamente (ver Anexo 1) y los haplotipos resueltos mediante los programas computacionales PHASE (Stephens *et al*, 2001; Stephens y Donnelly 2003), fastPHASE (Scheet y Stephens 2006) y HAPAR (Wang y Xu 2003).

Para evaluar las relaciones filogenéticas entre haplotipos se construyeron árboles filogenéticos de cada locus utilizando tres métodos. El primero fue el del “vecino más cercano” (Neighbor Joining o NJ), el cual se realizó en el programa MEGA v.5 utilizando una matriz de distancias pareadas no corregidas así como 1000 réplicas de bootstrap no paramétrico para evaluar la solidez de la topología. El segundo fue el método de máxima parsimonia, para el cual se implementaron análisis heurísticos con las condiciones de búsqueda por default en el programa PAUP v. 4.0 (Swofford 1998); los árboles de mayor parsimonia se resumieron en un árbol consenso por mayoría (“majority rule consensus”). Para enraizar cada uno de los árboles se obtuvieron secuencias de ADNr de especies hermanas obtenidas de la base de datos molecular Genbank (The National Center of Biotechnology Information –NCBI-). Para las tres especies se trató de obtener secuencias de especies del mismo género. En el análisis de las secuencias ORF de *P. panamensis* no se logró obtener una secuencia de una especie cercana, por lo tanto se tuvo que utilizar a una especie de una familia diferente (Pocilloporidae: *Stylophora pistillata*).

4.3. Resultados

4.3.1. Reconstrucción filogenética de *Pavona gigantea*

De 95 colonias analizadas se obtuvieron un total de 48 haplotipos de ADNr, en las cuales se detectaron 27 sitios variables, 18 sitios parsimonia-informativos y 9 indels. Setenta y uno por ciento de los haplotipos fueron privados (35 de 49), de los cuales 13 pertenecen a la localidad de CA con el mayor número de haplotipos privados (56%; 9

de 16). IM fue la localidad con el mayor número de haplotipos compartidos (53%; 9 de 17). El árbol NJ mostró bajos niveles de divergencia genética reflejados en ramas cortas y una baja señal filogenética del ADNr reflejada en bajos valores de bootstrap. El árbol obtenido mostró una topología compleja con la presencia de varios subgrupos, pero sólo tres soportados por valores de bootstrap superiores al 50% (Figura 16). De manera general observamos que los dos haplotipos aparentemente más cercanos a la raíz (ancestrales) se encontraron en las regiones insulares frente a Nayarit (Islas Marietas) y la costa de Colima (CA). El resto de haplotipos no reflejaron ningún patrón filogeográfico.

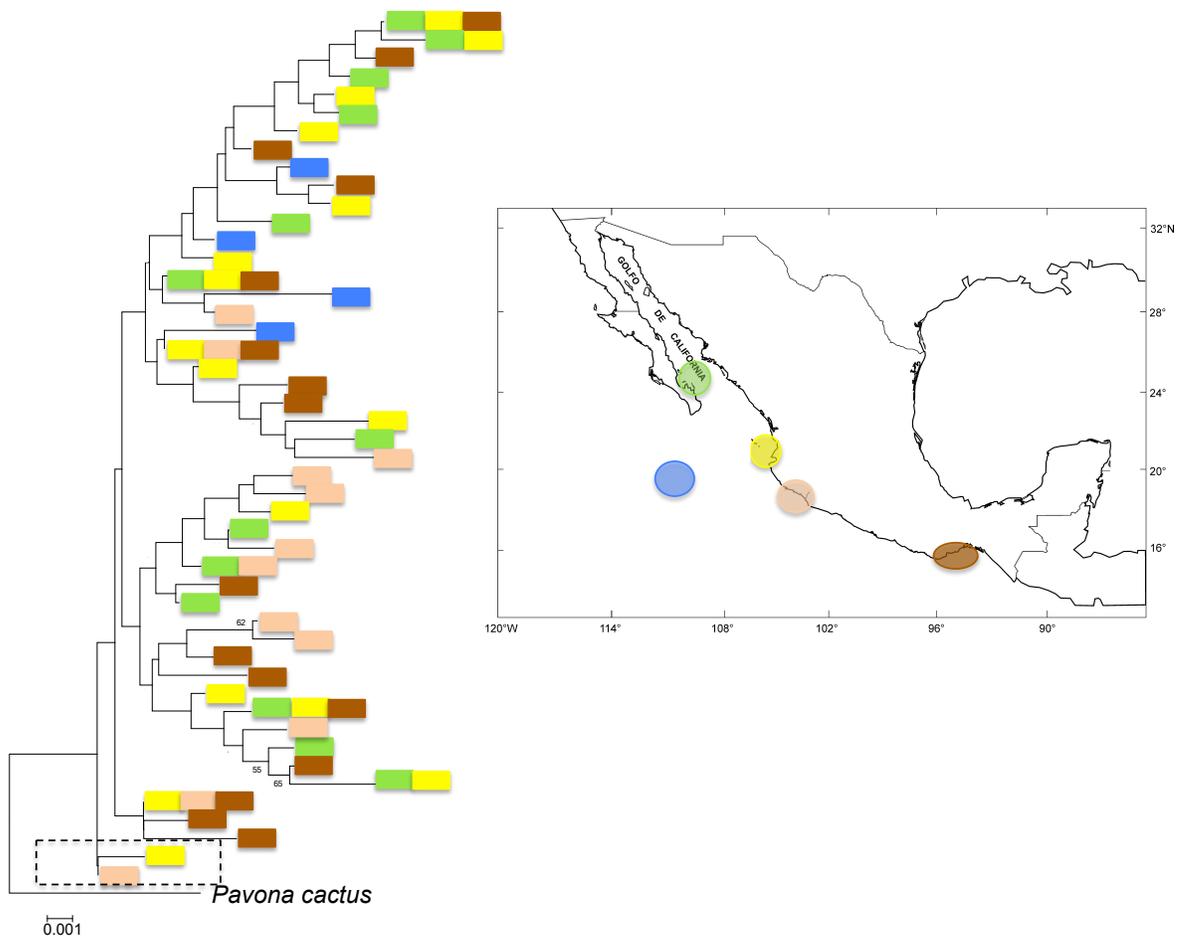


Figura 16. Árbol filogenético Neighbor-Joining de haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de *Pavona gigantea*, enraizado con una secuencia de *Pavona cactus* como grupo externo. Los colores en los diferentes haplotipos representan su procedencia geográfica. Grupo enmarcado con líneas discontinuas representa los haplotipos ancestrales, valores de bootstrap en nodos (solamente > 50%).

El análisis filogenético de Máxima Parsimonia (MP) reflejó una limitada resolución filogenética (Figura 17). Se observa un patrón similar al de NJ, los haplotipos ancestrales se encuentran en la entrada del GC (LP e IM) y en la costa de Colima (CA). Los haplotipos encontrados en islas Revillagigedo se agruparon en un gran grupo monofilético más derivado.

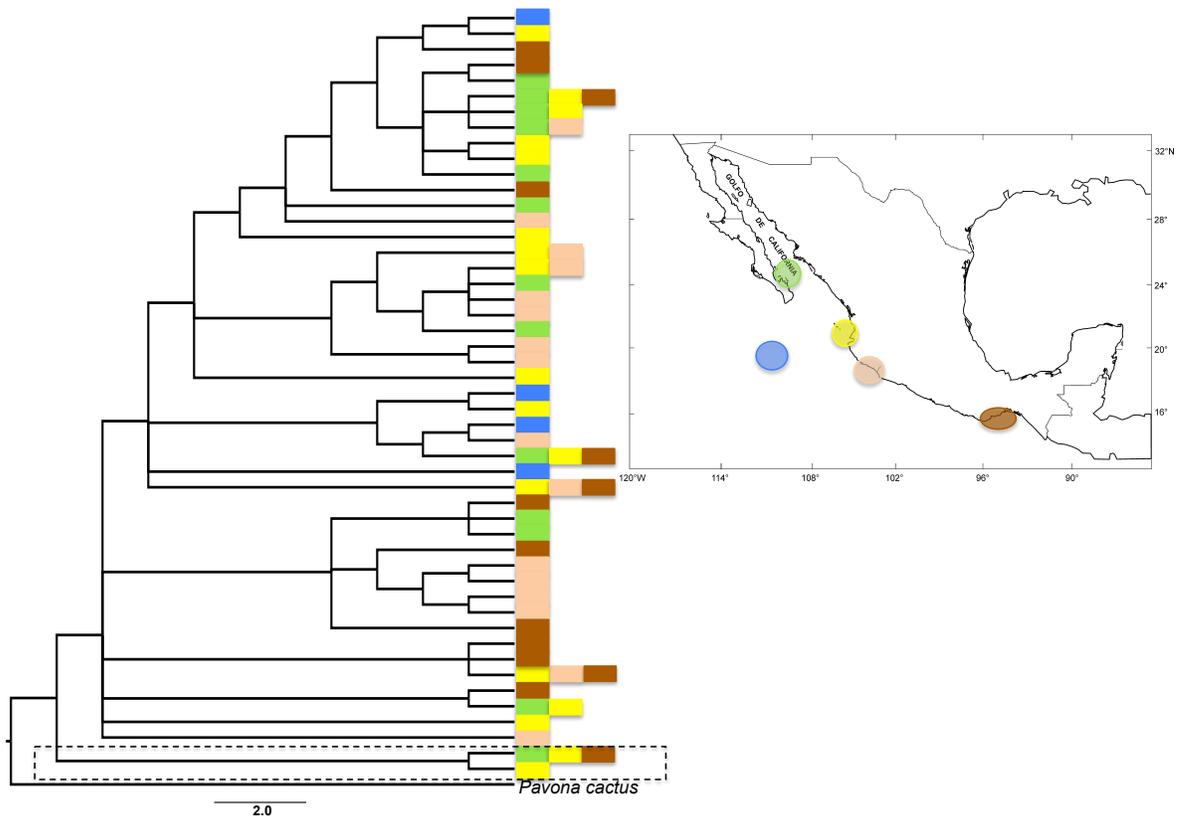


Figura 17. Árbol filogenético consenso de 143 árboles de Máxima Parsimonia, el cual agrupa haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de *Pavona gigantea*, enraizado con una secuencia de *Pavona cactus* como grupo externo. Los colores en los diferentes haplotipos representan su procedencia. Grupo enmarcado con líneas discontinuas representa los haplotipos ancestrales. Los nodos resueltos se encuentran en 50% o más de los árboles.

4.3.2. Reconstrucción filogenética de *Porites panamensis*

De 215 colonias analizadas se obtuvieron un total de 35 haplotipos de ADNr, en los cuales se detectaron 22 sitios variables, 9 sitios parsimonia-informativos y 4 indels. Setenta y siete por ciento de los haplotipos fueron privados (27 de 35), el resto de los haplotipos estuvieron presentes en la mayoría de las localidades. Para complementar el análisis filogeográfico se obtuvieron de GenBank todas las secuencias de ADNr de la especie publicadas, las cuales fueron tres haplotipos diferentes reportados en la costa de Panamá, de tal manera que analizamos 38 haplotipos para la especie a lo largo del POT.

La reconstrucción filogenética con NJ mostró bajos niveles de divergencia entre haplotipos en la forma de ramas extremadamente cortas, por lo que presentamos un cladograma en el que las ramas de cada haplotipo no reflejan distancias genéticas, para poder identificar los clados. El árbol obtenido mostró una topología compleja con la presencia de varios subgrupos sin soporte <50% de bootstrap (Figura 18). De manera general observamos que los haplotipos aparentemente más cercanos a la raíz del árbol se encontraron en la península de Baja California dentro del GC. Por contraparte, los haplotipos de la costa de Panamá fueron más periféricos y derivados de acuerdo a dicha topología.

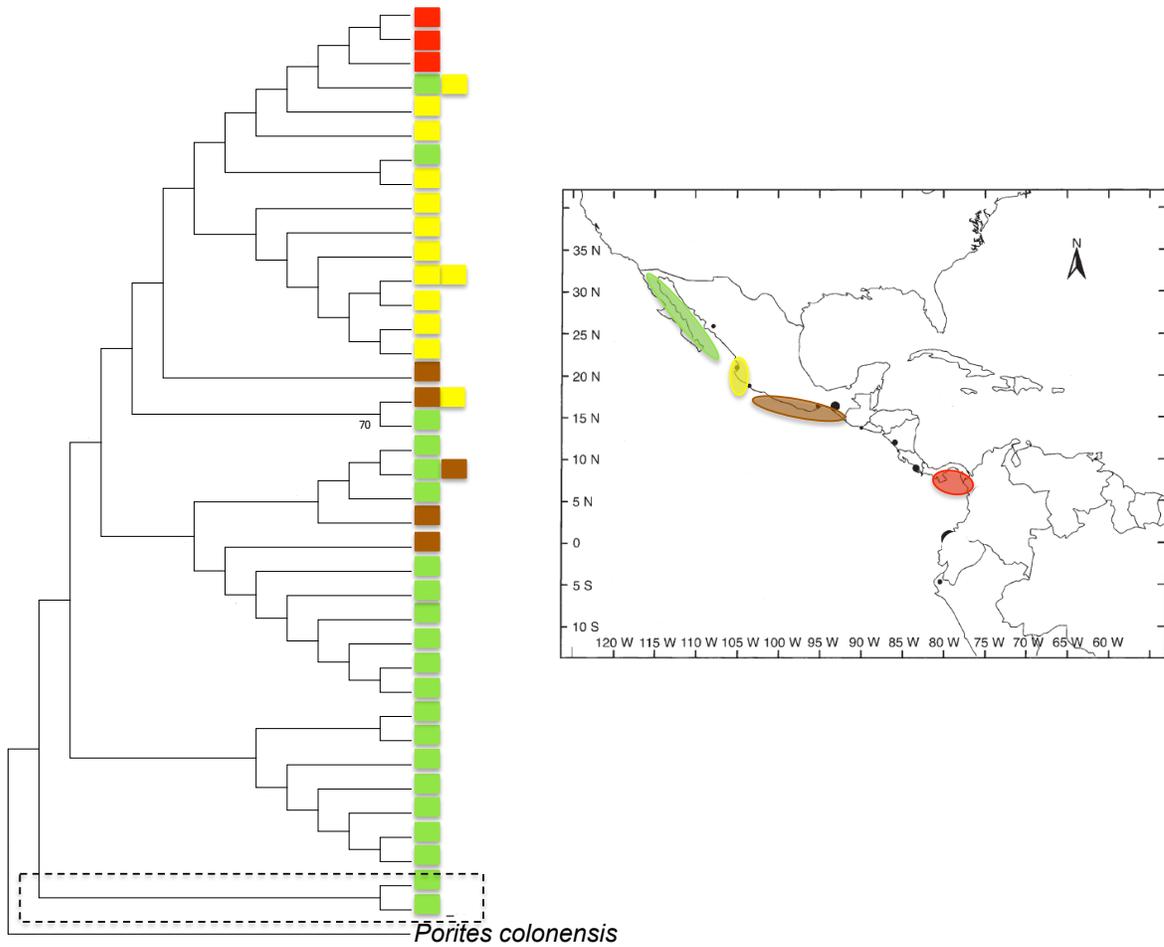


Figura 18. Árbol filogenético Neighbor-Joining de haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de *Porites panamensis*, enraizado con una secuencia de *Porites colonensis* como grupo externo. Los colores en los diferentes haplotipos representan su procedencia geográfica. Grupo enmarcado con líneas discontinuas representan los haplotipos ancestrales, valores de bootstrap en nodos (solamente > 50%).

A diferencia del árbol NJ, en el análisis de MP no se identifica a un grupo reducido de haplotipos ancestrales, además se observaron varios nodos sin resolver (politomías) (Figura 19).

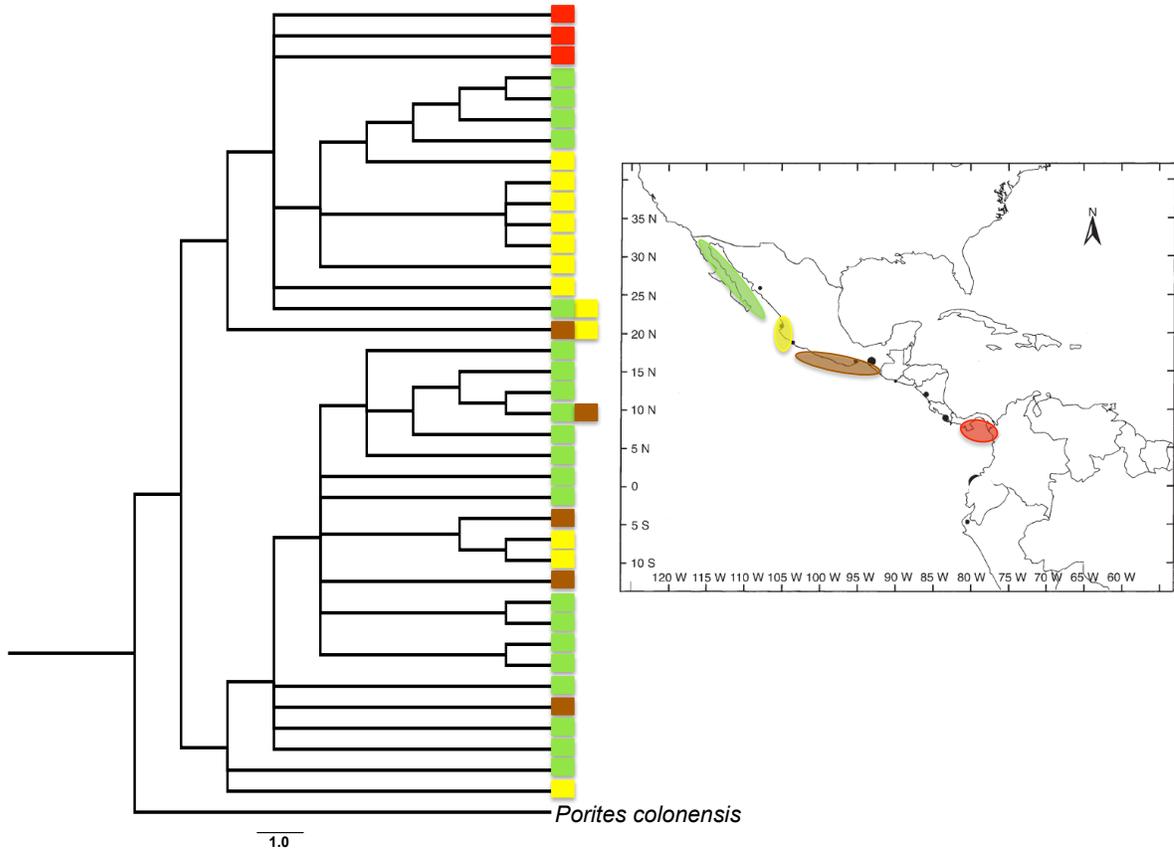


Figura 19. Árbol filogenético consenso de 309 árboles de Máxima Parsimonia, el cual agrupa haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de *Porites panamensis*, enraizado con una secuencia de *Porites colonensis* como grupo externo. Los colores en los diferentes haplotipos representan su procedencia. Los nodos resueltos se encuentran en 50% o más de los árboles.

Para la región ORF del ADN nuclear en *P. panamensis* se obtuvieron 14 haplotipos a partir de 108 colonias de coral secuenciadas, las cuales presentaron 7 sitios variables y 6 sitios parsimonia-informativos. Del total de haplotipos encontrados cuatro fueron compartidos y uno de ellos fue el más abundante en todas las localidades.

La reconstrucción filogenética con NJ mostró baja divergencia. El árbol obtenido resolvió un haplotipo de la península de Baja California como el ancestral, el resto de los haplotipos provinieron de las tres regiones estudiadas (Figura 20).

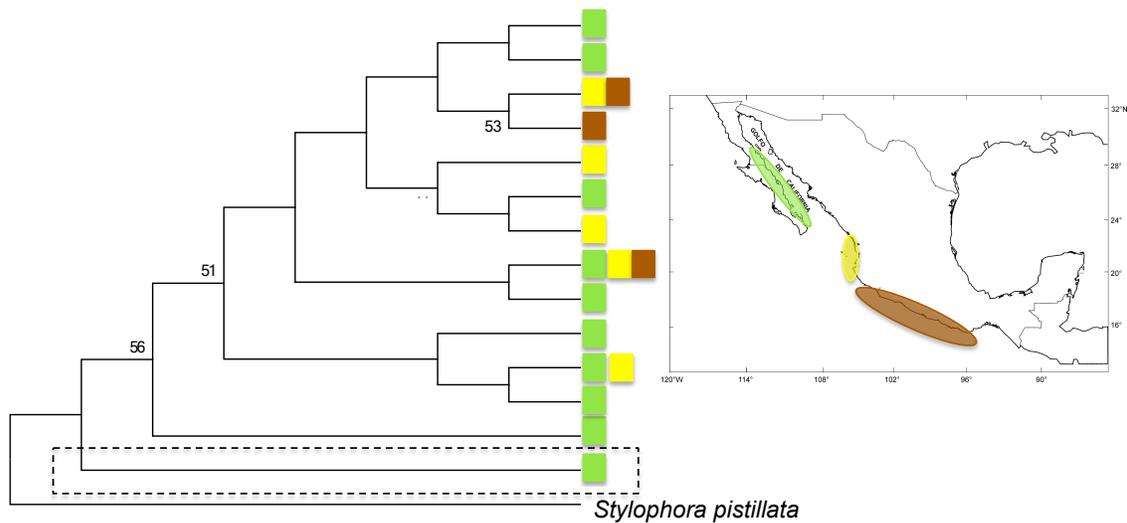


Figura 20. Árbol filogenético Neighbor-Joining de haplotipos del locus ORF de *Porites panamensis*, enraizado con una secuencia de *Stylophora pistillata* como grupo externo. Los colores en los diferentes haplotipos representan su procedencia geográfica. Grupo enmarcado con líneas discontinuas representan los haplotipos ancestrales, valores de bootstrap en nodos (solamente > 50%).

El análisis filogenético de MP reflejó una limitada resolución filogenética observándose varias politomías (Figura 21). El haplotipo ancestral se encontró en la península dentro del GC.

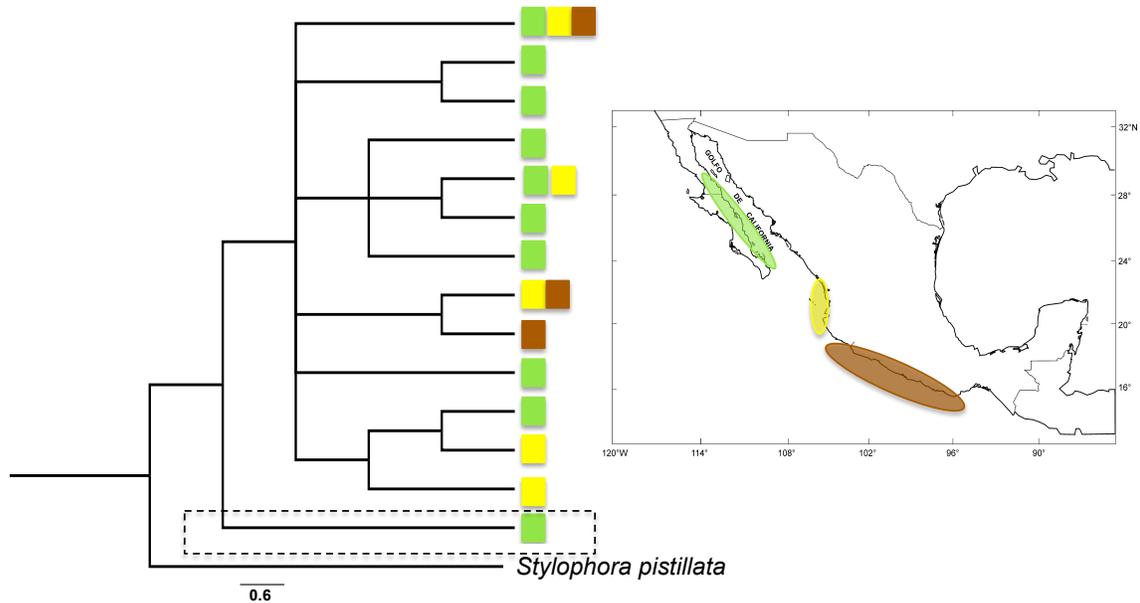


Figura 21. Árbol filogenético consenso de 245 árboles de Máxima Parsimonia, el cual agrupa haplotipos del locus ORF de *Porites panamensis*, enraizado con una secuencia de *Stylophora pistillata* como grupo externo. Los colores en los diferentes haplotipos representan su procedencia geográfica. Grupo enmarcado con líneas discontinuas representan los haplotipos ancestrales. Los nodos resueltos se encuentran en 50% o más de los árboles.

4.3.3. Reconstrucción filogenética de *Pocillopora verrucosa*

Se analizaron 173 secuencias de *P. verrucosa* de las cuales se obtuvieron un total de 33 haplotipos de ADNr. Las secuencias mostraron 21 sitios variables, 14 sitios parsimonia-informativos y 12 indels. Sesenta y siete por ciento de los haplotipos fueron privados (22 de 33), de los haplotipos compartidos uno mostró la mayor frecuencia en todas las localidades.

La reconstrucción filogenética NJ reflejó una gran heterogeneidad en los niveles de divergencia entre haplotipos. La mayor parte de la topología tuvo valores muy bajos de bootstrap y sólo algunas ramas periféricas presentaron valores medios a altos. La topología es compleja sin patrón filogeográfico aparente. Se resolvió un haplotipo ancestral procedente de la península en el GC (Figura 22). Uno de los grupos

monofiléticos derivados con mejor soporte de bootstrap agrupó a tres haplotipos de Guerrero junto con otros dos de Baja California Sur.

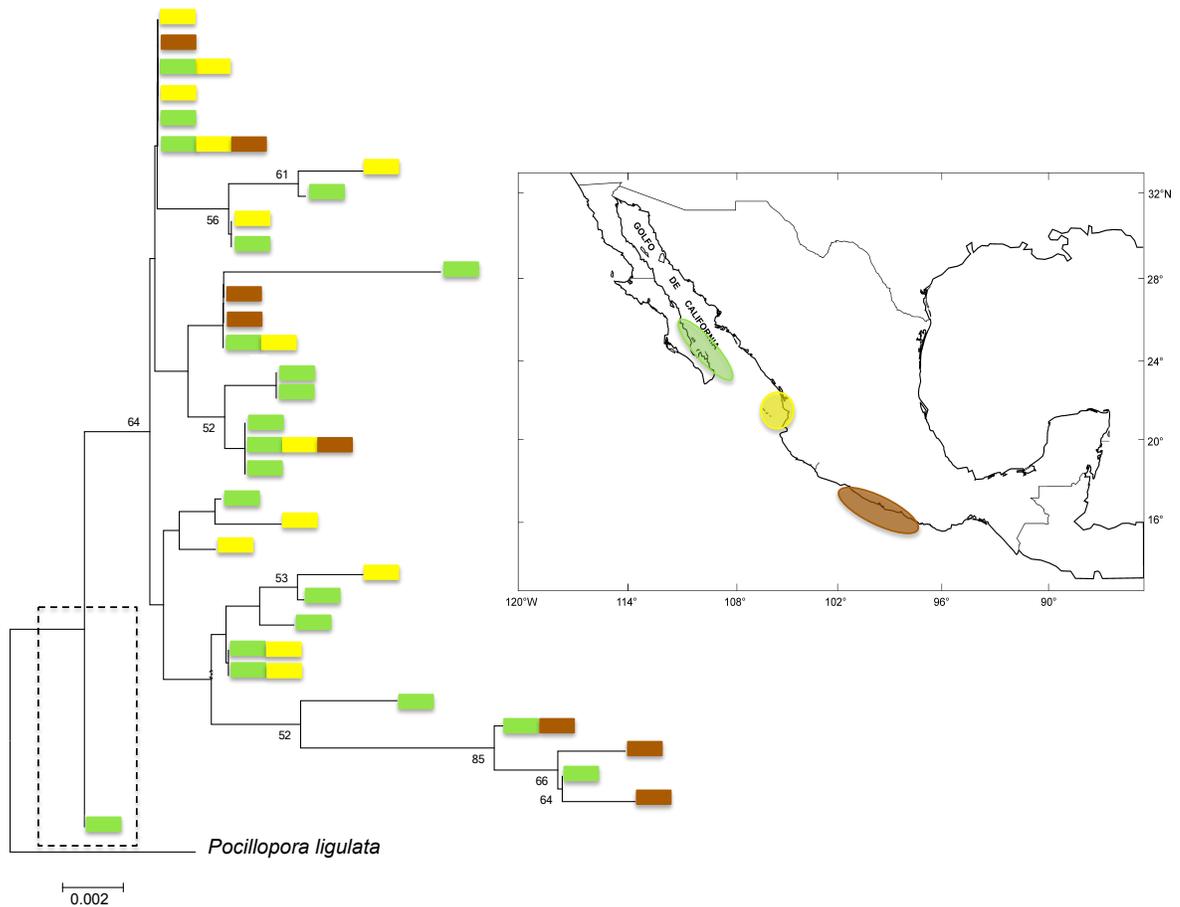


Figura 22. Árbol filogenético Neighbor-Joining de haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de *Pocillopora verrucosa*, enraizado con una secuencia de *Pocillopora ligulata* como grupo externo. Los colores en los diferentes haplotipos representan su procedencia geográfica. Grupo enmarcado con líneas discontinuas representan los haplotipos ancestrales, valores de bootstrap en nodos (solamente > 50%).

El análisis filogenético de MP reflejó algunas relaciones filogenéticas claras, sin embargo, se observan varias politomías en los haplotipos más derivados (Figura 26). Los haplotipos ancestrales se encontraron tanto en la península como en la costa de Guerrero.

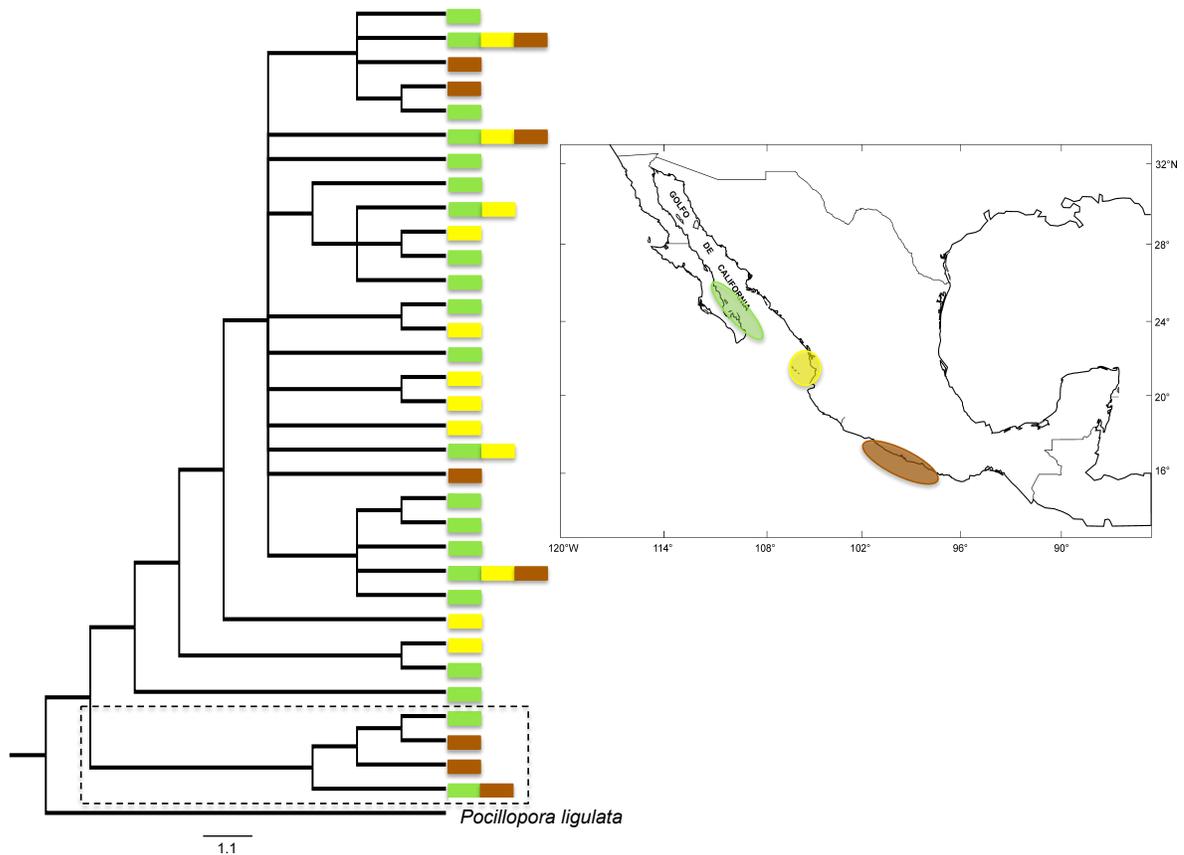


Figura 23. Árbol filogenético consenso de 109 árboles de Máxima Parsimonia, el cual agrupa haplotipos del locus ADNr (ITS1-5.8S-ITS2) de *Pocillopora verrucosa*, enraizado con una secuencia de *Pocillopora ligulata* como grupo externo. Los colores en los diferentes haplotipos representan su procedencia geográfica. Grupo enmarcado con líneas discontinuas representan los haplotipos ancestrales. Los nodos resueltos se encuentran en 50% o más de los árboles.

4.4. Discusión

Los análisis del ADNr que comprende ITS1-5.8S-ITS2 no mostraron patrones filogeográficos claros en las tres especies estudiadas. Esto se debe posiblemente a dos aspectos; 1) debido a la naturaleza del ADNr (múltiples copias de una familia de genes dispuestos en tándem en el genoma de cada individuo), ya que existen polimorfismos entre copias que pueden causar un alta variabilidad incluso a nivel individual (como lo observado en *Porites panamensis*), debido al entrecruzamiento desigual de cromosomas (Wei *et al*, 2006); esto resulta en una evolución molecular complicada e incluso indistinguible en algunas especies (Vollmer y Palumbi 2004). 2) Las herramientas utilizadas para el análisis de secuencias pueden ser inadecuadas para la identificación del patrón filogeográfico.

Sin embargo, los patrones filogeográficos observados hasta ahora apoyan en varios sentidos las hipótesis propuestas respecto a las vías de colonización en el GC y PM. En el Plioceno temprano *P. panamensis* era una de las especies principales constructoras de arrecifes en el POT, convivía con especies del género *Pocillopora* incluyendo *P. verrucosa* (López-Pérez 2005; López-Pérez y Budd 2009; López-Pérez 2012), era una época cálida antes del cierre del Istmo de Panamá (Jacobs *et al*, 2004). Incluso se sabe que *P. panamensis* es descendiente de especies hermanas del Atlántico con las cuales convivió en el POT (Reyes-Bonilla 1992). Con el cierre del Istmo de Panamá inició una nueva época de glaciaciones, provocando congelamiento a elevadas latitudes, una disminución en el nivel del mar dejando expuesta gran parte de las costas en zonas templadas, lo que provocó extinción de varias especies costeras (Jacobs *et al*, 2004); en zonas tropicales y subtropicales hubo disminución de la temperatura de 1 a 3°C lo que provocó extinciones y aparición de nuevas especies (recambio de especies “faunal turnover”) incluyendo especies coralinas (Veron 1995; Budd *et al*, 1996; Collins 1996; Lawrence *et al*, 2006). De acuerdo con Reyes-Bonilla (1992) es probable que el GC no se enfriara tan drásticamente como el resto del océano Pacífico promoviendo la supervivencia de muchas especies dentro del Golfo. La reconstrucción filogeográfica obtenida para esta especie nos indica que, efectivamente, los haplotipos más ancestrales provienen del GC, por lo que es probable que los haplotipos presentes tanto en el PM como en la costa de Panamá sean descendientes de haplotipos del GC en un evento subsecuente de re-colonización después de las glaciaciones del Pleistoceno. Además del GC como refugio en el Pleistoceno, ¿Qué otras características permitieron la supervivencia de *P. panamensis* en dicha época de glaciación? De acuerdo a las características biológicas, la especie es una de las pocas que soporta temperaturas más bajas de las promedio en los corales hermatípicos (Reyes-Bonilla 1993; Glynn y Ault 2000), por lo que su mayor abundancia se encuentra en el GC (Saavedra-Sotelo *et al*, 2013). Aunado a esto, se ha observado que los corales con fertilización interna tienen un mayor éxito reproductivo y de reclutamiento después de un disturbio (Knowlton 2001; Glynn y Colley 2009); esto es apoyado por un estudio paleoecológico realizado en el Atlántico, el cual sugiere que en aguas frías y turbias (asociadas a surgencias) del Mioceno, los corales que sobrevivieron a una extinción masiva fueron los que presentaron fertilización interna (Edinger y Risk 1995). Es posible que la fertilización interna garantizara el desarrollo de las larvas para su subsecuente

asentamiento, de esta manera no estarían expuestas por mucho tiempo a las inclemencias del medio ambiente en las épocas desfavorables. Estas características pudieron haber favorecido la supervivencia de *P. panamensis* hasta la actualidad.

De acuerdo a los registros fósiles de *P. verrucosa*, esta especie experimentó los mismos eventos de extinción y colonización que *P. panamensis* entre el Plioceno y Pleistoceno, ya que son especies contemporáneas (López-Pérez 2005; López-Pérez y Budd 2009; López-Pérez 2012). Tanto en la reconstrucción filogeográfica NJ como en MP se observaron haplotipos de la península de Baja California como los ancestrales, lo que apoya la hipótesis del GC como refugio en épocas frías. Sin embargo en la reconstrucción filogeográfica MP observamos que además de los haplotipos peninsulares se agruparon haplotipos de la costa de Guerrero como ancestrales. Siguiendo con la hipótesis propuesta, estos haplotipos pueden ser los primeros que recolonizaron el PM terminada la época fría en el Pleistoceno y han permanecido a lo largo del tiempo. Actualmente, esta especie es la más abundante en el PM, a diferencia de *P. panamensis*, dicha especie está mejor adaptada a aguas subtropicales y tropicales por lo que su límite norte de distribución es Loreto en la parte sur del GC (Reyes-Bonilla *et al*, 2005). De acuerdo con la hipótesis propuesta por Edinger y Risk (1995) los corales menos exitosos en repoblar zonas después de disturbios son aquellos cuya fertilización es externa como es el caso de *P. verrucosa*, ¿Entonces cómo se explica su alta abundancia actualmente? Una de las características del género *Pocillopora* es su plasticidad en el tipo de reproducción, si bien para el POT se ha reportado reproducción sexual con fertilización externa para la mayoría de las especies del género, también se ha observado reproducción asexual (por fragmentación) y hermafroditismo en algunas colonias de coral (Glynn *et al*, 1991; Reyes-Bonilla 2003; Chávez-Romo y Reyes-Bonilla 2007; Aranceta-Garza 2010; Aranceta-Garza *et al*, 2012). Por lo tanto, esta plasticidad reproductiva pudo haber favorecido la recolonización de áreas al sur del PM a tal grado de ser una de las especies dominantes en la zona de estudio.

Pavona gigantea es la especie más reciente de las tres especies estudiadas en este capítulo. El registro fósil más antiguo nos indica la presencia de la especie desde el Pleistoceno medio en el GC. El establecimiento de las poblaciones de dicha especie coincide con la época de glaciaciones por lo que debió ser una especie adaptada a condiciones ambientales frías. *P. gigantea* se caracteriza por vivir a mayor profundidad que la mayoría de los corales hermatípicos en el POT (desde 6 hasta 18 metros de

profundidad) (Glynn *et al*, 1996a; Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998; Veron 2000), por lo que puede vivir en aguas más frías. A diferencia de las dos especies anteriores, la reconstrucción filogeográfica de *P. gigantea* mostró haplotipos ancestrales presentes en las zonas insulares frente a la costa de Nayarit. Las zonas insulares ubicadas en la entrada del Golfo, como son las Islas Marías, Marietas e Isabel fueron las primeras en ser recolonizadas por especies refugiadas en el Golfo, de tal manera que es posible que *P. gigantea* evolucionara a partir de una de esas especies. Una hipótesis alterna, es que haya surgido en las costas de Centroamérica, y en alguna época interglaciar cuando las isothermas se replegaron hacia latitudes mayores se dispersó hacia el norte por corrientes costeras en esta dirección (Corriente costera de Costa Rica y Corriente del este de México). Sin embargo, no se tienen registros fósiles en estas costas para comprobar esta segunda hipótesis.

En conclusión podemos decir que después de las extinciones de algunos organismos costeros debido a las glaciaciones del Plio-Pleistoceno, la principal ruta de dispersión para la recolonización del POT fue del GC hacia bajas latitudes. Incluso podemos decir que este patrón de dispersión se ha mantenido hasta la actualidad en algunas especies (resultados de flujo genético con loci microsatelitales en *P. verrucosa*). Después de la recolonización del POT, las poblaciones se han mantenido a lo largo del tiempo con diversos eventos de extinciones locales y recolonizaciones debido a que las condiciones ambientales del POT no son idóneas para el desarrollo de escleractinios, como se ha mencionado en los capítulos anteriores. Por lo tanto, el GC ha sido un refugio para las poblaciones coralinas frente a cambios ambientales.

Capítulo 5. Discusión y conclusión

Las respuestas adaptativas de las especies en los límites de distribución se manifiestan de forma diversa como en su fisiología, en sus estrategias reproductivas y/o en su comportamiento. Dichas respuestas pueden tener consecuencias profundas en la diversidad y estructura genética de las poblaciones (Kawecki 2003; Ayre y Hughes 2004; Miller y Ayre 2004; Baums *et al*, 2006b; Kawecki 2008; Bongaerts *et al*, 2011; Baums *et al*, 2012), tales consecuencias fueron evaluadas en este estudio. El GC representa la zona más norteña de distribución de los corales en la provincia biogeográfica norteña, la cual presenta condiciones ambientales diferentes a las del PM (temperatura, salinidad, concentración de clorofila, entre otras), dichas diferencias se ven reflejadas en la estructura genética poblacional de algunas especies coralinas como *Pavona gigantea*, *Porites panamensis*, *Pocillopora damicornis* y *Pocillopora verrucosa* (Blancas-López 2009; Saavedra-Sotelo *et al*, 2011; Paz-García *et al*, 2012; Saavedra-Sotelo *et al*, 2013). Aunado a esto, las características biológicas y ecológicas de cada especie influyen en el grado de diferenciación genética entre sus poblaciones.

En los corales hermatípicos estudiados hasta el momento se ha observado que su potencial de dispersión refleja el grado de diferenciación genética poblacional (Carlson 1999). Las especies coralinas estudiadas hasta el momento presentan principalmente reproducción sexual, sin embargo los modos de fertilización son diferentes, interna o externa (Mora-Pérez 2005; Chávez-Romo y Reyes-Bonilla 2007; Carpizo-Ituarte *et al*, 2011; Rodríguez-Troncoso *et al*, 2011; Zavala-Casas 2013). La fertilización interna produce larvas lecitotróficas de poca duración en la columna de agua, lo que limita su potencial de dispersión; mientras que la fertilización externa permite que propágulos y larvas permanezcan mayor tiempo en la columna de agua lo que les confiere mayor potencial de dispersión (Carlson 1999). Las colonias de *P. panamensis* presentan fertilización interna en toda la región de estudio siendo la especie con el mayor grado de diferenciación genética poblacional (Tabla 5). Por otro lado, *P. damicornis* y *P. verrucosa* son especies con fertilización externa las cuales han mostrado una leve estructura genética poblacional (Tabla 15; Blancas-López 2009; Aranceta-Garza 2010;

Paz-García *et al*, 2012). *P. gigantea* es una especie con fertilización externa, por lo que se esperaría que tuviese una leve estructura genética poblacional, sin embargo los estudios realizados hasta el momento indican una moderada estructura genética (Saavedra-Sotelo *et al*, 2011). Esto se explica por dos razones: 1) La distribución espacial de *P. gigantea* es más restringida que las dos especies mencionadas al principio –siendo La Paz su límite norte de distribución- (Reyes-Bonilla *et al*, 2005), y a nivel batimétrico se restringe a profundidades intermedias (6-14 m) estrictamente en sustratos rocosos; y 2) es la menos abundante en la mayoría de las localidades donde se tienen registros (Moreno-Viñals 2012). De acuerdo a esto, es posible que a pesar de que presenta un tipo de reproducción con alto potencial de dispersión, *P. gigantea* no presenta un pool de propágulos y larvas suficientemente denso, el cual puede ser diluido en la columna de agua por procesos dinámicos del océano y no alcanzar regiones distantes. Esto explicaría la moderada estructura genética poblacional presente en la especie.

Las estimaciones del flujo genético por medio de simulaciones indican que a pesar de la diferenciación genética poblacional presente en cada especie existe intercambio genético en diferentes magnitudes y escalas espaciales (Figuras 9 y 15; Blancas-López 2009; Saavedra-Sotelo *et al*, 2011). El flujo genético, la selección natural y la deriva genética son fuerzas evolutivas que determinan el grado de estructura genética en diferente sentido (-, + y + respectivamente) (Hedrick 2000); por lo que, los patrones de flujo genético estarían contrarrestando la diferenciación genética que la selección natural y la deriva genética ejercen sobre las poblaciones coralinas, evitando que dichas poblaciones se aislen por completo unas de otras. Evidentemente, cada especie ha presentado distintas magnitudes en los patrones de flujo genético y eso ha dependido de su tipo de reproducción como se mencionó en el párrafo anterior. En el caso particular de *P. verrucosa*, que mostró altos valores estimados de flujo genético, es una especie que al parecer presenta una dinámica poblacional similar a una metapoblación. Esta especie es la más abundante principalmente en el PM, presenta una leve diferenciación genética y las subpoblaciones están vinculadas por un alto grado de migración, existe una zona que se comportan como “fuente” (la costa sur de la península de Baja California Sur dentro del GC) y algunas zonas como “sumideros” (la costa de Oaxaca, Guerrero, Colima e Isla Socorro en Revillagigedo). A pesar de que no se tienen estimaciones del flujo genético en *P. damicornis*, esperamos que se comporte

igual que *P. verrucosa*, ya que son especies con características biológicas y ecológicas similares (investigación en proceso). ¿El resto de las especies estudiadas presentan la misma dinámica de metapoblación? En el caso de *P. panamensis*, si bien es una especie abundante principalmente en el GC, es posible que su fuerte estructura genética y su limitada dispersión no permita el vínculo suficiente entre subpoblaciones para formar una metapoblación. Para *P. gigantea* la situación es similar, aunado a ello es de las tres especies la menos abundante, por lo que no presenta poblaciones discretas como se sugiere en una metapoblación.

Contrario a lo que se esperaba, el GC no representa un hábitat marginal para el desarrollo y supervivencia de los corales. En particular la costa peninsular sureña del GC presenta características idóneas para la presencia de corales hermatípicos -playas con sustratos rocosos y aguas claras- (Gutiérrez-Estrada y Ortiz-Pérez 2010); además de presentar una dinámica oceánica propia un tanto aislada del Pacífico, por lo que se convierte en una zona de amortiguamiento frente a cambios climáticos como eventos de El Niño (Álvarez-Borrego 1983; Argote *et al*, 1995; Lavín y Marinone 2003; Lavín *et al*, 2003; Álvarez-Borrego 2010). Estas características ambientales han tenido un efecto favorable a lo largo del tiempo en los niveles de diversidad genética de las poblaciones coralinas que habitan el GC. Las poblaciones de *P. panamensis* y *P. verrucosa* ubicadas en el GC han mostrado altos niveles de diversidad genética lo cual está asociado a las mencionadas condiciones ambientales del GC, no sólo actuales sino desde la aparición de las especies en el Plioceno Tardío (Reyes-Bonilla 1992; López-Pérez y Budd 2009; López-Pérez 2012). Por otro lado, a pesar de que la única población analizada de *P. gigantea* en el GC (La Paz) no mostró los valores más altos de diversidad genética, las poblaciones que habitan las zonas insulares en la boca del GC fueron las más diversas (Saavedra-Sotelo *et al*, 2011). Estas zonas insulares forman parte de la entrada del GC por lo que pueden contar con condiciones ambientales similares a la costa peninsular.

A pesar de que el PM se encuentra latitudinalmente más cercano a la región intertropical donde mejor se desarrollan algunas especies coralinas, representa un hábitat fragmentado para los corales. Esta fragmentación se debe a la variabilidad en el tipo de sustrato a lo largo de la costa como son: playas arenosas, diversos sistemas lagunares y algunas playas rocosas (Glynn y Ault 2000; Gutiérrez-Estrada y Ortiz-Pérez 2010). Esto tiene como consecuencia que existan parches de comunidades coralinas

asociadas a costas rocosas, que pueden tener diferentes grados de conexión entre si por medio de la dispersión de propágulos y larvas. Aunado a esto, el PM es una zona expuesta a las variaciones oceánicas del Pacífico por lo que las comunidades coralinas que habitan esta zona se han visto afectadas en eventos como El Niño (Glynn 2000; Carriquiry *et al*, 2001; Reyes-Bonilla *et al*, 2002). Por lo tanto, para algunas especies coralinas la costa occidental de México puede ser un hábitat marginal dado la calidad del mismo para el desarrollo y supervivencia de los corales.

Los patrones genéticos develados en este trabajo nos permitieron identificar al GC como una zona biogeográfica de alta diversidad genética en algunas especies coralinas. Por lo que, la marginalidad y centralidad ecológica de las poblaciones no necesariamente es referida a una posición geográfica, sino a la calidad del hábitat para el desarrollo y permanencia de dichas poblaciones. En términos de conservación, el GC representa una zona de reservorio y suministro de diversidad genética hacia poblaciones coralinas del PM que puedan estar siendo afectadas por algún disturbio. Se requiere de un mayor esfuerzo de muestreo en varios niveles de organización biológica (especies, poblaciones y genes) para tener un mejor panorama de la dinámica poblacional de las especies coralinas de esta región. Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente estudio sientan las bases para futuros trabajos y deberían ser tomados en cuenta en los planes de manejo y conservación de los ecosistemas coralinos en el GC y PM.

Referencias bibliográficas

- Addison, J. A. & Hart, M. W. (2005). Spawning, copulation and inbreeding coefficients in marine invertebrates. *Biology Letters*, **1**(4), 450-453.
- Adjeroud, M. & Tsuchiya, M. (1999). Genetic variation and clonal structure in the scleractinian coral *Pocillopora damicornis* in the Ryukyu Archipelago, southern Japan. *Marine Biology*, **134**(4), 753-760.
- Aljanabi, S. M. & Martínez, I. (1997). Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, **25**(22), 4692-4693.
- Álvarez-Borrego, S. (1983). Gulf of California En: B. H. Ketchum. *Estuaries and enclosed seas*. (pp. 427-449). Amsterdam, Elsevier Scientific.
- Álvarez-Borrego, S. (2010). Physical, chemical, and biological oceanography of the Gulf of California. En: R. C. Brusca. *The Gulf of California: biodiversity and conservation*. (pp. 24-48). Tucson, AZ, University of Arizona Press.
- Aranceta-Garza, F. (2010). Determinación de la estructura genética del coral hermatípico *Pocillopora verrucosa* en el Golfo de California mediante el uso de microsátélites. (Tesis de Maestría) Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz, México.
- Aranceta-Garza, F., Balart, E., Reyes-Bonilla, H. & Cruz-Hernández, P. (2012). Effect of tropical storms on sexual and asexual reproduction in coral *Pocillopora verrucosa* subpopulations in the Gulf of California. *Coral Reefs*, **31**(4), 1157-1167. doi:10.1007/s00338-012-0941-9
- Argote, M. L., Amador, A., Lavin, M. F. & Hunter, J. (1995). Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, **100**(C8), 103-116, 118. doi:10.1029/95JC01500
- Ayre, D. J. & Hughes, T. P. (2000). Genotypic diversity and gene flow in brooding and spawning corals along the Great Barrier Reef, Australia. *Evolution*, **54**(5), 1590-1605.
- Ayre, D. J. & Hughes, T. P. (2004). Climate change, genotypic diversity and gene flow in reef-building corals. *Ecology Letters*, **7**(4), 273-278.
- Ayre, D. J., Hughes, T. P. & Standdich, R. J. (1997). Genetic differentiation, reproductive mode, and gene flow in the brooding coral *Pocillopora damicornis* along the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, **159**, 175-187. doi:10.3354/meps159175
- Ayre, D. J. & Miller, K. (2006). Random mating in the brooding coral *Acropora palifera*. *Marine Ecology Progress Series*, **307**, 155-160. doi:10.3354/meps307155
- Baums, I. B. (2008). A restoration genetics guide for coral reef conservation. *Molecular Ecology*, **17**(12), 2796-2811. doi:10.1111/J.1365-294x.2008.03787.X
- Baums, I. B., Boulay, J. N., Polato, N. R. & Hellberg, M. E. (2012). No gene flow across the Eastern Pacific Barrier in the reef-building coral *Porites lobata*. *Molecular Ecology*, **21**(22), 5418-5433. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05733.x

- Baums, I. B., Miller, M. W. & Hellberg, M. E. (2005). Regionally isolated populations of an imperiled Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Molecular Ecology*, **14**(5), 1377-1390.
- Baums, I. B., Paris, C. B. & Chérubin, L. M. (2006a). A bio-oceanographic filter to larval dispersal in a reef-building coral. *Limnology and Oceanography*, **51**(5), 1969–1981.
- Baums, I. L., Miller, M. W. & Hellberg, M. E. (2006b). Geographic variation in clonal structure in a reef-building Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Ecological Monographs*, **76**(4), 503–519.
- Beerli, P. (2004). *Migrate documentation*. Tallahassee, FL, Florida State University.
- Bengtsson, B. O. & Ceplitis, A. (2000). The balance between sexual and asexual reproduction in plants living in variable environments. *Journal of Evolutionary Biology*, **13**(3), 415-422.
- Benzie, J. A. H. (1999). Genetic structure of coral reef organisms: ghosts of dispersal past. *American Zoologist*, **39**(1), 131-145.
- Bernardi, G., Findley, L. & Rocha-Olivares, A. (2003). Vicariance and dispersal across Baja California in disjunct marine fish populations. *Evolution*, **57**(7), 1599-1609.
- Blancas-López, A. V. (2009). Conectividad demográfica de *Pocillopora verrucosa* (Anthozoa:Scleractinia) en el Pacífico mexicano. (Tesis de Maestría) Centro de Investigación y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, Ensenada, México.
- Bohonak, A. J. (2002). IBD (Isolation By Distance): a program for analyses of isolation by distance. *Journal of Heredity*, **93**(2), 153-154.
- Bongaerts, P., Riginos, C., Hay, K. B., van Oppen, M. J., Hoegh-Guldberg, O. & Dove, S. (2011). Adaptive divergence in a scleractinian coral: physiological adaptation of *Seriatopora hystrix* to shallow and deep reef habitats. *Bmc Evolutionary Biology*, **11**, 303. doi:10.1186/1471-2148-11-303
- Brogan, M. W. (1994). Distribution and retention of larval fishes near reefs in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, **115**, 1-13.
- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, **124**(2), 255-279.
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. Chicago, IL, The University of Chicago Press.
- Brown, J. H., Stevens, G. C. & Kaufman, D. M. (1996). The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 597-623.
- Brussard, P. F. (1984). Geographic patterns and environmental gradients: the central-marginal model in *Drosophila* revisited. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**(84), 25-64.
- Budd, A. F., Johnson, K. G. & Stemann, T. A. (1996). Plio-Pleistocene turnover and extinctions in the Caribbean Reef-Coral fauna. En: J. B. C. Jackson, A. F. Budd & A. G. Coates. *Evolution and Environment in Tropical America*. (pp. 168-204). Chicago, IL, The University of Chicago Press.
- Budd, A. F. & Pandolfi, J. M. (2010). Evolutionary novelty is concentrated at the edge of coral species distributions. *Science*, **328**(5985), 1558-1561. doi:10.1126/Science.1188947

- Buddemeier, R. W., Kleypas, J. & Aronson, R. B. (2004). Coral reefs and global climate change. Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems. Arlington, TX, Pew Center on Global Climate Change.
- Carlson, D. B. (1999). The evolution of mating systems in tropical reef corals. *TRENDS in Ecology & Evolution*, **14**(12), 491-495.
- Carpizo-Iltuarte, E., Vizcaíno-Ochoa, V., Chi-Barragán, G., Tapia Vázquez, O., Cupul-Magaña, A. & Medina-Rosas, P. (2011). Evidence of sexual reproduction in the hermatypic corals *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis* and *Pavona gigantea* in Banderas Bay, Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*, **37**(1), 97–112.
- Carriquiry, J. D., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Zaragoza, F. & Medina-Rosas, P. (2001). Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997-98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bulletin of Marine Science*, **69**(1), 237-249.
- Carvalho, G. R. (1994). Evolutionary genetics of aquatic clonal invertebrates : concepts, problems and prospects. En: A. R. Beaumont. *Genetics and Evolution of Aquatic Organisms*. (pp. 291-323). London, UK, Chapman & Hall.
- Chavez-Romo, H. E., Correa-Sandoval, F., Paz-García, D. A., Reyes-Bonilla, H., López-Pérez, R. A., Medina-Rosas, P. & Hernández-Cortés, M. P. (2009). Genetic structure of a scleractinia coral, *Pocillopora damicornis*, in the Mexican Pacific. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*. Ft. Lauderdale, FL.
- Chávez-Romo, H. E. & Reyes-Bonilla, H. (2007). Reproducción sexual del coral *Pocillopora damicornis* al sur del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*, **33**(4), 495–501.
- Coffroth, M. A. & Lasker, H. R. (1998). Population structure of a clonal gorgonian coral: the interplay between clonal reproduction and disturbance. *Evolution*, **52**(2), 316-330.
- Collins, L. S. (1996). Environmental changes in Caribbean shallow waters relative to the closing Tropical American Seaway. En: J. B. C. Jackson , A. F. Budd & A. G. Coates. *Evolution and Environment in Tropical America*. (pp. 130-167). Chicago, IL, The University of Chicago Press.
- Combosch, D. J., Guzman, H. M., Schuhmacher, H. & Vollmer, S. V. (2008). Interspecific hybridization and restricted trans-Pacific gene flow in the Tropical Eastern Pacific *Pocillopora*. *Molecular Ecology*, **17**(5), 1304-1312. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03672.x
- Combosch, D. J. & Vollmer, S. V. (2011). Population genetics of an ecosystem-defining reef coral *Pocillopora damicornis* in the Tropical Eastern Pacific. *PLoS ONE*, **6**(8), e21200. doi:10.1371/journal.pone.0021200
- Contreras-Catalá, F., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M. F. & Godínez, V. M. (2012). Three-dimensional distribution of larval fish assemblages in an anticyclonic eddy in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *Journal of Plankton Research*, **34**(6), 548-562. doi:10.1093/Plankt/Fbs024
- Cote, I. M. & Reynolds, J. D. (2006). *Coral reef conservation*. Cambridge, USA, Cambridge University Press.

- Craig, M. T., Hastings, P. A., Pondella, D. J., Robertson, D. R. & Rosales-Casian, J. A. (2006). Phylogeography of the flag cabrilla *Epinephelus labriformis* (Serranidae): implications for the biogeography of the Tropical Eastern Pacific and the early stages of speciation in a marine shore fish. *Journal of Biogeography*, **33**(6), 969-979. doi:10.1111/J.1365-2699.2006.01467.X
- Crossland, C. J. (1984). Seasonal variations in the rates of calcification and productivity in the coral *Acropora formosa* on a high-latitude reef. *Marine Ecology Progress Series*, **15**, 135-140.
- Domínguez-López, M., Uribe-Alcocer, M. & Díaz-Jaimes, P. (2010). Phylogeography and historical demography of the Pacific Sierra Mackerel (*Scomberomorus sierra*) in the Eastern Pacific. *Bmc Genetics*, **11**, 34. doi:10.1186/1471-2156-11-34
- Domínguez-Rivera, P. A. (2011). Variabilidad genética de la región control mitocondrial del pez arrecifal (*Thalassoma lucasanum*) en el Pacífico Tropical Mexicano. (Tesis de Maestría) Centro de Investigación y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, Ensenada, México.
- Dudik, M., Phillips, S. J. & Schapire, R. E. (2007). Maximum entropy density estimation with generalized regularization and an application to species distribution modeling. *Journal of Machine Learning Research*, **8**, 1217-1260.
- Earl, D. A. & Vonholdt, B. M. (2012). Structure harvester: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, **4**(2), 359-361. doi:10.1007/S12686-011-9548-7
- Eckert, C. G., Samis, K. E. & Loughheed, S. C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, **17**(5), 1170-1188. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x
- Edinger, E. N. & Risk, M. J. (1995). Preferential survivorship of brooding corals in a regional extinction. *Paleobiology*, **21**(2), 200-219.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudik, M., Chee, Y. E. & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, **17**(1), 43-57. doi:10.1111/J.1472-4642.2010.00725.X
- Etterson, J. R. & Shaw, R. G. (2001). Constraint to adaptive evolution in response to global warming. *Science*, **294**(5540), 151-153.
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**(8), 2611-2620. doi:10.1111/J.1365-294x.2005.02553.X
- Excoffier, L., Laval, G. & Schneider, S. (2005). Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetic data analysis. *Evolutionary Bioinformatics*, **1**, 47-50.
- Fiedler, P. C. & Talley, L. D. (2006). Hydrography of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*, **69**(2-4), 143-180. doi:10.1016/J.Pocean.2006.03.008
- Forsman, Z. (2003). Phylogeny and phylogeography of *Porites* & *Siderastrea* (Scleractinia: Cnidaria) species in the Caribbean and Eastern Pacific; based on the nuclear ribosomal ITS region. (PhD Thesis) University of Houston, Houston, TX.

Forsman, Z. H., Barshis, D. J., Hunter, C. L. & Toonen, R. J. (2009). Shape-shifting corals: Molecular markers show morphology is evolutionarily plastic in *Porites*. *Bmc Evolutionary Biology*, **9**, 45. doi:10.1186/1471-2148-9-45

Forsman, Z. H., Guzman, H. M., Chen, C. A., Fox, G. E. & Wellington, G. M. (2005). An ITS region phylogeny of *Siderastrea* (Cnidaria: Anthozoa): is *S. glynniendangered* or introduced? *Coral Reefs* (24), 343–347. doi:10.1007/s00338-005-0497-z

Foster, N. L., Baums, I. B. & Mumby, P. J. (2007). Sexual vs. asexual reproduction in an ecosystem engineer: the massive coral *Montastraea annularis*. *Journal of Animal Ecology*, **76**(2), 384-391. doi:10.1111/J.1365-2656.2006.01207.X

Franklin, J. (2009). *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge, UK, Cambridge University Press.

Gapare, W. J., Aitken, S. N. & Ritland, C. E. (2005). Genetic diversity of core and peripheral Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr) populations: implications for conservation of widespread species. *Biological Conservation*, **123**(1), 113-123. doi:10.1016/j.biocon.2004.11.002

Gleason, D. F., Brazeau, D. A. & Munfus, D. (2001). Can self-fertilizing coral species be used to enhance restoration of Caribbean reefs? *Bulletin of Marine Science*, **69**(2), 933-943.

Glynn, E., Gassman, N. J., Eakin, C. M., Cortés, J., Smith, D. B. & Guzmán, H. M. (1991). Reef coral reproduction in the Eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Islands (Ecuador), Part I- *Pocilloporidae*. *Marine Biology*, **109**(3), 355-368.

Glynn, P. W. (1984). Widespread coral mortality and the 1982-83 El Niño warming event. *Environmental Conservation*, **11**(2), 133-146.

Glynn, P. W. (1991). Coral reef bleaching in the 1980's and possible connections with global warming. *TRENDS in Ecology & Evolution*, **6**(6), 175-179.

Glynn, P. W. (2000). Effects of the 1997-98 El Niño-Southern Oscillation on Eastern Pacific corals and coral reefs: an overview. *Proceedings of the 9th International Coral Reef Symposium*. Bali.

Glynn, P. W. & Ault, J. S. (2000). A biogeographic analysis and review of the far Eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs*, **19**(1), 1-23.

Glynn, P. W. & Colley, S. B. (2009). Survival of brooding and broadcasting reef corals following large scale disturbances: is there any hope for broadcasting species during global warming? *11th International Coral Reef Symposium*. Ft. Lauderdale, FL.

Glynn, P. W., Colley, S. B., Eakin, C. M., Smith, D. B., Cortes, J., Gassman, N. J., Guzman, H. M., Delrosario, J. B. & Feingold, J. S. (1994). Reef coral reproduction in the Eastern Pacific: Costa-Rica, Panama, and Galapagos-Islands (Ecuador). II. *Poritidae*. *Marine Biology*, **118**(2), 191-208.

Glynn, P. W., Colley, S. B., Gassman, N. J., Black, K., Cortes, J. & Math, J. L. (1996a). Reef coral reproduction in the Eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Islands (Ecuador). II1. *Agariciidae* (*Pavona gigantea* and *Gardineroseris planulata*). *Mar Biol*, **125**(3), 579-601.

- Glynn, P. W. & Stewart, R. H. (1973). Distribution of coral reefs in the Peal Islands (Gulf of Panama) in relation to thermal conditions. *Limnology and Oceanography*, **18**(3), 367-379.
- Glynn, P. W., Veron, J. E. N. & Wellington, G. M. (1996b). Clipperton Atoll (Eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. *Coral Reefs*, **15**(2), 71-99.
- Glynn, P. W. & Wellington, G. M. (1983). *Corals and coral reef of the Galápagos Islands*. Berkeley, CA, University of California Press.
- Goudet, J. (1995). FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-Statistics. *Journal of Heredity*, **86**(6), 485-486.
- Guo, Q. (2012). Incorporating latitudinal and central– marginal trends in assessing genetic variation across species ranges. *Molecular Ecology*, **21**(22), 5396-5403.
- Guo, S. & Thompson, E. (1992). Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles. *Biometric*, **48**(2), 361-372.
- Gutiérrez-Estrada, M. & Ortiz-Pérez, M. A. (2010). Mexico, Pacific Coast. En: E. C. F. Bird. *Encyclopedia of the World's Coastal Landforms*. (pp. 185-186). New York, NY, Springer.
- Guzmán, H. M. & Cortés, J. (1989). Growth rates of eight species of scleractinian corals in the Eastern Pacific (Costa Rica). *Bulletin of Marine Science*, **44**(3), 1186-1194.
- Guzmán, H. M. & Cortés, J. (1993). Coral-reefs of the Tropical Eastern Pacific - review and perspectives. *Revista de Biología Tropical*, **41**(3A), 535-557.
- Guzmán, H. M. & Cortés, J. (2001). Changes in reef community structure after fifteen years of natural disturbances in the Eastern Pacific (Costa Rica). *Bulletin of Marine Science*, **69**(1), 133-149.
- Guzmán, H. M. & Cortés, J. (2007). Reef recovery 20 years after the 1982-1983 El Niño massive mortality. *Marine Biology*, **151**(2), 401-411. doi:10.1007/S00227-006-0495-X
- Harriott, V. J. (1999). Coral growth in Subtropical Eastern Australia. *Coral Reefs*, **18**(3), 281-291.
- Harriott, V. J. & Banks, S. A. (1995). Recruitment of scleractinian corals in the Solitary Islands Marine Reserve, a high latitude coral dominated community in Eastern Australia. *Marine Ecology Progress Series*, **123**, 155-161. doi:10.3354/meps123155
- Hastings, P. A. (2000). Biogeography of the Tropical Eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **128**(3), 319-335.
- Hedrick, P. W. (2000). *Genetics of Populations*. Boston, MA, Jones and Bartlett Publishers.
- Hellberg, M. E. (1995). Stepping-stone gene flow in the solitary coral *Balanophyllia elegans*: equilibrium and nonequilibrium at different spatial scales. *Marine Biology*, **123**(3), 573-581.
- Hellberg, M. E. (2007). Footprints on water: the genetic wake of dispersal among reefs. *Coral Reefs*, **26**(3), 463–473.

- Hellberg, M. E., Burton, R. S., Neigel, J. E. & Palumbi, S. R. (2002). Genetic assessment of connectivity among marine populations. *Bulletin of Marine Science*, **70**(1), 273-290.
- Hengeveld, R. & Haeck, J. (1982). The Distribution of Abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography*, **9**(4), 303-316.
- Hoffmann, A. A. & Blows, M. W. (1994). Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *TRENDS in Ecology & Evolution*, **9**(6), 223-227.
- Holt, R. D. (1996). Demographic constraints in evolution: towards unifying the evolutionary theories of senescence and niche conservatism. *Evolutionary Ecology*, **10**(1), 1-11.
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Dinsdale, E. A., Moltschaniwskyj, N. A., Pratchett, M. S., Tanner, J. E. & Willis, B. L. (1999). Patterns of recruitment and abundance of corals along the Great Barrier Reef. *Nature*, **395**, 59-63. doi:10.1038/16237
- Hughes, T. P. & Connell, J. H. (1999). Multiple stressors on coral reefs: a long-term perspective. *Limnology Oceanographic*, **44**(3 part 2), 932-940.
- Hunter, M. L. & Hutchinson, A. (1994). The virtues and shortcomings of parochialism: conserving species that are locally rare, but globally common. *Conservation Biology*, **8**(4), 1163-1165.
- Hutchison, D. W. (2003). Testing the Central/Peripheral Model: analyses of microsatellite variability in the Eastern collared lizard (*Crotaphytus collaris collaris*). *American Midland Naturalist*, **149**(1), 148-162. doi:10.1674/0003-0031(2003)149[0148:TTCPMA]2.0.CO;2
- Iglesias-Prieto, R., Beltran, V. H., LaJeunesse, T. C., Reyes-Bonilla, H. & Thome, P. E. (2004). Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the Eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society B*, **271**(1549), 1757-1763.
- Jacobs, D. K., Hanney, T. A. & Louie, K. D. (2004). Genes, diversity, and geologic process on the Pacific Coast. *Annual Review of Earth Planetary Science*, **32**, 601-652.
- Jiménez, C., Cortés, J., León, A. & Ruíz, E. (2001). Coral bleaching and mortality associated with the 1997-1998 El Niño in an upwelling environment in the Eastern Pacific (Gulf of Papagayo, Costa Rica). *Bulletin of Marine Science*, **69**(1), 151-169.
- Jiménez, C. E. & Cortés, J. (2003). Coral cover change associated to El Niño, Eastern Pacific, Costa Rica, 1992-2001. *Marine Ecology*, **24**(3), 179-192.
- Kawecki, T. J. (1995). Demography of source-sink populations and the evolution of ecological niches. *Evolutionary Ecology*, **9**(1), 38-44.
- Kawecki, T. J. (2003). Sex-biased dispersal and adaptation to marginal habitats. *American Naturalist*, **162**(4), 415-426.
- Kawecki, T. J. (2008). Adaptation to Marginal Habitats. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **39**, 321-342. doi:10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095622
- Ketchum, J. T. & Reyes Bonilla, H. (1997). Biogeography of hermatypic corals of the Revillagigedo Archipelago, Mexico. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*. Panamá.

- Kleypas, J. A., McManus, J. W. & Menez, L. A. B. (1999). Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? *American Zoologist*, **39**(1), 146-159.
- Knowlton, N. (1992). Thresholds and Multiple Stable States in Coral-Reef Community Dynamics. *American Zoologist*, **32**(6), 674-682.
- Knowlton, N. (2001). The future of coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**(10), 5419-5425.
- Kumar, P. (2012). Assessment of impact of climate change on rhododendrons in Sikkim Himalayas using Maxent modelling: limitations and challenges. *Biodiversity and Conservation*, **21**(5), 1251-1266. doi:10.1007/S10531-012-0279-1
- LaJeunesse, T. C., Reyes Bonilla, H., Warner, M. E., Wills, M., Schmidt, G. W. & Fitt, W. K. (2008). Specificity and stability in high latitude Eastern Pacific coral-algal symbioses. *Limnology and Oceanography*, **53**(2), 719-727.
- Lasker, H. R. & Coffroth, M. A. (1999). Responses of clonal reef taxa to environmental change. *American Zoologist*, **39**(1), 92-103.
- Lavín, M. F., Fiedler, P. C., Amador, J. A., Ballance, L. T., Färber-Lorda, J. & Mestas-Nuñez, A. M. (2006). A review of Eastern Tropical Pacific oceanography: summary. *Progress in Oceanography*, **69**, 391-398.
- Lavín, M. F. & Marinone, S. G. (2003). An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. En: O. U. Velasco-Fuentes, J. Sheinbaum & J. Ochoa. *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. (pp. 173-204). Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.
- Lavín, M. F., Palacios-Hernández, E. & Cabrera, C. (2003). Sea surface temperature anomalies in the Gulf of California. *Geofísica Internacional*, **42**(3), 363-375.
- Lawrence, K. T., Liu, Z. H. & Herbert, T. D. (2006). Evolution of the Eastern Tropical Pacific through Plio-Pleistocene glaciation. *Science*, **312**(5770), 79-83. doi:10.1126/Science.1120395
- Lee, K., Tong, L. T., Millero, F. J., Sabine, C. L., Dickson, A. G., Goyet, C., Park, G. H., Wanninkhof, R., Feely, R. A. & Key, R. M. (2006). Global relationships of total alkalinity with salinity and temperature in surface waters of the world's oceans. *Geophysical Research Letters*, **33**(19). doi:10.1029/2006gl027207
- Lesica, P. & Allendorf, F. W. (1995). When are peripheral-populations valuable for conservation. *Conservation Biology*, **9**(4), 753-760.
- Lesser, M. P. (2004). Experimental biology of coral reef ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **300**(1-2), 217-252.
- Lewis, E. & Wallace, D. W. R. (1998). Program developed for CO2 system calculations. Oak Ridge, TN, Oak Ridge National Laboratory.
- Lluch-Cota, S. E., Aragón-Noriega, E. A., Arreguín-Sánchez, F., Auriolos-Gamboa, D., Jesús Bautista-Romero, J., Brusca, R. C., Cervantes-Duarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendrickx, M. E., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes, H., Kahru, M., Lavín, M., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. B., López-Martínez, J., Marinone, S. G., Nevárez-Martínez, M. O., Ortega-García, S., Palacios-Castro, E., Parés-

Sierra, A., Ponce-Díaz, G., Ramírez-Rodríguez, M., Salinas-Zavala, C. A., Schwartzlose, R. A. & Sierra-Beltrán, A. P. (2007). The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in Oceanography*, **73**(1), 1-26. doi:10.1016/j.pocean.2007.01.013

López-Pérez, R. A. (2005). The Cenozoic hermatypic corals in the eastern Pacific: history of research. *Earth-Science Reviews*, **72**(1-2), 67-87.

López-Pérez, R. A. (2012). *Late Miocene to Pleistocene reef corals in the Gulf of California*. New York, NY, Paleontological Research Institution.

López-Pérez, R. A. & Budd, A. F. (2009). Coral diversification in the Gulf of California during Late Miocene to Pleistocene. En: M. E. Johnson, J. Ledesma-Vasquez. *Atlas of Coastal Ecosystems in the Gulf of California: past and present*. (pp. 58-71). Tucson, AZ, University of Arizona Press.

Magalon, H., Samadi, S., Richard, M., Adjeroud, M. & Veuille, M. (2004). Development of coral and zooxanthella-specific microsatellites in three species of *Pocillopora* (Cnidaria, Scleractinia) from French Polynesia. *Molecular Ecology Notes*, **4**(2), 206-208. doi:10.1111/J.1471.8286-2004.00618.X

Manel, S., Schwartz, M. K., Luikart, G. & Taberlet, P. (2003). Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**(4), 189-197. doi:10.1016/S0169-5347(03)00008-9

Maynard-Smith, J. (1978). *The Evolution of Sex*. Cambridge, UK, Cambridge University Press.

Melo-Merino, S. M. (2013). Cambios potenciales en la distribución de corales arrecifales (Scleractinia) del Pacífico oriental y Atlántico occidental, como consecuencia del cambio climático. (Tesis de Maestría) Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México.

Miller, K. J. & Ayre, D. J. (2004). The role of sexual and asexual reproduction in structuring high latitude populations of the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Heredity*, **92**(6), 557-568.

Miller, K. J. & Ayre, D. J. (2008). Protection of genetic diversity and maintenance of connectivity among reef corals within Marine Protected Areas. *Conservation Biology*, **22**(5), 1245–1254.

Moothien Pillay, K. R., Asahida, T., Chen, A. C., Terashima, H. & Ida, H. (2006). ITS ribosomal DNA distinctions and the genetic structures of populations of two sympatric species of *Pavona* (Cnidaria: Scleractinia) from Mauritius. *Zoological Studies*, **45**(1), 132-144.

Mora-Pérez, M. G. (2005). Biología reproductiva del coral *Porites panamensis* Verrill 1866 (Anthozoa: Scleractinia), en Bahía de la Paz, Baja California Sur, México. (Tesis de Maestría) Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, México.

Moreno, R., Zamora, R., Molina, J. R., Vasquez, A. & Herrera, M. A. (2011). Predictive modeling of microhabitats for endemic birds in South Chilean temperate forests using Maximum entropy (Maxent). *Ecological Informatics*, **6**(6), 364-370. doi:10.1016/J.Ecoinf.2011.07.003

Moreno-Viñals, C. G. (2012). Variación espacio temporal de las comunidades coralinas del Pacífico mexicano. (Tesis de Maestría) Centro de Investigación y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, Ensenada, México.

- Muñiz-Salazar, R., Talbot, S. L., Sage, G. K., Ward, D. H. & Cabello-Pasini, A. (2005). Population genetic structure of annual and perennial populations of *Zostera marina* along the Pacific coast of Baja California and the Gulf of California. *Molecular Ecology*, **14**(3), 711-722.
- Noreen, A. E., Harrison, P. L. & Van Oppen, M. J. H. (2009). Genetic diversity and connectivity in a brooding reef coral at the limit of its distribution. *Proceedings of the Royal Society*, **276**(1675), 3927-3935.
- Nunes, F., Norris, R. D. & Knowlton, N. (2009). Implications of isolation and low genetic diversity in peripheral populations of an Amphi-Atlantic coral. *Molecular Ecology*, **18**(20), 4283–4297.
- Palumbi, S. R. (1995). Using genetics as an indirect estimator of larval dispersal. En: L. McEdward. *Ecology of marine invertebrate larvae*. (pp. 369-388). New York, NY, CRC Marine Science Series.
- Park, S. D. (2001). Trypanotolerance in West African Cattle and the population genetic effects of selection. (PhD Theses) University of Dublin, Dublin, Ireland.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **37**(1), 637-669. doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Paz-García, D. (2009). Variación genética del coral *Porites panamensis* Verrill, 1866 (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico mexicano. (Tesis de Maestría) Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México.
- Paz-García, D. A., Chávez-Romo, H. E., Correa-Sandoval, F., Reyes-Bonilla, H., López-Pérez, A., Medina-Rosas, P. & Hernández-Cortés, M. P. (2012). Genetic connectivity patterns of corals *Pocillopora damicornis* and *Porites panamensis* (Anthozoa: Scleractinia) along the West Coast of Mexico. *Pacific Science*, **66**(1), 43-61. doi:10.2984/66.1.3
- Paz-García, D. A., LaJeunesse, T. C., Chávez-Romo, H. E., Correa Sandoval, F. & Reyes Bonilla, H. (2008). Differences in the distribution of Symbiodinium spp. among morphotypes and genotypes of *Porites panamensis* from the Gulf of California, Mexico. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*. Ft. Lauderdale, FL.
- Peguero-Icaza, M., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M. F. & Marinone, S. G. (2008). Larval fish assemblages, environment and circulation in a semienclosed sea (Gulf of California, Mexico). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **79**(2), 277-288. doi:10.1016/J.Ecss.2008.04.008
- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R. & Chávez, F. P. (2006). Primary production in the Eastern Tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*, **69**, 285–317.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. & Araújo, M. B. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Pfenninger, M., Salinger, M., Haun, T. & Feldmeyer, B. (2011). Factors and processes shaping the population structure and distribution of genetic variation across the species range of the freshwater snail *Radix balthica* (Pulmonata, Basommatophora). *Bmc Evolutionary Biology*, **11**, 135. doi:10.1186/1471-2148-11-135

- Phillips, S. J., Anderson, R. P. & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**(3-4), 231-259. doi:10.1016/J.Ecolmodel.2005.03.026
- Phillips, S. J., Dudik, M. & Schapire, R. E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, **21**, 655–662.
- Pinzón, J. H. & LaJeunesse, T. C. (2011). Species delimitation of common reef corals in the genus *Pocillopora* using nucleotide sequence phylogenies, population genetics and symbiosis ecology. *Molecular Ecology*, **20**(2), 311-325. doi:10.1111/J.1365-294x.2010.04939.X
- Pinzón, J. H., Reyes-Bonilla, H., Baums, I. B. & LaJeunesse, T. C. (2012). Contrasting clonal structure among *Pocillopora* (Scleractinia) communities at two environmentally distinct sites in the Gulf of California. *Coral Reefs*, **31**(3), 765-777. doi:10.1007/S00338-012-0887-Y
- Polato, N. R., Concepcion, G. T., Toonen, R. J. & Baums, I. B. (2010). Isolation by distance across the Hawaiian Archipelago in the reef-building coral *Porites lobata*. *Molecular Ecology*, **19**(21), 4661-4677. doi:10.1111/J.1365-294x.2010.04836.X
- Posada, D. & Crandall, K. A. (1998). MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics Applications Note*, **14**(9), 817-818.
- Pritchard, J. K., Stephens, P. & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**(2), 945-959.
- Raymond, M. & Rousset, F. (1995). GENEPOP (version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, **86**, 248-249.
- Reyes-Bonilla, H. (1992). New records for hermatypic corals (Anthozoa: Scleractinia) in the Gulf of California, Mexico, with an historical and biogeographical discussion. *Journal for Nature History*, **26**(6), 1163-1175.
- Reyes-Bonilla, H. (1993). Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico de México. En: S. I. Salazar-Vallejo, N. E. González. *Biodiversidad marina y costera de México*. (pp. 207-222). Chetumal, QR, CONABIO/CIQRO.
- Reyes-Bonilla, H. (1998). Riqueza específica y biogeografía de los corales hermatípicos de la sección sur del Golfo de California y las Islas Revillagigedo. La Paz, B. C. S., Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- Reyes-Bonilla, H. (2003). Coral reefs of the Pacific coast of México. En: J. Cortés. *Coral reefs of Latin America*. (pp. 331-349). Amsterdam, Elsevier.
- Reyes-Bonilla, H., Calderón-Aguilera, L. E., Cruz, G., Medina-Rosas, P., López-Pérez, R. A., Herrero, M. D., Leyte-Morales, G. E., Cupul-Magaña, A. L. & Carriquiry-Beltrán, J. D. (2005). *Atlas de corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico Mexicano*. D. F., México, CICESE, CONABIO, CONACYT, UABCS, U de G y UMar.
- Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J. D., Leyte-Morales, G. E. & Cupul-Magana, A. L. (2002). Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997-1999) on coral reefs of the Western coast of Mexico. *Coral Reefs*, **21**(4), 368-372.

- Reyes-Bonilla, H. & Cruz-Pinon, G. (2000). Biogeography of the ahermatypic corals (Scleractinia) of the Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*, **26**(3), 511-531.
- Reyes-Bonilla, H. & López-Pérez, R. A. (1998). Biogeografía de corales pétreos del Pacífico mexicano. *Ciencias Marinas*, **24**(2), 211-223.
- Rice, W. R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, **43**(1), 223–225.
- Richards, Z. T. & van Oppen, M. J. H. (2012). Rarity and genetic diversity in Indo-Pacific *Acropora* corals. *Ecology and Evolution*, **2**(8), 1867-1888. doi:10.1002/Ece3.304
- Ridgway, T., Hoegh-Guldberg, O. & Ayre, D. J. (2001). Panmixia in *Pocillopora verrucosa* from South Africa. *Marine Biology*, **139**(1), 175-181.
- Ridgway, T., Riginos, C., Davis, J. & Hoegh-Guldberg, O. (2008). Genetic connectivity patterns of *Pocillopora verrucosa* in Southern African Marine Protected Areas. *Marine Ecology Progress Series*, **354** 161–168.
- Riginos, C. (2005). Cryptic vicariance in Gulf of California fishes parallels vicariant patterns found in Baja California mammals and reptiles. *Evolution*, **59**(12), 2678-2690.
- Riginos, C. & Nachman, M. W. (2001). Population subdivision in marine environments: the contributions of biogeography, geographical distance and discontinuous habitat to genetic differentiation in a blennioid fish, *Axoclinus nigricaudus*. *Molecular Ecology*, **10**(6), 1439-1453.
- Riginos, C. & Victor, B. C. (2001). Larval spatial distributions and other early life-history characteristics predict genetic differentiation in Eastern Pacific blennioid fishes. *Proceedings of the Royal Society B*, **268**(1479), 1931-1936. doi:10.1098/Rspb.2001.1748
- Rodríguez-Lanetty, M. & Hoegh-Guldberg, O. (2002). The phylogeography and connectivity of the latitudinally widespread scleractinian coral *Plesiastrea versipora* in the Western Pacific. *Molecular Ecology*, **11**(7), 1177–1189.
- Rodríguez-Troncoso, A. P., Carpizo- Ituarte, E., Leyte-Morales, G. E., Chi- Barragán, G. & Tapia-Vázquez, O. (2011). Sexual reproduction of three coral species from the Mexican South Pacific. *Marine Biology*, **158**(12), 2673-2683.
- Rozas, J., Sánchez-DelBarrio, J. C., Messeguer, X. & Rozas, R. (2003). DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*, **19**(18), 2496-2497.
- Saavedra-Sotelo, N. C. (2007). Estructura y flujo genético de *Pavona gigantea* (Anthozoa: Scleractinia) en las costas del Pacífico mexicano. (Tesis de Maestría) Centro de Investigación y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, Ensenada, B. C.
- Saavedra-Sotelo, N. C., Calderón-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., López-Pérez, R. A., Medina-Rosas, P. & Rocha-Olivares, A. (2011). Limited genetic connectivity of *Pavona gigantea* in the Mexican Pacific. *Coral Reefs*, **30**(3), 677-686. doi:10.1007/s00338-011-0742-6
- Saavedra-Sotelo, N. C., Calderon-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Paz-García, D. A., López-Pérez, R. A., Cupul-Magaña, A., Cruz-Barraza, J. A. & Rocha-Olivares, A. (2013). Testing the genetic predictions of a biogeographical model in a dominant endemic Eastern Pacific coral

- (*Porites panamensis*) using a genetic seascape approach. *Ecology and Evolution*, **3**(12), 4070–4091. doi:10.1002/ece3.734
- Sagarin, R., Carlsson, J., Duval, M., Freshwater, W., Godfrey, M. H., Litaker, W., Muñoz, R., Noble, R., Schultz, T. & Wynne, B. (2009). Bringing molecular tools into environmental resource management: untangling the molecules to policy pathway. *Public Library of Science Biology*, **7**(3), 426-430.
- Sagarin, R. D. & Gaines, S. D. (2002). The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, **5**(1), 137-147.
- Sagarin, R. D., Gaines, S. D. & Gaylord, B. (2006). Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *TRENDS in Ecology & Evolution*, **21**(9), 524-530.
- Sandoval-Castillo, J. & Rocha-Olivares, A. (2011). Deep mitochondrial divergence in Baja California populations of an aquilopelagic elasmobranch: the Golden Cownose Ray. *Journal of Heredity*, **102**(3), 269-274. doi:10.1093/Jhered/Esr004
- Sandoval-Castillo, J., Rocha-Olivares, A., Villavicencio-Garayzar, C. & Balart, E. (2004). Cryptic isolation of Gulf of California shovelnose guitarfish evidenced by mitochondrial DNA. *Marine Biology*, **145**(5), 983-988. doi:10.1007/S00227-004-1378-7
- Scheet, P. & Stephens, M. (2006). A fast and flexible statistical model for large-scale population genotype data: applications to inferring missing genotypes and haplotypic phase. *American Journal of Human Genetics*, **78**(4), 629-644.
- Schuelke, M. (2000). An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nature biotechnology*, **18**(2), 233-234. doi:10.1038/72708
- Sebens, K. P. & Thorne, B. L. (1985). Coexistence of clones, clonal diversity, and the effects of disturbance. En: J. B. C. Jackson, L. W. Buss & R. E. Cook. *Population Biology and Evolution of Clonal*. (pp. 357-398). London, UK, Yale University Press.
- Segura-García, I. A., Rocha-Olivares, A., Flores-Ramírez, S. & Rojas-Bracho, L. (2006). Conservation implications of the genetic and ecological distinction of *Tursiops truncatus* ecotypes in the Gulf of California. *Biological Conservation*, **133**(3), 336-346. doi:10.1016/J.Biocon.2006.06.017
- Seutin, G., White, B. N. & Boag, P. T. (1991). Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analyses. *Canadian Journal of Zoology*, **69**(1), 82–90.
- Smith, S. R. (1992). Patterns of coral recruitment and post-settlement mortality on Bermuda's reefs: comparisons to Caribbean and Pacific reefs. *American Zoologist*, **32**(6), 663-667.
- Soberón, J. & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distribution areas. *Biodiversity Informatics*, **2**, 1-10.
- Starger, C. J., Yeoh, S. S. R., Dai, C. F., Baker, O. A. C. & Desalle, R. (2008). Ten polymorphic STR loci in the cosmopolitan reef coral, *Pocillopora damicornis*. *Molecular Ecology Resources*, **8**(3), 619-621. doi:10.1111/J.1471-8286.2007.02017.X

- Stephens, M. & Donnelly, P. (2003). A comparison of Bayesian methods for haplotype reconstruction from population genotype data. *American Journal of Human Genetics*, **73**(5), 1162-1169.
- Stephens, M., Smith, N. J. & Donnelly, P. (2001). A new statistical method for haplotype reconstruction from population data. *American Journal of Human Genetics*, **68**(4), 978-989.
- Stepien, C. A., Rosenblatt, R. H. & Bargmeyer, B. A. (2001). Phylogeography of the spotted sand bass, *Paralabrax maculatofasciatus*: divergence of Gulf of California and Pacific coast populations. *Evolution*, **55**(9), 1852-1862. doi:10.1111/J.0014-3820.2001.Tb00834.X
- Stockwell, D. R. B. & Peters, D. (1999). The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, **13**(2), 143-158.
- Stoddart, J. A. & Taylor, J. F. (1998). Genotypic diversity: estimation and prediction in samples. *Genetics*, **118**(4), 705-711.
- Swofford, D. L. (1998). *PAUP Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and others Methods)* Sunderland, MA, Sinauer Associates.
- Szpiech, Z. A., Jakobsson, M. & Rosenberg, N. A. (2008). ADZE: a rarefaction approach for counting alleles private to combinations of populations. *Bioinformatics*, **24**(21), 2498-2504. doi:10.1093/bioinformatics/btn478
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. & Kumar, S. (2011). MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, **28**(10), 2731-2739. doi:10.1093/Molbev/Msr121
- Terry, A., Bucciarelli, G. & Bernardi, G. (2000). Restricted gene flow and incipient speciation in disjunct Pacific Ocean and Sea of Cortez populations of a reef fish species, *Girella nigricans*. *Evolution*, **54**(2), 652-659.
- Tioho, H., Tokeshi, M. & Nojima, S. (2001). Experimental analysis of recruitment in a scleractinian coral at high latitude. *Marine Ecology Progress Series*, **213**, 79-86.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M. & Shipley, P. (2004). MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, **4**(3), 535-538. doi:10.1111/J.1471-8286.2004.00684.X
- van Oppen, M. J. H. (2007). Theme section on the "Conservation Genetics of Coral Reefs". *Coral Reefs*, **26**(3), 461-462.
- Veron, J. (2000). *Corals of the World*. Townsville, Australian Institute of Marine Science.
- Veron, J. E. N. (1995). *Corals in Space and Time: The Biogeography and Evolution of the Scleractinia*. Ithaca, NY, Comstock/Cornell.
- Vollmer, S. V. & Palumbi, S. R. (2004). Testing the utility of internally transcribed spacer sequences in coral phylogenetics. *Molecular Ecology*, **13**(9), 2763-2772.

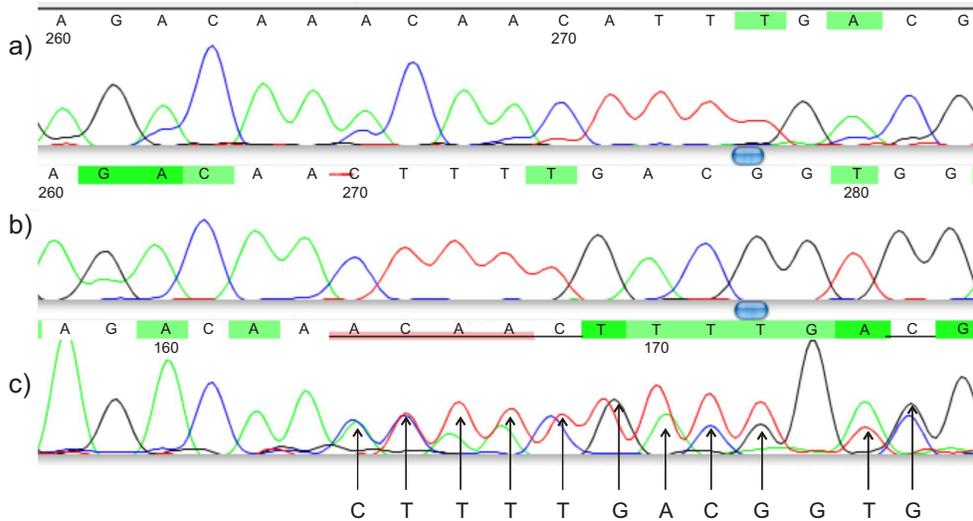
- Vucetich, J. A. & Waite, T. A. (2003). Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics*, **4**(5), 639-645.
- Wagner, V., Durka, W. & Hensen, I. (2011). Increased genetic differentiation but no reduced genetic diversity in peripheral vs. central populations of a steppe grass. *American Journal of Botany*, **98**(7), 1173-1179. doi:10.3732/Ajb.1000385
- Wang, L. S. & Xu, Y. (2003). Haplotype inference by maximum parsimony. *Bioinformatics*, **19**(14), 1773-1780. doi:10.1093/Bioinformatics/Btg239
- Wei, N. W. V., Wallace, C. C., Dai, C. F., Pillay, K. R. M. & Chen, C. A. (2006). Analyses of the ribosomal internal transcribed spacers (ITS) and the 5.8S gene indicate that extremely high rDNA heterogeneity is a unique feature in the scleractinian coral genus *Acropora* (Scleractinia; Acroporidae). *Zoological Studies*, **45**(3), 404-418.
- White, T. J., Bruns, T., Lee, S. & Taylor, W. J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. En: M. A. Innis , D. H. Gelfand , J. J. Snninsky & T. J. White. *PCR protocols: a guide to methods and applications*. (pp. 315-322). San Diego, CA, Academic Press.
- Williams, G. C. (1975). *Sex and evolution*. Princeton, NJ, Princeton University.
- Willis, B. L., Babcock, R. C., Harrison, P. L. & Wallace, C. C. (1997). Experimental hybridization and breeding incompatibilities within the mating systems of mass spawning reef corals. *Coral Reefs*, **16**(1), S53-S65.
- Wright, S. (1969). *The evolution and genetics of populations: the theory of gene frequencies*. Chicago, IL, University of Chicago Press.
- Yang, X. Q., Kushwaha, S. P. S., Saran, S., Xu, J. C. & Roy, P. S. (2013). Maxent modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills. *Ecological Engineering*, **51**, 83-87. doi:10.1016/J.Ecoleng.2012.12.004
- Yeoh, S. R. & Dai, C. F. (2010). The production of sexual and asexual larvae within single broods of the scleractinian coral, *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology*, **157**(2), 351-359. doi:10.1007/S00227-009-1322-Y
- Zavala-Casas, D. A. (2013). Reproducción sexual de *Pocillopora damicornis* (Linnaeus 17589) (Anthozoa: Scleractinia) en la costa de Oaxaca, México. (Tesis de Licenciatura) Universidad del Mar, Puerto Angel, México.

Anexos

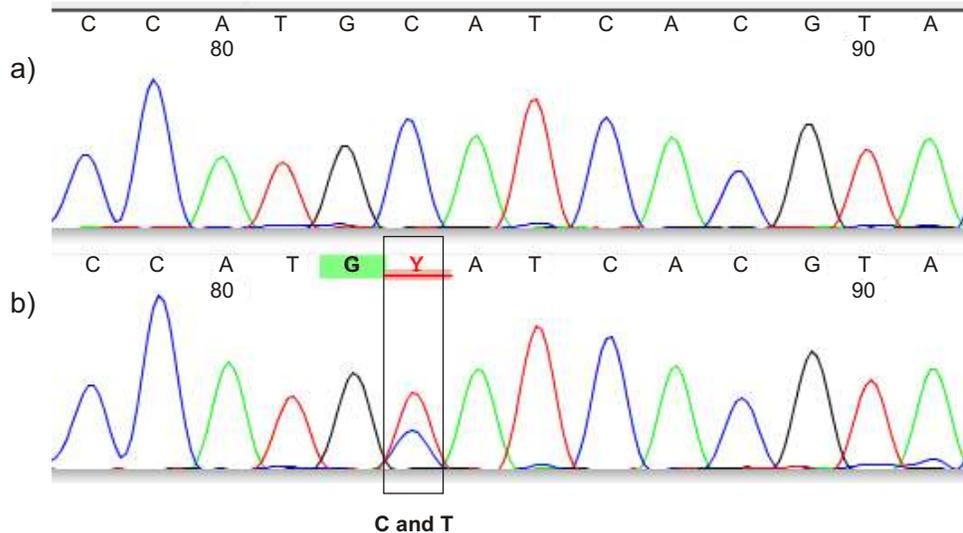
Anexo 1

Se encontraron 33 colonias de *P. panamensis* con polimorfismos intragenómicos en el locus de ADN_r, los cuales fueron resueltos inspeccionando cuidadosamente los cromatogramas en CodonCode Aligner® v3.7.1.1 (CodonCode Corp.). Dos tipos de polimorfismos fueron detectados:

1) inserción de cuatro pares de bases:



y 2) polimorfismos de nucleótidos simples



Anexo 2

Lista de colonias con polimorfismos intragenómicos y resultados de la reconstrucción de haplotipos mediante los programas PHASE, fastPHASE and HAPAR. La probabilidad de identidad de los haplotipos fue de 0.9.

Colonias polimórficas	Localidad	Reconstrucción de haplotipos	Sitios polimórficos
PPABA-4	B. de los Ángeles	Hap 1-2	141
PPABA-11	B. de los Ángeles	Hap 1-2	141
PPABA-12	B. de los Ángeles	Hap 1-2	141
PPABA-56	B. de los Ángeles	Hap 5-6	457
PPALO-4	Loreto	Hap 1-2	141
PPALO-6	Loreto	Hap 1-27	(263-266)*
PPALO-17	Loreto	Hap 4-28	(455-458)*
PPALO-20	Loreto	Hap 2-10	496
PPALP-1	La Paz	Hap 29-30	141
PPALP-4	La Paz	Hap 1-31	(455-458)*
PPALP-7	La Paz	Hap 10-32	141, 496, 512
PPALP-8	La Paz	Hap 10-33	106
PPALP-10	La Paz	Hap 10-32	141, 496, 512
PPACP-2	Cabo Pulmo	Hap 1-10	141, 496
PPACP-3	Cabo Pulmo	Hap 10-13	496, 497
PPACP-4	Cabo Pulmo	Hap 2-14	234
PPACP-6	Cabo Pulmo	Hap 1-2	141
PPACP-9	Cabo Pulmo	Hap 4-15	496
PPACP-12	Cabo Pulmo	Hap 2-14	234
PPACP-17	Cabo Pulmo	Hap 1-7	496
PPACP-19	Cabo Pulmo	Hap 2-10	496
PPACP-21	Cabo Pulmo	Hap 2-16	204
PPAIM-5	Islas Marietas	Hap 9-19	106, 234, (455-458)*, 496,
PPAIM-6	Islas Marietas	Hap 19-20	454
PPAIM-11	Islas Marietas	Hap 22-23	(455-458)*
PPAIM-17	Islas Marietas	Hap 19-24	411
PPAIM-21	Islas Marietas	Hap 21-25	522
PPAIM-24	Islas Marietas	Hap 19-24	411
PPAIM-28	Islas Marietas	Hap 19-26	455
PPAMZ-12	Mazatlán	Hap 19-34	504
PPAMZ-19	Mazatlán	Hap 19-35	497
PPAOX-3	Bahías de Huatulco	Hap 11-12	(263-266)*
PPAOX-7	Bahías de Huatulco	Hap 11-12	(263-266)*

* Posición de cuatro indel "inserción o delección de bases"

Anexo 3

a) Distribución de 35 haplotipos de ADNr de *Porites panamensis* en poblaciones del GC y PM. Localidades: Bahía de los Angeles (BLA), Bahía Concepción (BC), Loreto (LO), Bahía de La Paz (LP), Cabo Pulmo (CP), Mazatlán (MZ), Islas Marietas (IM), Isla María Madre (IMA), Carrizales (CA) y Bahías de Huatulco (BH).

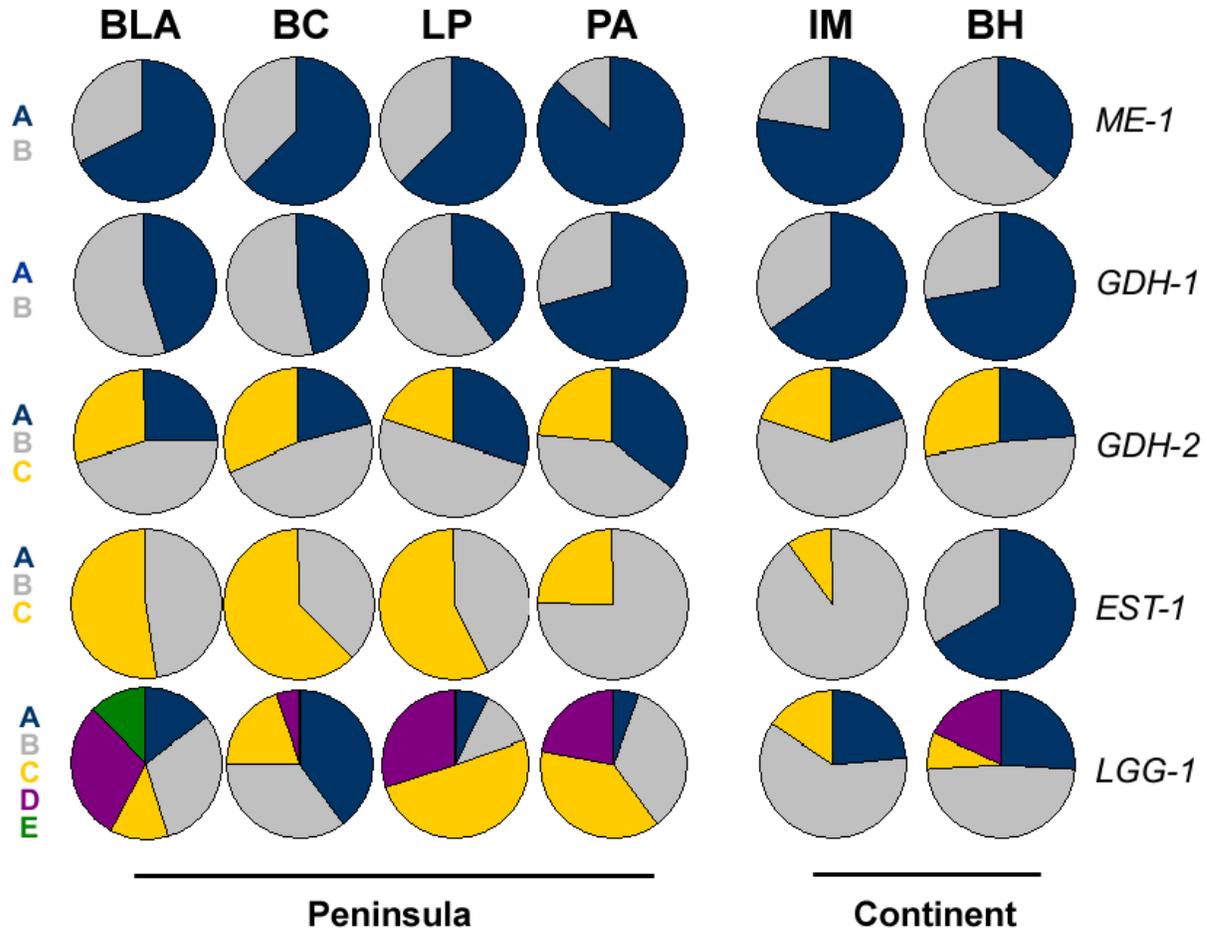
Haplotipos	BLA	BC	LO	LP	CP	MZ	IM	IMA	CA	BH	Total	Número de acceso de GenBank
ADNr-1	16	18	8	15	6						63	KC178837
ADNr-2	8	2	7	2	8						27	KC178838
ADNr-3	2										2	KC178839
ADNr-4	1		3		1						5	KC178840
ADNr-5	1										1	KC178841
ADNr-6	1										1	KC178842
ADNr-7		4		1	2						7	KC178843
ADNr-8								11			11	KC178844
ADNr-9							1	1			2	KC178845
ADNr-10			1	3	4				10		18	KC178846
ADNr-11									2		2	KC178847
ADNr-12									2		2	KC178848
ADNr-13					1						1	KC178849
ADNr-14					2						2	KC178850
ADNr-15					1						1	KC178851
ADNr-16					3						3	KC178852
ADNr-17					1		4	2			7	KC178853
ADNr-18					1						1	KC178854
ADNr-19						19	18				37	KC178855
ADNr-20							1				1	KC178856
ADNr-21							3				3	KC178857
ADNr-22							1				1	KC178858
ADNr-23							1				1	KC178859
ADNr-24							2				2	KC178860
ADNr-25							2				2	KC178861
ADNr-26							1				1	KC178862
ADNr-27				1							1	KC178863
ADNr-28			1								1	KC178864
ADNr-29											1	KC178865
ADNr-30				1							1	KC178866
ADNr-31				1							1	KC178867
ADNr-32				3							3	KC178868
ADNr-33				1							1	KC178869
ADNr-34						1					1	KC178870
ADNr-35						1					1	KC178871
Total	29	24	21	28	30	21	34	2	12	14	215	

b) Distribución de 14 haplotipos de ORF de *Porites panamensis* en poblaciones del GC y PM. Localidades: Bahía de los Ángeles (BLA), Bahía Concepción (BC), Loreto (LO), Bahía de La Paz (LP), Cabo Pulmo (CP), Mazatlán (MZ), Mazatán (MZ), Islas Marietas (IM), Carrizales (CA) y Bahías de Huatulco (BH).

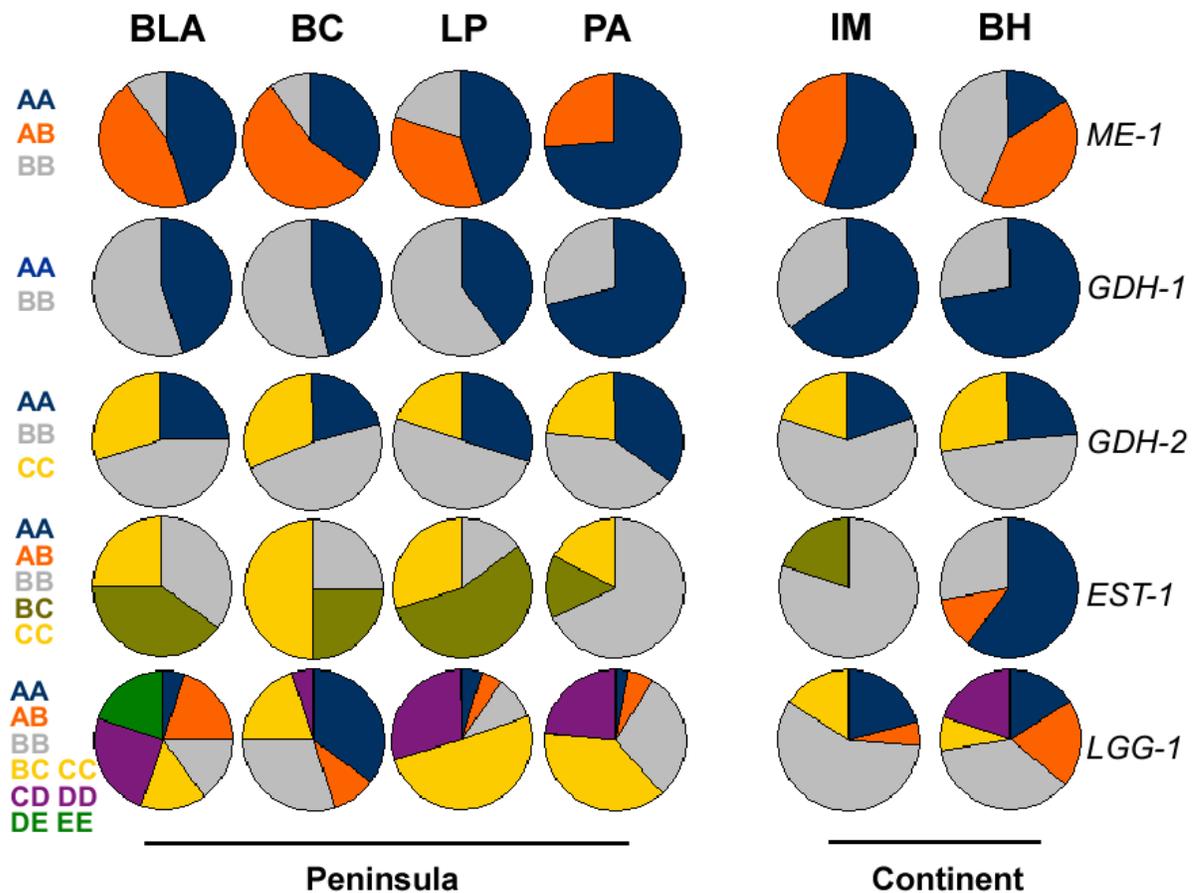
Haplotipos	BLA	BC	LO	LP	CP	MZ	IM	CA	BH	Total	Número de acceso de GenBank
ORF-1	6	11	5	9	1	6	13	1	11	63	KC866302
ORF-2	1		1	2	1					5	KC866303
ORF-3	1									1	KC866304
ORF-4	3	1	6		4	1				15	KC866305
ORF-5	1									1	KC866306
ORF-6							1	10		11	KC866307
ORF-7								1		1	KC866308
ORF-8					3					3	KC866309
ORF-9					1					1	KC866310
ORF-10					1					1	KC866311
ORF-11					1					1	KC866312
ORF-12				1						1	KC866313
ORF-13						2				2	KC866314
ORF-14						2				2	KC866315
Total	12	12	12	12	12	11	14	12	11	108	

Anexo 4

a) Frecuencia de alelos de cinco sistemas aloenzimáticos (ME-1, GDH-1, GDH-2, EST-1 y LGG-1). Localidades: Bahía de los Ángeles (BLA), Bahía Concepción (BC), Bahía de La Paz (LP), Punta Arenas (PA), Islas Marietas (IM) y Bahías de Huatulco (BH).

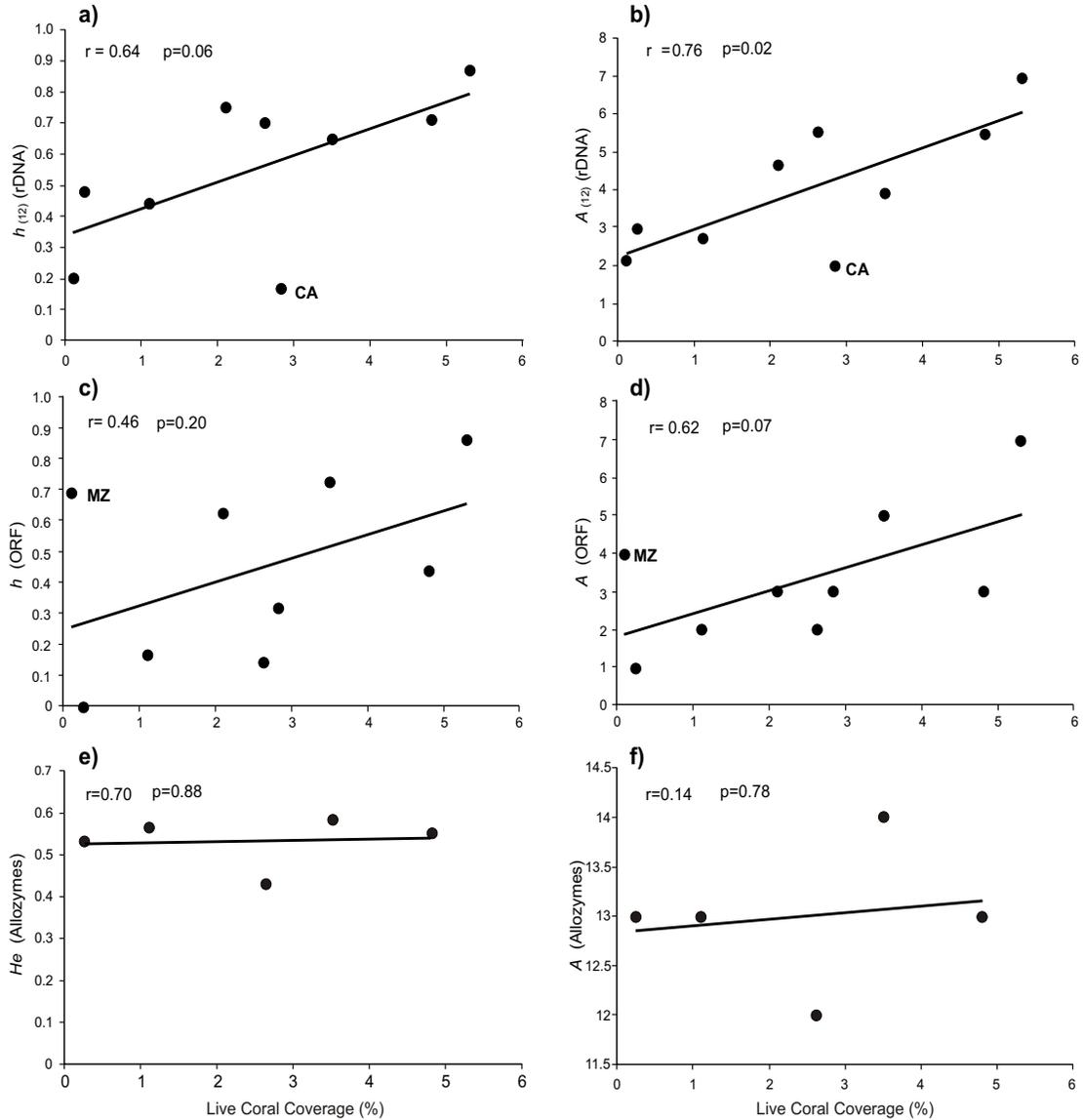


b) Frecuencia de genotipos multilocus de cinco sistemas aloenzimáticos (ME-1, GDH-1, GDH-2, EST-1 y LGG-1). Localidades: Bahía de los Ángeles (BLA), Bahía Concepción (BC), Bahía de La Paz (LP), Punta Arenas (PA), Islas Marietas (IM) y Bahías de Huatulco (BH).



Anexo 5

Correlaciones entre diversidades genéticas de tres marcadores genéticos (diversidad y riqueza haplotípica estandarizada a $n=12$ de ADN_r y ORF - h y A -; heterociguidad esperada y riqueza alélica - He y A -) con el porcentaje de cobertura de coral vivo de *Porites panamensis*.



Anexo 6

Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) para estimar los niveles de diferenciación genética entre regiones (*F_{ct}* y *R_{ct}*), entre localidades dentro de regiones (*F_{sc}* y *R_{sc}*) y entre todas las localidades (*F_{st}* y *R_{st}*), utilizando 9 loci microsatelitales de *Pocillopora verrucosa* incluyendo el ajuste por alelos nulos.

Fuene de variación	Componentes de la varianza	% de variación	<i>F</i>	<i>P value</i>
a) Partición de la variación genética entre GC y PM				
Entre regiones	-0.01	-0.55	<i>F_{ct}</i> = -0.005	0.68
Entre localidades dentro de regiones	0.14	5.39	<i>F_{sc}</i> = 0.054	0.00001
Dentro de localidades	2.45	95.16		
			<i>F_{st}</i> = 0.048	0.00001
b) Partición de la variación genética entre 4 grupos genéticos según <i>Structure</i>				
Entre localidades	0.22	8.07	<i>F_{st}</i> = 0.080	0.00001
Dentro de localidades	2.46	91.93		
c) Partición de la variación genética entre 4 regiones según <i>Structure</i>				
Entre regiones	0.05	2.13	<i>F_{ct}</i> = 0.021	0.01
Entre localidades dentro de regiones	0.09	3.65	<i>F_{sc}</i> = 0.037	0.00001
Dentro de localidades	2.45	94.22		
			<i>F_{st}</i> = 0.058	0.00001