

Universidad Autónoma de Baja California

Facultad de Ciencias Marinas

"Conectividad de poblaciones del coral cuerno de alce, *Acropora palmata*  
(Lamarck, 1816), en el Golfo de México y Mar Caribe"

**Tesis**

Que para obtener el título de

**Oceanólogo**

Presenta

**Alejandra Quintero Grijalva**



Ensenada, Baja California.

Marzo 2017.

# Universidad Autónoma de Baja California

## Facultad de Ciencias Marinas

"Conectividad de poblaciones del coral cuerno de alce, *Acropora palmata* (Lamarck, 1816), en el Golfo de México y Mar Caribe"

Tesis

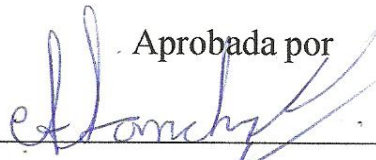
Que para obtener el título de

**Oceanólogo**

Presenta

**Alejandra Quintero Grijalva**

Aprobada por



Dr. Alejandro Sanchez González

Director del comité

  
Dr. Axayácatl Rocha Olivares

Miembro del comité

  
Dr. Eugenio Carpizo Ituarte

Miembro del comité

  
Dr. Horacio Pérez España

Miembro del comité

## **DEDICATORIAS**

### **A mi padre, Manuel**

Tu corazón apacible y generoso, y curiosidad por el mundo que te rodea me motivan a crecer y esforzarme cada día. Gracias 'apá.

### **A mi madre, Griselda**

Me enseñas a nunca conformarme, a dar lo mejor de mí, y sobre todo a poner a Dios primero en mi vida. Gracias 'amá.

### **A mi hermana, Daniela**

Que compartes tu alegría conmigo, y con tu ejemplo y gran corazón me enseñas a valorar a quienes me rodean.

### **A mi abuela, Erendira**

Por su bello corazón, amabilidad y cariño.

### **A mi tía, Lupita**

Por tu cariño y apoyo a lo largo de mi vida. Eres un ejemplo de dedicación y esfuerzo.

**"La mente del hombre planea su camino, pero el SEÑOR dirige sus pasos"**

Proverbios 16:9

## AGRADECIMIENTOS

Antes que nada me siento sumamente agradecida con Dios por ponerme en los lugares indicados y con personas maravillosas que fueron clave para concluir esta etapa de mi vida.

A UABC, en especial a la Facultad de Ciencias Marinas así como a los profesores que ahí ejercen, por su guía en mi formación como oceanóloga.

A CICESE por las facilidades que me brindo en el uso de sus instalaciones en el desarrollo de este trabajo.

A UV por la obtención de muestras que fueron utilizadas en este trabajo.

A mi comité de tesis, que con dedicación me guiaron con su apoyo y conocimientos a lo largo de este proyecto:

A mi director de tesis, Alejandro Sánchez, que con mucha paciencia me enseñó desde un principio a como trabajar en el laboratorio, y que siempre estuvo dispuesto para ayudarme a solucionar mis dudas.

Al Dr. Axayácatl Rocha, que me brindó la oportunidad de trabajar en el laboratorio de ecología molecular. Sus aportaciones y conocimientos fueron base para concluir este proyecto. Muchas gracias por su disponibilidad, tiempo y paciencia.

Al Dr. Eugenio Carpizo, por el apoyo brindado y sus valiosos comentarios con respecto a mi tesis.

Al Dr. Horacio Pérez, por su arduo trabajo en la obtención de muestras y útiles comentarios hacia la tesis. Gracias por su atención, apoyo y cordialidad.

A todos mis compañeros del laboratorio de Ecología Molecular: Ivonne, Celia, Beatriz, Ana, José, Francesco, Geovanna, Pepe, Adriana, Miguel, Pablo, Tania, Ivette, Sam y Viri, quienes me ayudaron a resolver mis dudas y me enseñaron a ser una mejor científica.

A todos mis compañeros de carrera y amigos, quienes estuvieron conmigo a lo largo de este difícil pero genial recorrido, agradezco grandemente su amistad y apoyo.

Y por último, pero no menos importante, agradezco a mi familia, a todos y cada uno de ellos: a mis padres, hermana, abuelos, tíos y primos, quienes me dieron un ejemplo de amor y cariño inigualable. Gracias por ser parte de mi vida. Los amo.

Estoy verdaderamente agradecida por cada una de las personas mencionadas, y le pido a Dios que los bendiga grandemente y llene sus corazones con su hermosa presencia siempre.

## RESUMEN

**Palabras Clave:** conectividad, *Acropora palmata*, marcadores moleculares, Golfo de México, mar Caribe.

Conocer el grado de conectividad entre poblaciones marinas nos facilita la creación y mejora de estrategias de manejo y conservación para las especies. *Acropora palmata* (Lamarck, 1816), también conocido como coral cuerno de alce, es de gran importancia pues es uno de los principales constructores de la estructura de los arrecifes en el Caribe. En 1980, *A. palmata* sufrió una gran reducción en su cobertura, por lo que fue enlistada como especie en peligro crítico de extinción en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN. En este trabajo se evaluó la variación genética de un total de 69 muestras de *A. palmata* obtenidas de seis arrecifes del Golfo de México y mar Caribe, en un locus nuclear (intrón PaxC) y uno mitocondrial (región control), para determinar el grado de conectividad de las poblaciones en la región utilizando herramientas moleculares y bioinformáticas. No se encontró variabilidad genética en la región intrón PaxC en los arrecifes del área de estudio. Para la región control mitocondrial la diversidad haplotípica fue relativamente alta y homogénea entre arrecifes ( $h=0.802$ ) y una diversidad nucleotídica baja ( $\pi=0.00132$ ). Los resultados del AMOVA indicaron diferenciación genética entre regiones ( $\Phi_{ST}=0.156$ ,  $P<0.0001$ ) y entre arrecifes ( $\Phi_{ST}=0.163$ ,  $P=0.0001$ ). Las comparaciones pareadas de  $\Phi_{ST}$  mostraron que la población de Anegada de Adentro, ubicada en el Suroeste del Golfo de México, mostró una diferenciación significativa con el resto, con excepción de Enmedio, ubicado en la misma región (después de la corrección de Bonferroni). La filogenia de Máxima Parsimonia produjo dos grupos principales: uno con haplotipos encontrados en el Suroeste del Golfo de México y Banco Campeche, y otro con haplotipos pertenecientes al Banco Campeche y Mar Caribe. El Suroeste del Golfo de México es la región más aislada, mientras que el Banco de Campeche es considerado una zona de transición o de mezcla entre las tres regiones. Estos estudios de conectividad de arrecifes mexicanos permitirán mejorar la ecología de la conservación y el diseño de zonas especiales de protección para garantizar la recuperación y persistencia de las poblaciones coralinas ante perturbaciones ambientales como el cambio climático resultado de las actividades humanas.

## ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
Conectividad.....	1
Conectividad genética.....	2
Arrecifes coralinos.....	3
<i>Acropora palmata</i> .....	4
Características oceanográficas de la región.....	8
ANTECEDENTES.....	11
HIPÓTESIS.....	13
OBJETIVOS.....	15
Objetivo general.....	15
Objetivos particulares.....	15
ÁREA DE ESTUDIO.....	16
Suroeste del Golfo de México.....	16
Enmedio.....	17
Anegada de Adentro.....	18
Banco de Campeche.....	20
Arrecife Alacranes.....	20
Cayo Arcas.....	21
Mar Caribe.....	22
Cozumel.....	23
Banco Chichorro.....	24
JUSTIFICACIÓN.....	26
MATERIALES Y MÉTODOS.....	27
Muestreo.....	27
Extracción de ADN.....	27
Evaluación de la calidad y cantidad de ADN.....	28
Diseño de primers.....	28
Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR).....	29
Secuenciación.....	30
Edición de secuencias.....	30

Análisis estadísticos.....	31
Diversidad genética.....	31
Estructura poblacional.....	32
Análisis filogenético.....	32
RESULTADOS .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
Secuenciación del ADN.....	34
Diversidad genética.....	34
Estructura genética.....	37
Filogeografía.....	41
DISCUSIÓN.....	44
Diversidad genética.....	44
Estructura genética.....	45
Filogeografía.....	47
CONCLUSIONES.....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
REFERENCIAS .....	50
ANEXOS .....	56
Anexo 1. Extracción y calidad del ADN .....	56

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Coral "cuerno de alce" ( <i>Acropora palmata</i> ) (Foto: Jordan T. Wilkerson) .....	5
Figura 2. Rango de distribución aproximada de acroporidos en el mar Caribe (NOAA, 2014).....	6
<b>Figura 3.</b> Circulación superficial del mes de agosto promedio (2006-2010) en el Golfo de México y mar Caribe. Imagen modificada de Sanvicente-Añorve <i>et al.</i> , 2014. ....	10
<b>Figura 4.</b> Circulación superficial del mes de septiembre promedio (2006-2010) en el Golfo de México y mar Caribe. Imagen modificada de Sanvicente-Añorve <i>et al.</i> , 2014.....	10
<b>Figura 5.</b> Área de estudio en el Golfo de México y mar Caribe con puntos de muestreo (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011). ....	16
<b>Figura 6.</b> Arrecifes del suroeste del Golfo de México (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).....	17
<b>Figura 7.</b> Arrecife Tuxpan, Arrecife Enmedio (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).....	18
<b>Figura 8.</b> Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), Arrecife Anegada de Adentro (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011). ....	19
<b>Figura 9.</b> Arrecifes del Banco de Campeche (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).....	20
<b>Figura 10.</b> Arrecife Alacranes (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).....	21
<b>Figura 11.</b> Arrecife Cayo Arcas (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).....	22
<b>Figura 12.</b> Área de estudio en el Caribe mexicano (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).....	23
<b>Figura 13.</b> Arrecife Cozumel (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).....	24
<b>Figura 14.</b> Arrecife Chinchorro. ....	25
<b>Figura 15.</b> Distribución geográfica de la frecuencia haplotípica de <i>A. palmata</i> (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011). ....	36

**Figura 16.** Distancia genética (log) vs distancia geográfica (log) entre arrecifes del coral *A. palmata* obtenidos de la región control mitocondrial. .... 40

**Figura 17.** Árbol filogenético consenso de 13 árboles de máxima parsimonia del gen región control mitocondrial de *Acropora palmata*, enraizado con dos secuencias de *Acropora monticulosa* como grupo externo. Los nodos etiquetados son los que se presentaron en un 50% o más en los arboles obtenidos. Los colores en cada rama indica el arrecife de procedencia. .... 42

**Figura 18.** Arbol filogenetico Bayesiano. Los colores en cada rama indica el arrecife de procedencia. .... 43

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla I.</b> Primes a utilizar para la amplificación de marcadores moleculares. ....	29
<b>Tabla II.</b> Sitios variables de los 10 haplotipos de la región control mitocondrial de <i>Acropora palmata</i> . ....	35
<b>Tabla III.</b> Número de haplotipos (Hap 1-10) de la región control de <i>A. palmata</i> encontrados en cada localidad y frecuencia relativa (%) en todas las muestras. ....	36
<b>Tabla IV.</b> Diversidad genética de cada arrecife. ....	37
<b>Tabla V.</b> Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) para la región control mitocondrial. ....	37
<b>Tabla VI.</b> Comparaciones pareadas de $\phi_{ST}$ (debajo de la diagonal) y valores de P (arriba de la diagonal) entre regiones ....	38
<b>Tabla VII.</b> Comparación pareada de $\phi_{ST}$ y valores de P para $\phi_{ST}$ entre arrecifes dentro de las regiones. ....	39
<b>Tabla VIII.</b> Comparaciones pareadas del flujo genético efectivo M obtenidas para el gen región control mitocondrial de <i>A. palmata</i> , y de la distancia lineal entre arrecifes (Km). ....	39

## INTRODUCCIÓN

### Conectividad

Una población es un grupo de individuos de la misma especie que se distribuyen dentro de una misma área geográfica, se reproducen entre sí, y por lo tanto comparten un mismo acervo genético (Klug *et al.*, 2006). En ocasiones los organismos se pueden desplazar entre poblaciones en diferentes etapas de vida, este desplazamiento es más común mediante larvas planctónicas, las cuales al asentarse, sobrevivir y reproducirse en el sitio al que llegan pueden contribuir al enriquecimiento del pool genético de la población local (Hedgecock *et al.*, 2007). Sin embargo, en el océano existen muchos tipos de barreras que pueden afectar la dispersión de larvas, disminuyendo o evitando el intercambio genético entre poblaciones (Baums *et al.*, 2006b).

La conectividad se entiende como el grado de intercambio de individuos entre poblaciones, ya sea mediante larvas, reclutas, juveniles o adultos (Palumbi, 2003). La conectividad depende de la dispersión de los organismos, que en combinación con factores bióticos y abióticos, determinarán la supervivencia de los mismos. La mayor dispersión ocurre en la etapa larval, particularmente en aquellas especies con adultos sésiles, debido a esto, la conectividad se ve afectada por la duración del periodo larvario (Cowen y Sponaugle, 2009).

El estudio de la conectividad entre poblaciones es de gran importancia pues aumenta nuestro conocimiento sobre la resiliencia de las especies y sirve en la toma de decisiones y la elaboración de estrategias en el manejo de zonas pesqueras y aquellas dedicadas a la conservación (Hedgecock *et al.*, 2007, Goodbody-Gringley *et al.*, 2012). La conectividad, también debe considerarse en el diseño espacial de Áreas Marinas Protegidas permitiendo que sean autosustentables, e inclusive que organismos que viven dentro de la reserva contribuyan a las poblaciones que se encuentran fuera a través de la exportación de larvas y juveniles (Oceana, 2011). Es posible pensar que el número y extensión de las áreas protegidas podría verse reducido si la conectividad entre poblaciones fuese alta, y viceversa (Baums *et al.*, 2005).

Los estudios de conectividad en los cuales se pretende rastrear el movimiento de los individuos puede resultar una tarea complicada (Hedgecock *et al.*, 2007, Cowen y Sponaugle, 2009). Se ha buscado explicar la dispersión de los organismos a partir de muestreos larvales de especies costeras en mar abierto (Cowen y Sponaugle, 2009), así como mediante estudios de corrientes marinas (Roberts, 1997). Otra alternativa son las herramientas moleculares que permiten la integración de información genética y geográfica (Hellberg *et al.*, 2002).

### **Conectividad genética**

Las herramientas moleculares nos dan una idea del transporte de las larvas y propágulos, pues al lograr establecerse de una población a otra, los migrantes dejan un rastro genético de su movimiento (Hellberg *et al.*, 2002). Es posible inferir el flujo de genes y migración de una población a partir de la variación espacial en alelos y frecuencias alélicas (Hedgecock *et al.*, 2007).

Los alelos son formas alternativas de genes que producen una diversidad de características heredables entre individuos (Hedgecock *et al.*, 2007). Las frecuencias alélicas en los genes de una especie pueden variar espacial y temporalmente (Klug *et al.*, 2006). Estos cambios entre poblaciones se producen por el efecto de las fuerzas evolutivas como: a) mutación de genes, b) deriva genética, c) flujo genético producido por la migración entre poblaciones y d) por la selección (Hedgecock *et al.*, 2007 y Klug *et al.*, 2006). La deriva genética aleatoria y la selección producen una divergencia de poblaciones, mientras que la migración entre poblaciones permiten que estas se homogenicen y depende de la conectividad. Las poblaciones pueden alcanzar un equilibrio genético entre fuerzas evolutivas después de un largo lapso durante el cual no ocurrirán cambios en frecuencias alélicas o génicas (Hedgecock *et al.*, 2007).

Existen métodos directos e indirectos para medir el flujo genético entre poblaciones. Los métodos directos intentan asignar individuos a sus poblaciones de origen o a padres específicos, apoyándose en el uso de marcadores moleculares. Sin embargo sólo es posible

estimar la conectividad en pocas generaciones, resultando poco probable observar efectos por eventos y fenómenos naturales (Hedgecock *et al.*, 2007).

Los métodos indirectos se basan en estimar el flujo genético a partir de las diferencias genéticas entre las poblaciones, asumiendo que estas han alcanzado un equilibrio. Con estas técnicas se logra estimar la conectividad a través de escalas de tiempo evolutivas, sin embargo no pueden estimar la conectividad en lapsos recientes (Hedgecock *et al.*, 2007).

### **Arrecifes coralinos**

Los arrecifes coralinos son ecosistemas marinos que se caracterizan por una marcada estabilidad en sus elementos bióticos y abióticos (Chávez y Hidalgo, 1988). El agua en estos ecosistemas posee temperaturas promedio  $>20$  °C, alta transparencia, pocos sedimentos, altas concentraciones de oxígeno y bajas concentraciones de nutrientes. Los arrecifes de coral hermatípicos (aquellos que poseen la simbiosis con el dinoflagelado *Symbiodinium*) son someros llegando hasta los 70 m de profundidad, esto debido a la disponibilidad de luz requerida por las zooxantelas endosimbióticas asociadas a los corales (Chavéz e Hidalgo, 1988).

Otra de las características de estos ecosistemas es su gran diversidad de especies, lo que se ha asociado a la estabilidad del ambiente. Esto aumenta la competencia interespecífica, produciendo un incremento en el aprovechamiento de los nichos (Chavéz e Hidalgo, 1988).

Los arrecifes de coral son de gran importancia biológica, pues se reconocen como los ecosistemas marinos con mayor biodiversidad en el planeta a pesar de representar sólo el 0.18% de la superficie de los océanos del mundo (CONANP-SEMARNAT, 2006, Schwarz *et al.*, 2008). Además son un recurso que otorga grandes beneficios a las poblaciones costeras pues son importantes fuentes de recursos alimenticios y medicinales, actúan como una estructura de protección contra eventos como huracanes, y minimizan la erosión. Sumado a esto son recursos con un alto valor cultural, recreacional y turístico (Tunnel, 2010). Sin embargo, son ecosistemas frágiles y sumamente vulnerables a las

alteraciones (Chávez y Hidalgo, 1987). Los arrecifes han sufrido una alta explotación, y han sido deteriorados debido a causas naturales y antropogénicas, como el cambio global y el incremento en el desarrollo costero, el blanqueamiento de coral, aumento de enfermedades, tormentas, así como sobrepesca, y daño directo por embarcaciones (CONANP, 2006, Shearer *et al.*, 2009).

### ***Acropora palmata***

Los corales pétreos del género *Acropora* spp., pertenecientes al orden Scleractinia, exhiben la mayor riqueza de especies, con un total de 113, la mayoría de las cuales se distribuyen en los océanos Índico y Pacífico (Wallace, 1999 en Van Oppen *et al.*, 2000). En el Mar Caribe encontramos solamente tres especies pertenecientes a este género: *A. cervicornis* (Lamarck, 1816), *A. palmata* (Lamarck, 1816) y *A. prolifera* (Lamarck, 1816) (Wallace, 1999 en Van Oppen *et al.*, 2000), y se ha encontrado evidencia de que *A. prolifera* es en realidad un híbrido de las especies *A. cervicornis* y *A. palmata* (Van Oppen *et al.*, 2000, Acropora Biological Review Team, 2005).

*Acropora palmata*, también conocido como coral cuerno de alce, debido a su parecido con las astas de un alce (Fig. 1), juega un papel ecológico importante ya que es un coral formador de arrecifes (Jaap, 2002). Se caracteriza por ser la especie más grande del género *Acropora*, alcanzando tamaños de hasta 4 m de diámetro y su base alcanza diámetros de hasta 40 cm (Jaap, 2002). Posee formas ramificadas y sus ramas suelen ser planas; y en menor medida, redondas. El grosor de las ramas de los individuos en aguas profundas tiende a ser menor al de aquellas en aguas someras, esto está asociado a la dinámica del oleaje de la zona. Presenta colores que van entre café a dorado y amarillo (Jaap, 2002).



**Figura 1.** Coral "cuerno de alce" (*Acropora palmata*) (Foto: Jordan T. Wilkerson)

La especie posee altas tasas de crecimiento y regeneración, superiores a otros corales en el Caribe (Bak, 1983). Se encuentra a profundidades entre 1-17 m, pero su hábitat óptimo está entre los 1 y 5 m, aunque se ha encontrado a profundidades de hasta 30 m en Florida y hasta 50 m en bahía Discovery en Jamaica (Jaap, 2002). Habita la zona de rompiente en los arrecifes, donde existe una alta turbulencia, por lo cual, sumado a su grueso tronco, sus ramas se encuentran alineadas en dirección a la corriente (Shumacher y Plewka, 1981 en García-U. *et al.*, 1996). Se le puede encontrar formando grandes barreras arrecifales en Belice, las Islas del Maíz en Nicaragua y Roatán en Honduras (Jaap, 2002).

*Acropora palmata* posee una amplia distribución en el Mar Caribe, se extiende desde el Sur de Florida y el norte de las Bahamas, hasta poblaciones más sureñas cercanas a Trinidad y Tobago. En su límite oeste se observa en las costas veracruzanas, en México, y hasta Barbados en el Este (Bruckner, 2002).



**Figura 2.** Rango de distribución aproximada de acroporidos en el mar Caribe (modificado de NOAA, 2014).

*Acropora palmata* es una especie hermafrodita, de reproducción sexual y asexual. La reproducción sexual con fecundación externa, ocurre una vez al año durante los meses de agosto y septiembre, 2-4 noches después de la luna llena, en un desove por difusión masivo y sincronizado, donde los gametos son liberados en la columna de agua y poseen una flotabilidad positiva. Las larvas pueden asentarse entre 5-20 días después de la fecundación. Mientras que la reproducción asexual se da a través de la fragmentación, que consiste en la ruptura de una parte de la colonia la cual se adhiere nuevamente al sustrato para formar un clon (Jaap, 2002, Bruckner, 2002, Baums, 2005 y Baums et al., 2006).

Debido a su estructura compleja, se ha observado que *A. palmata*, sirve como hábitat para numerosas especies de peces arrecifales, tales como damiselas (Pomacentridae), burros (Haemulidae) y pargos (Lutjanidae), por lo que cardúmenes utilizan al coral como refugio diurno (Lirman, 1999). Otras especies como: tortugas marinas, langostas, cangrejos, erizos de mar y diversos gasterópodos, también se benefician

de los acropóridos, ya que los utilizan para alimentarse, refugiarse y como hábitat de reclutamiento (Bruckner, 2002).

En los últimos 20-30 años, *A. palmata* se ha visto amenazada por diversos factores, mostrando una disminución en su abundancia y rangos de distribución, las amenazas de esta especie pueden ser de tipo: naturales y antropogénicas, entre las que se encuentran enfermedades (banda blanca, mancha blanca), tormentas y huracanes, cambios extremos en la temperatura, blanqueamiento, depredación (por: caracoles (*Coralliophila abbreviata*), poliquetos (*Hermodice carunculata*), damiselas, pez perico (*Sparisoma viride*), y erizos de mar), competencia, sedimentación, y degradación de su hábitat (Hernández-Zárate *et al.*, 2011, Bruckner, 2002). Se ha observado una pérdida de un 50 a 100% de su cobertura, encontrándose en la lista de especies amenazadas: sujetas a protección especial por parte de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales en México (NOM-059-ECOL-2001) desde 1994 (Hernández-Zárate *et al.*, 2011), además de estar enlistada como especie en peligro crítico de extinción en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) (Aaronson *et al.*, 2008).

Al encontrarse en la zona somera del arrecife, este coral se encuentra expuesto a la acción del oleaje, siendo más susceptible durante las tormentas y resultando en la muerte de los tejidos, así como en la fragmentación y desprendimiento de las colonias. Sin embargo, procesos de tormenta, pueden favorecer la expansión de las poblaciones a través de la reproducción asexual de los organismos, ya que se han reportado bajos niveles de reproducción sexual exitosa (Bruckner, 2002).

Entre los años de 1970 e inicios de 1980, en el Caribe, se observaba una alta abundancia del coral *A. palmata*. En 1977, en las Islas Vírgenes, se tuvo el primer reporte asociado a un fuerte disturbio de la especie por la enfermedad de la banda blanca (Bruckner, 2002). Aronson y Pretch (2001) sugieren que la enfermedad de la banda blanca, un síndrome bacteriano específico de *Acropora* spp., es más relevante en el declive de la población de *Acropora* spp. que eventos como los huracanes, y sugieren que la alta mortalidad de estas especies es un evento que sólo se ha observado en el Holoceno tardío, por lo que pudiera ser un reflejo de la actividad antropogénica.

## Características oceanográficas de la región

El Golfo de México es una cuenca semicerrada, conectada al Océano Atlántico por el Estrecho de Florida y al Mar Caribe por el Canal de Yucatán. La plataforma continental posee la característica de ser relativamente amplia en las penínsulas de Florida y Yucatán, y angosta en el suroeste de México (Fig. 2) (Martínez-López y Parés-Sierra, 1998).

El Golfo de México se ve influenciado por la corriente Yucatán que penetra a través de Canal de Yucatán, una parte de este flujo pasa a formar parte de la corriente de Lazo, mientras que la otra se desvía al oeste, hacia la Bahía de Campeche, y existe un flujo de salida por el Estrecho de Florida (Figs. 3 y 4) (Monreal-Gómez & Salas-de León, 1990).

En las plataformas continentales de Veracruz y el Banco de Campeche, la circulación superficial se ve influenciada por los frentes fríos de noroeste durante la temporada otoño-invierno, y por los vientos del sur y sureste en verano (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006).

En el 2003, Zavala-Hidalgo y colaboradores encontraron que en la plataforma de Tamaulipas y Veracruz, durante los meses de septiembre a marzo ocurre un transporte costero hacia el sur entre los 25-50 m de profundidad, mientras que de mayo a agosto la circulación ocurre hacia el norte, con velocidades promedio al mes de 0.7 m/s. En tanto, en el Banco de Campeche la circulación es hacia el norte todo el año. Por esto, durante la época de otoño-invierno, en la Bahía de Campeche se forma una zona de confluencia por ambas corrientes que viajan en sentidos opuestos, generando un transporte hacia afuera de la costa (Figs. 3-4). Este transporte se percibe en la región más sureña de la Bahía de Campeche y asociado a esto también se tienen aguas con altas concentraciones de clorofila *a*.

La circulación predominante de la Bahía de Campeche es ciclónica, asociada a las variaciones de la corriente de Yucatán (Figs. 3-4) (Monreal-Gómez & Salas-de León, 1990). A través de un modelo numérico de gravedad reducida, Monreal-Gómez y Salas-de León (1990) encontraron que en febrero se observa un giro que se extiende en toda la bahía, su centro se desplaza hacia el oeste durante marzo, y para el mes de mayo

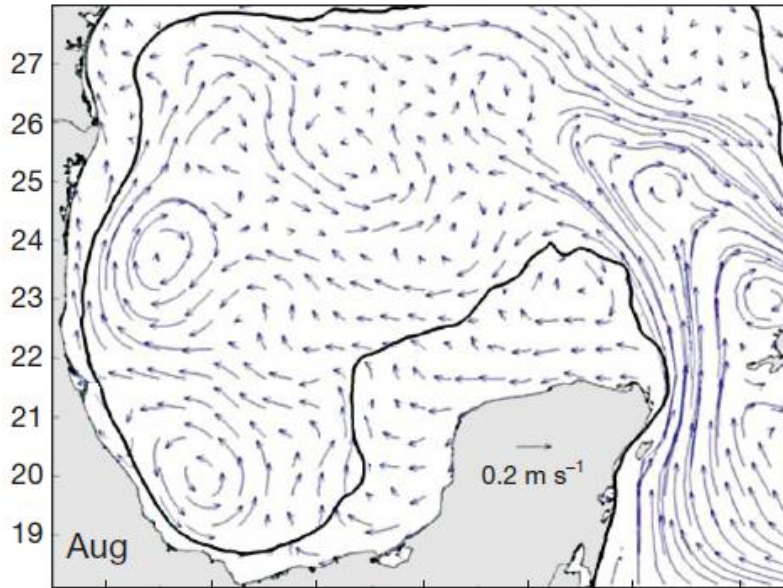
desaparece, y la circulación cambia de dirección hacia el oeste. En julio comienza a formarse un pequeño giro en la costa de Yucatán y para agosto y septiembre se forma un giro ciclónico que abarca toda la bahía, fechas en las que se efectúa el mayor transporte, el cual durante septiembre-diciembre comienza a desplazar su centro hacia el oeste y cambia nuevamente la dirección de la corriente hacia el este.

El principal forzamiento de la circulación es debido al viento, cuyo patrón es similar al de las corrientes marinas en la región. Los vientos a lo largo de la costa en la plataforma de Veracruz, durante primavera-verano, producen un transporte de agua hacia fuera de la costa, favoreciendo la formación de surgencias. En otoño-invierno ocurre lo contrario, favoreciendo un hundimiento (Zavala-Hidalgo, 2003).

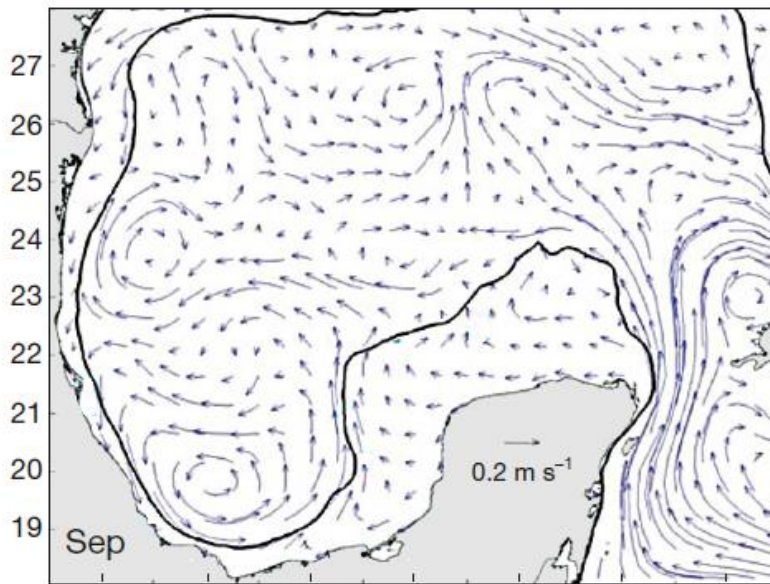
De abril a agosto los vientos del sureste favorecen las surgencias en Veracruz. Sin embargo existe una mayor concentración de clorofila *a* en los meses de invierno, asociado al material biológico viejo que viene de corriente arriba. Al este del Banco de Campeche, de mayo a septiembre, se tienen surgencias asociadas al efecto del viento que provocan un aumento en las concentraciones de clorofila *a* (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006).

La estructura de la columna de agua en Veracruz presenta una marcada estacionalidad, en donde en otoño-invierno se tiene una fuerte estratificación asociada a la descarga de agua dulce (Zavala-Hidalgo, 2003).

En la temporada de otoño-invierno la plataforma del norte de Veracruz se ve afectada por las descargas de los ríos Mississippi-Atchafalaya, y con un aporte relativamente menor, en verano se tienen descargas de los ríos Grijalva-Usumacinta, Coatzacoalcos, Papaloapan y Pánuco, los cuales también afectan la parte más sureña de la Bahía de Campeche (Zavala-Hidalgo, 2003).



**Figura 3.** Circulación superficial promedio (2006-2010) del mes de agosto en el Golfo de México y mar Caribe. Imagen modificada de Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014.



**Figura 4.** Circulación superficial promedio (2006-2010) del mes de septiembre en el Golfo de México y mar Caribe. Imagen modificada de Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014

## ANTECEDENTES

Chávez-Hidalgo (2009), evaluó la conectividad entre ecosistemas arrecifales del Golfo de México y Mar Caribe mexicano desde una perspectiva ecológica, a partir de información obtenida de tesis, artículos y bases de datos, determinando la similitud entre comunidades de corales y peces, a partir de los niveles de: riqueza específica, abundancia, dominancia y diversidad ecológica. En general, encontró que al aumentar la distancia entre los ecosistemas la similitud biológica disminuye significativamente. También, los arrecifes se separaron en dos grupos, el primero conformado por los arrecifes de la Plataforma yucateca y los del Golfo de México, y el segundo por los arrecifes del Caribe, no obstante, los arrecifes del SAV tuvieron una mayor similitud a los del Caribe, asociado a que es una zona afectada en menor manera por los huracanes. Con esta información se planteó un modelo que describe la conectividad en la zona indicando que el transporte inicia en Banco Chichorro, viaja hacia el norte entrando por el Canal de Yucatán hasta la Plataforma yucateca, divergiendo hacia el sur de la plataforma y hacia los arrecifes noroccidentales del Golfo de México, por último viaja hacia el sur, a los arrecifes del Sistema Arrecifal Veracruzano.

Previamente se habían realizado trabajos en los que se analizaba la estructura genética de poblaciones en el Golfo de México y Mar Caribe. Villegas-Sanchez et al. (2012) se evaluó la conectividad de *Stegastes Partitus* (pez damisela) entre subpoblaciones del Sistema Arrecifal Veracruzano y mar Caribe mexicano, utilizando siete microsatelites. Se observó una diferenciación genética entre ambas regiones, sin embargo, los arrecifes Puerto Morelos y Anegada de Adentro mostraron, aunque significativos, los menores valores de diferenciación genética, indicando una sutil conectividad entre ambas regiones. El bajo intercambio genético se le atribuye a la gran distancia entre arrecifes, auto-reclutamiento, patrones de corrientes y posiblemente a cambios climáticos bruscos.

McMahan et al. (2013), realizaron un análisis filogeográfico del pez *Agonostomus monticola*, utilizando un marcador mitocondrial (citocromo *b*) y otro nuclear (primer intrón del gen nuclear ribosomal S7). El muestreo se llevo a cabo en América del Norte y Central, incluyendo las Indias Occidentales. Encontraron cuatro linajes divergentes asociados a las

cuencas oceánicas donde se obtuvieron las muestras: Golfo de México, Mar Caribe, y dos regiones del Océano Pacífico.

Van Oppen *et al.* (2000), a partir de secuencias de ADN nuclear (intrón PaxC), dos espaciadores transcritos del DNA nuclear ribosomal (nrDNA ITS1 e ITS2) y la región codificante 5.8S, encontraron que *A. prolifera* puede ser resultado de la hibridación *A. palmata* y *A. cerviconis*. También reportaron que para el gen PaxC las especies presentaron bajos niveles de variación, siendo *A. palmata* la que mostró una menor diversidad alelica.

Vollmer y Palumbi (2007), compararon la estructura genética de un total de 22 poblaciones (N=160) de *A. cerviconis* en el Caribe, utilizando una secuencias de un gen mitocondrial (región control mitocondrial) y tres genes nucleares, entre ellos el intrón PaxC. Estos autores, encontraron un total de 15 alelos en la región control mitocondrial, mientras que para PaxC sólo se presentaron cuatro alelos. Tanto los marcadores mitocondriales como nucleares mostraron una marcada estructura genética entre poblaciones del Caribe. Indicando una dispersión larvaria limitada en distancias superiores a los 500 km, y en ocasiones distancias menores.

En estudios donde se ha evaluado la diversidad genética en corales escleractinios, se han observado restricciones de flujo génico, propiciando la subdivisión de poblaciones. Los rangos a los que se han observado estas diferencias entre poblaciones van desde los 25 a los 7000 km (Baums, 2008).

Baums *et al.* (2005), a partir del uso de cinco microsatélites específicos para coral, estimaron la conectividad entre poblaciones de *A. palmata* de 44 arrecifes en el Caribe. Encontraron que existe muy poco intercambio genético entre poblaciones de *A. palmata* del Caribe Oriental y Occidental, siendo Puerto Rico un sitio de mezcla entre las poblaciones. En el 2006, a partir de un modelo biofísico de gran escala, Baums *et al.* (2006), sugieren la existencia de dos grandes poblaciones de *A. palmata*, una en la costa Este de Republica Dominicana y la otra en el Caribe occidental, en las cuales existe un reclutamiento local de larvas, y que el Paso de Mona, ubicado entre Puerto Rico y República Dominicana, funciona como un filtro para la dispersión de las larvas.

Estos mismos autores, utilizando muestras de *A. palmata* en 26 arrecifes del Atlántico tropical occidental, sugirieron que el reclutamiento asexual de esta especie es negativamente proporcional al área de la plataforma, y no se ve influenciado, significativamente, por disturbios a gran escala o por la abundancia de grandes colonias. También encontraron que la reproducción asexual es más común en hábitats marginales que centrales (Baums *et al.*, 2006a).

Shearer *et al.* (2009), realizaron estimaciones de la diversidad genética de especies en escleractinias, para ello buscaron describir la riqueza alélica a partir de literatura en la que se hiciera uso de microsatélites para describir la estructura genética de corales escleractinios [*Acropora palmata*, *Montastraea cavernosa*, *Orbicella faveolata* (antes *Montastraea faveolata*) y *Pocillopora damicornis*]. *Acropora palmata*, fue la especie que mostró los mayores niveles de diversidad alélica por población (14.4 alelos/locus).

Domínguez-Maldonado (2012), buscó determinar la conectividad de *A. palmata*, para lo cual evaluó la estructura genética del coral en un arrecife de cada una de las tres regiones del Atlántico mexicano: Mahahual (mar Caribe), isla Pérez en el arrecife Alacranes (Banco Campeche) e isla de Enmedio del Sistema Arrecifal Veracruzano (suroeste del Golfo de México), utilizando cinco microsatelites, además de evaluar la variación morfométrica de los esqueletos del coral. Encontró una diferenciación genética significativa entre los tres arrecifes y sugiere que la conectividad se restringe entre poblaciones a más de 600 km. De igual manera el análisis morfométrico mostró que cada población poseía características fenotípicas distintas. Cabe mencionar que los resultados no mostraron aislamiento por distancia geográfica, lo que podría sugerir un auto-reclutamiento en las poblaciones.

## **HIPÓTESIS**

La corriente en el suroeste del Golfo de México fluye hacia el norte durante el mes de agosto y en septiembre cambia hacia el sur, esta podría beneficiar el transporte larvario entre Enmedio y Anegada de Adentro y por lo tanto aumentar la conectividad. Sin embargo, las descargas por ríos en esta región podrían disminuir la diversidad genética de la región.

Asociado a la corriente de Yucatán que viene desde el Mar Caribe que viaja por la costa hacia el norte, y la circulación en el Banco de Campeche que fluye hacia el noreste, produciendo una zona de confluencia de ambas corrientes durante otoño-invierno; se espera que Banco de Campeche sea una zona de mezcla entre los arrecifes de la región de mar Caribe y suroeste del Golfo de México. Además, que el giro en la Bahía de Campeche ayude al transporte larvario desde Banco de Campeche al Suroeste del Golfo de México.

Además se espera que los arrecifes más cercanos presenten un mayor flujo genético entre ellos. Esperando que la región del suroeste del Golfo de México presente una mayor estructura genética contra los arrecifes del mar Caribe.

## **OBJETIVOS**

### Objetivo general

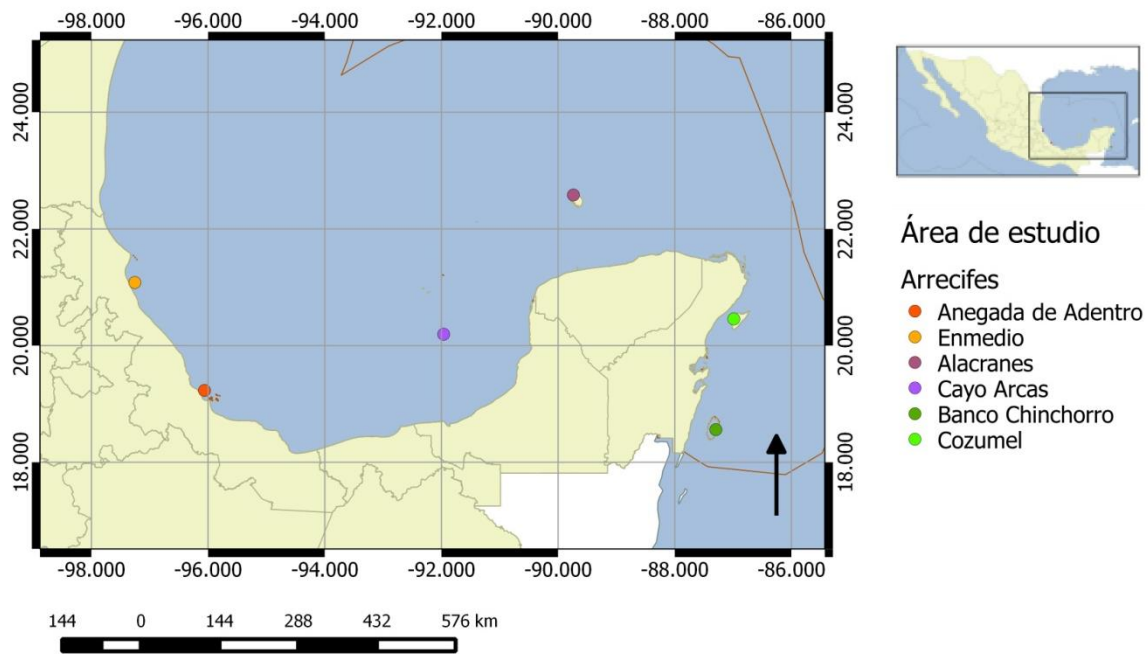
Determinar la estructura genética y conectividad entre poblaciones del coral *Acropora palmata* en seis arrecifes localizados en el Golfo de México y Caribe Mexicano.

### Objetivos particulares

- Estimar y comparar niveles de diversidad y estructura genética entre poblaciones del coral *A. palmata* a partir de dos marcadores moleculares.
- Determinar el grado de conectividad entre arrecifes de tres regiones del Golfo de México y Caribe Mexicano.

## ÁREA DE ESTUDIO

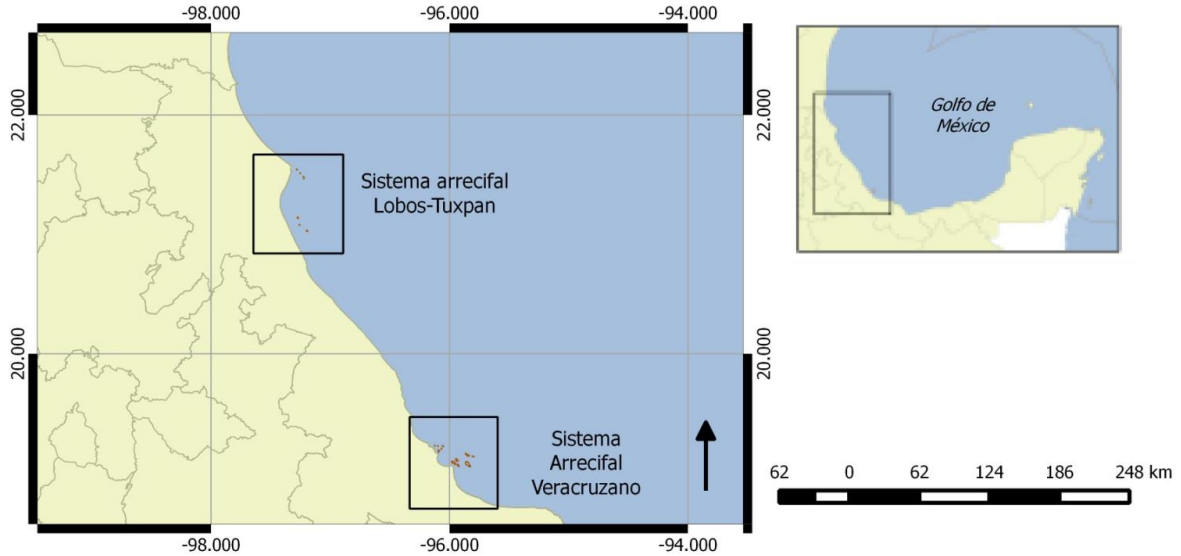
El área de estudio abarca tres regiones del Golfo de México y Mar Caribe que son: el suroeste del Golfo de México, el Banco de Campeche y el Mar Caribe mexicano. Cada región consta de dos arrecifes en los cuales se realizó el muestreo (Fig. 5).



**Figura 5.** Área de estudio en el Golfo de México y Mar Caribe donde se indican los sitios de muestreo (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).

### Suroeste del Golfo de México

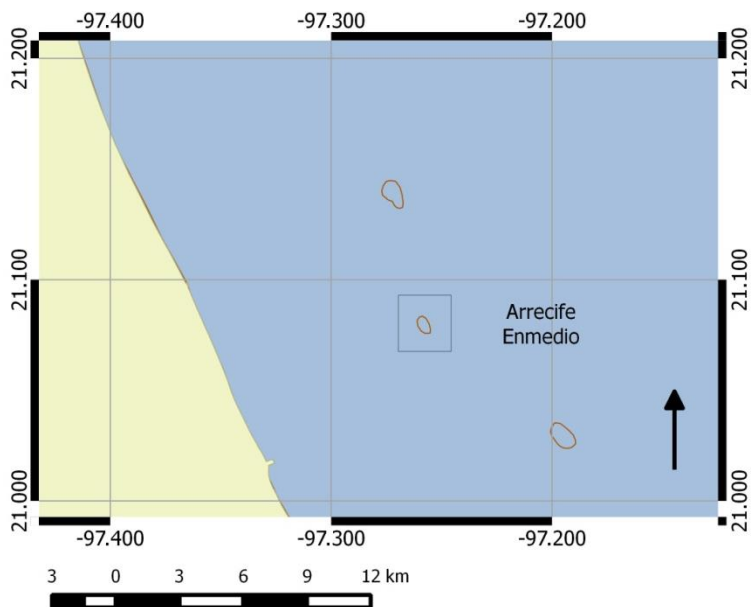
En el Suroeste del Golfo (Fig. 6) de México encontramos al estado de Veracruz con una plataforma continental de 30 km de extensión y de origen terrígeno, esta región se ve influenciada por descargas de los ríos y actividad antropogénica. En esta región los corales se presentan en forma de parches (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006, y Sanvicente-Añorve, 2014).



**Figura 6.** Arrecifes del suroeste del Golfo de México (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).

### **Enmedio**

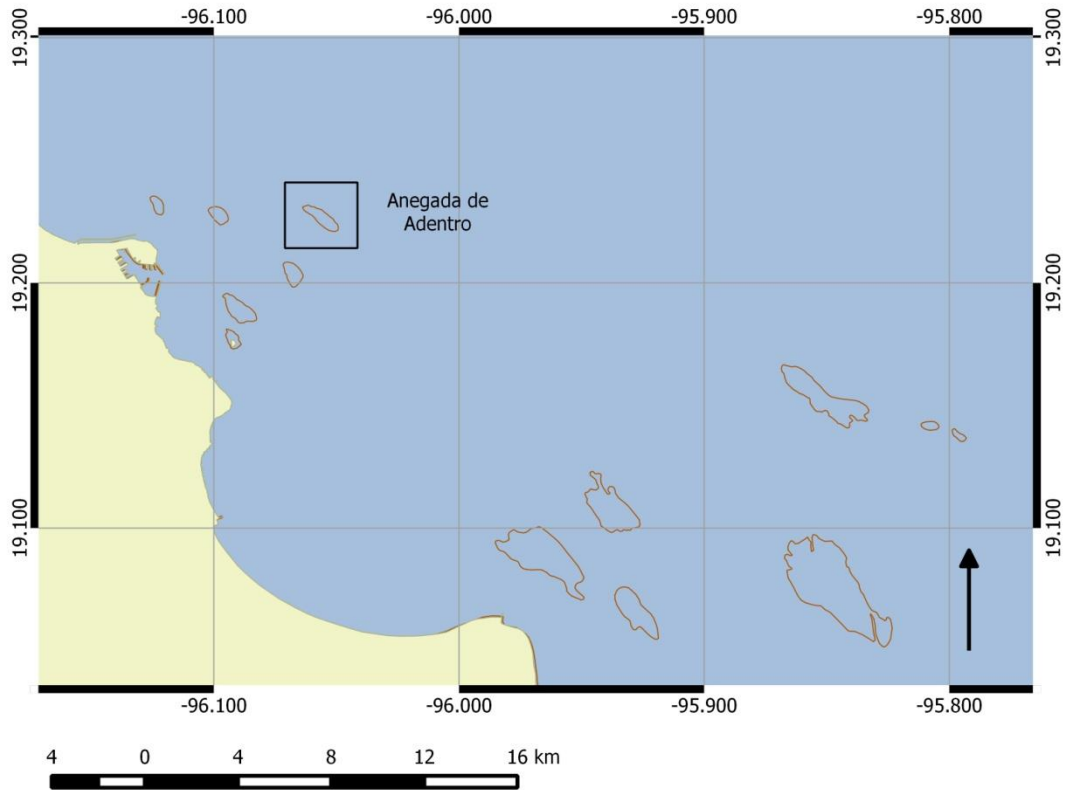
El arrecife Tuxpan forma parte del sistema arrecifal Lobos-Tuxpan, el cual se ubica frente a las costas de los Municipios de Tamiahua y Tuxpan, en el estado de Veracruz, y desde el 5 de junio de 2009 fue declarado en el Diario Oficial de la Federación dentro de la categoría de Área de Protección de Flora y Fauna (Fig. 7). Se compone por dos polígonos, Lobos y Tuxpan, que incluyen tres formaciones arrecifales cada uno. En el polígono de Tuxpan se encuentran los arrecifes de Tuxpan, Enmedio y Tanhuijo, con un área total de 17, 984 ha (CONANP, 2011).



**Figura 7.** Arrecife Tuxpan, Arrecife Enmedio (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).

### **Anegada de Adentro**

Anegada de Adentro forma parte del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), localizado frente a la costa de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado, el cual está constituido por un total de 17 arrecifes, 11 frente a Antón Lizardo, y el resto de ellos, incluyendo a Anegada de Adentro, frente al Puerto de Veracruz (Fig. 8), estos últimos se encuentran dentro de la isobata de los 37 m. El conjunto de arrecifes poseen un área de 52,238 ha. Fue en el año de 1992 que el SAV se decretó como parque marino nacional (INECC *et al.*, 2016).



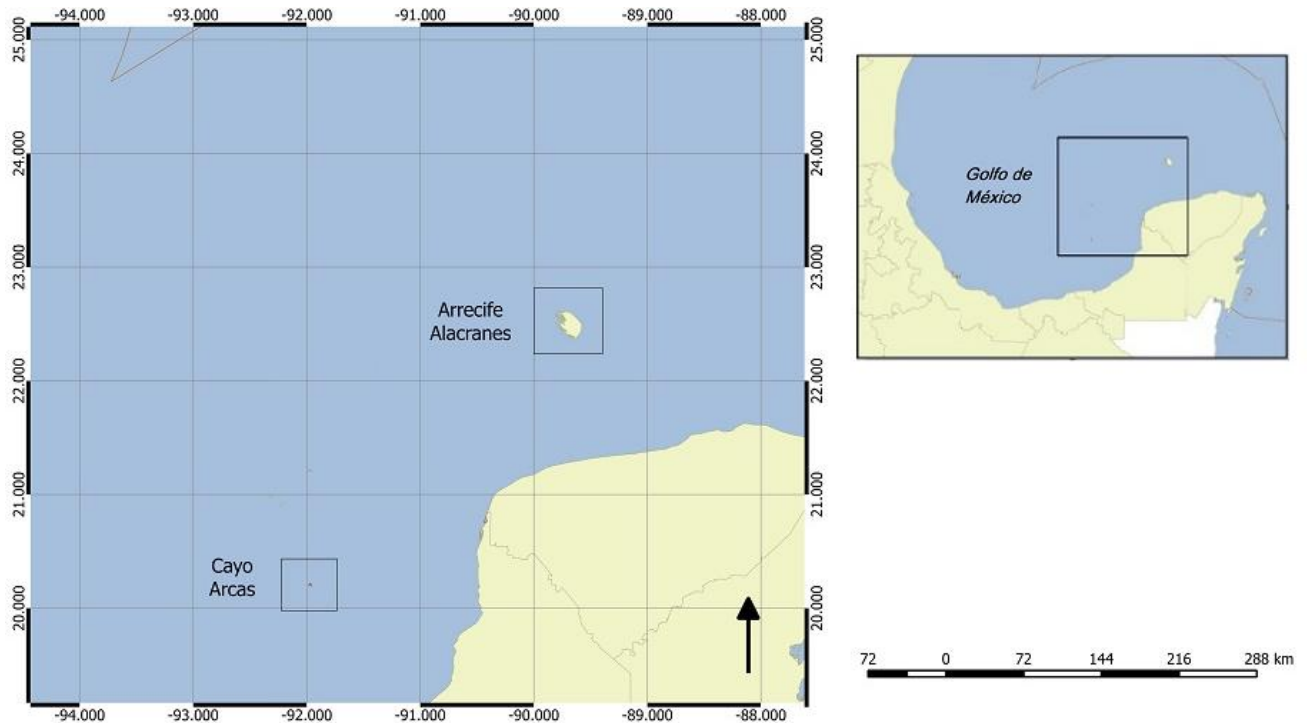
**Figura 8.** Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), Arrecife Anegada de Adentro (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).

Entre las amenazas naturales, los arrecifes del SAV se ven afectados por los frentes fríos durante la temporada de invierno ("nortes"), pues estos hacen descender la temperatura del agua. Los huracanes no son la principal amenaza, pues en los últimos 30 años sólo se han presentado dos, afectando de manera leve a los arrecifes. En esta zona, existen ríos importantes como el Jamapa y el Papaloapan, pero no parecen alterar la salinidad, sin embargo, estos representan un gran aporte de sedimentos a la zona (INECC, 2016).

Las actividades humanas, también representan una amenaza para el SAV, entre ellas escurrimiento de sedimentos por actividades ganaderas, turismo, extracción de recursos para la elaboración de artesanías y construcción, contaminación y tráfico de embarcaciones asociados al puerto de Veracruz, y la explotación de recursos pesqueros (INECC, 2016).

## Banco de Campeche

El Banco de Campeche (Fig. 9) es la plataforma continental de Yucatán, y se caracteriza por ser relativamente extensa con 200 km de ancho y estar formada de carbonatos (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006).

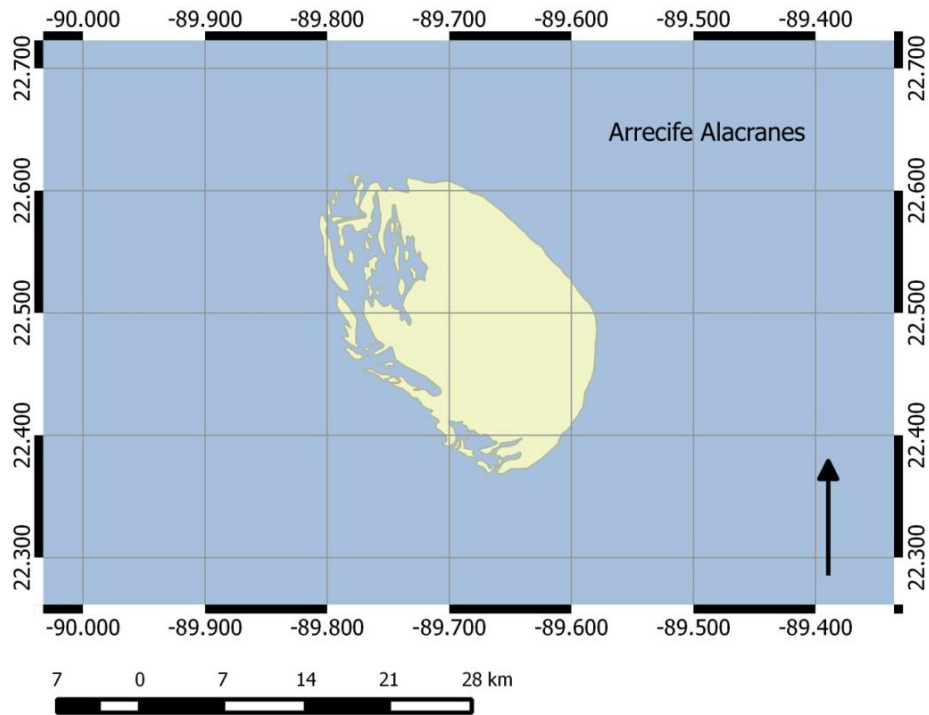


**Figura 9.** Arrecifes del Banco de Campeche (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).

### Arrecife Alacranes

Se encuentra dentro del área natural protegida (ANP), Parque Nacional Arrecife Alacranes. El Arrecife Alacranes se ubica 140 km al norte de la Península de Yucatán, frente a Puerto Progreso (Fig. 10). La meseta arrecifal posee un área de 299.755 km<sup>2</sup>. Se encuentra a una profundidad inicial de 40 m y se extiende a profundidades mayores. Su estructura está construida principalmente por colonias de corales escleractinios y algas calcáreas, siendo considerada la estructura coralina más grande del Golfo de México. Dentro del arrecife existen cinco islas arenosas que ocupan 59.16 ha en total. Este arrecife

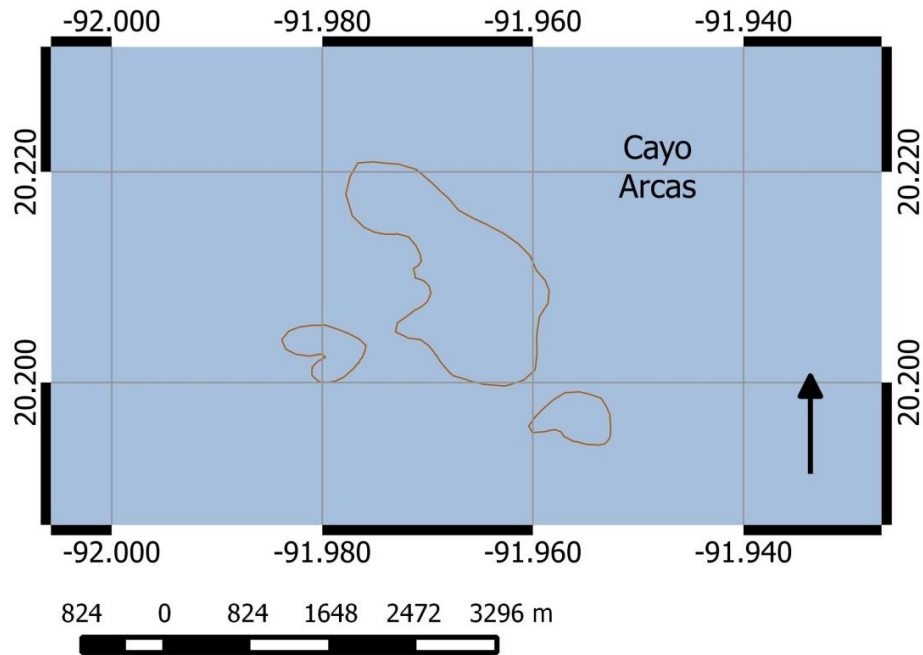
ha sufrido de sobreexplotación, falta de permisos y autorizaciones en las actividades que se llevan a cabo en la zona, pesca ilegal, aprovechamiento de recursos en veda, saqueo de fósiles, turismo descuidado, embarcaciones y poca vigilancia del parque (CONANP, 2006).



**Figura 10.** Arrecife Alacranes (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).

### Cayo Arcas

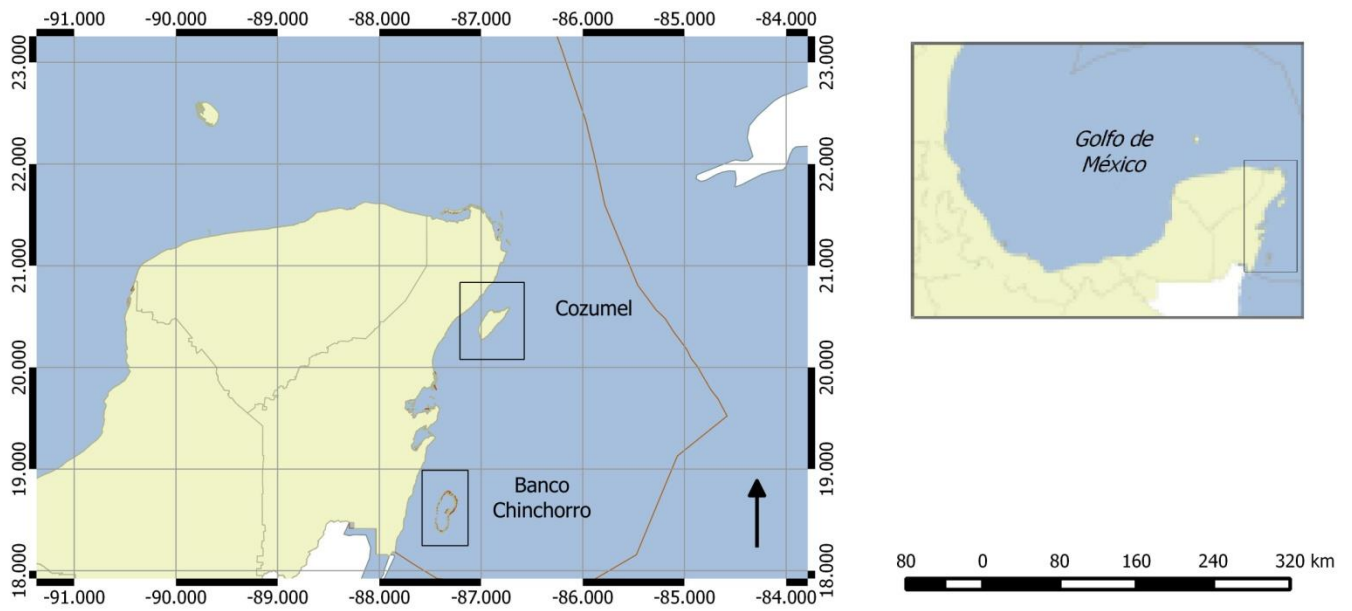
Cayo Arcas es un arrecife coralino ubicado 180 km al norte de Ciudad del Carmen, Campeche, convirtiéndose en el arrecife más sureño del banco de Campeche (Fig. 11). Se compone de tres cayos arenosos someros con plataforma coralina. Su extensión es de, aproximadamente 6.5 km<sup>2</sup>. Es un sitio de gran importancia pues en él se llevan a cabo actividades de abastecimiento y transporte de productos petrolíferos por parte de PEMEX (Aguirre-Gómez y Morales-Manilla, 2005).



**Figura 11.** Arrecife Cayo Arcas (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).

### Mar Caribe

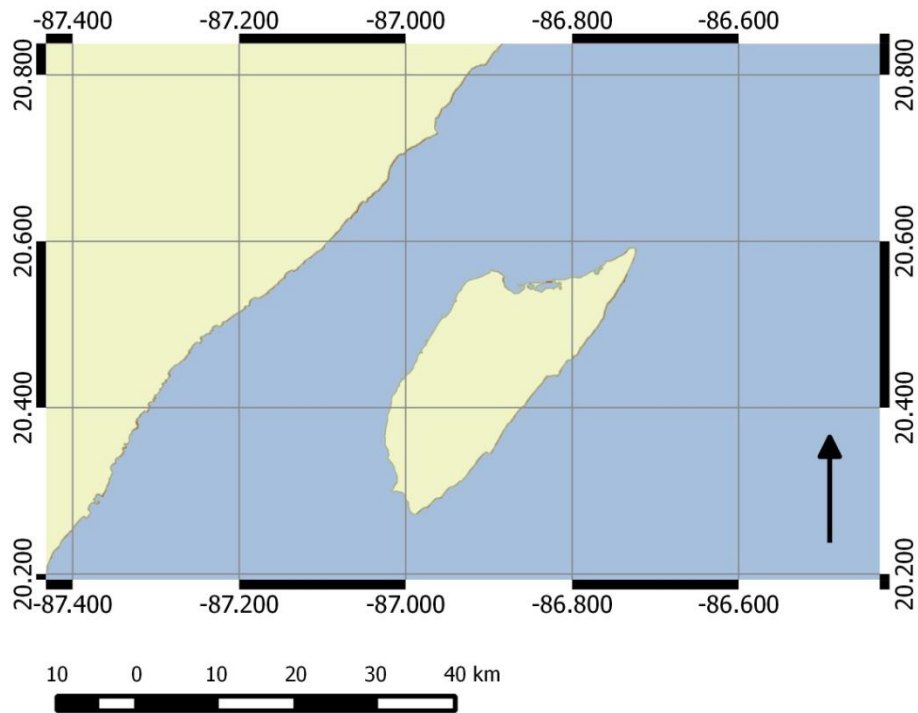
La plataforma continental en las costas del Mar Caribe se extiende entre 1-2 km (Fig. 12). Adyacente a la costa actúa la corriente de Yucatán y es el principal forzamiento físico de esta región (Merino, 1997).



**Figura 12.** Área de estudio en el Caribe mexicano (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).

## Cozumel

El arrecife de Cozumel fue declarado el 11 de junio de 1980 en la categoría Zona de Refugio para la Protección de la Flora y Fauna Marinas, y en el 19 de julio de 1996 en el Diario Oficial de la Federación como Parque Marino Nacional (Fig. 13). El parque posee una extensión de 11,987 ha. Se ubica frente a la costa occidental de la isla de Cozumel, Quintana Roo, en el Mar Caribe (INECC, 1998).

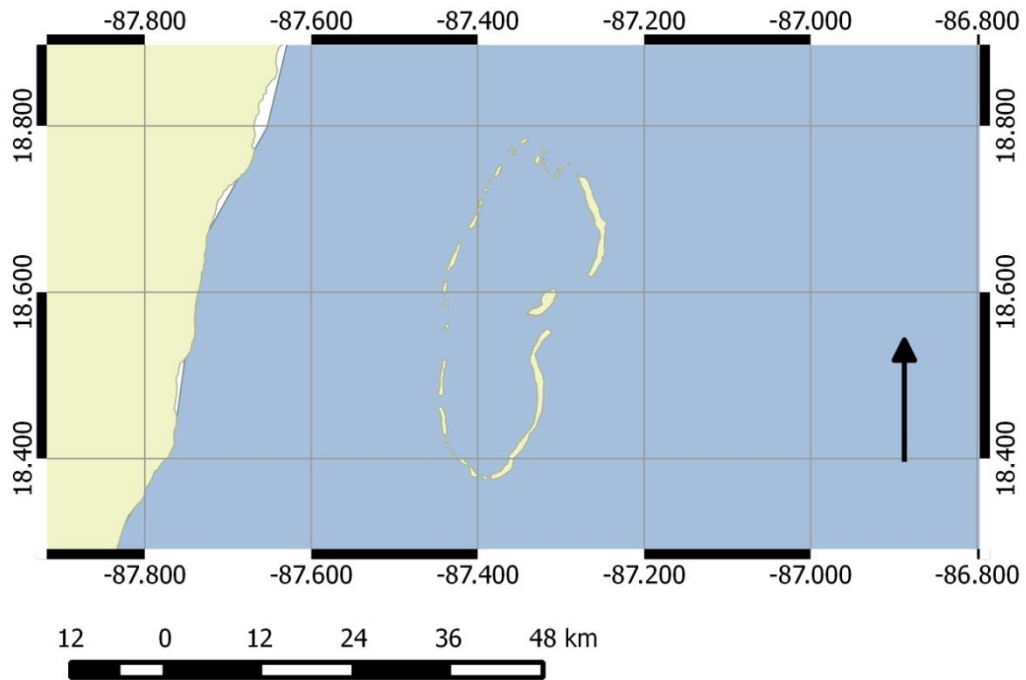


**Figura 13.** Arrecife Cozumel (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).

Dentro de la comunidad coralina habitan miles de organismos, entre ellos se tienen especies amenazadas, en peligro de extinción o sujetas a protección especial (INECC, 1998)

### **Banco Chichorro**

Banco Chichorro y sus aguas adyacentes, está establecido como Reserva de la Biosfera (Fig. 14). Se encuentra al este de las costas del Municipio Othón Pompeyo Blanco, Quintana Roo, separado de este por un canal de 1,000 m de profundidad, formando parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Su extensión es de 144,360 ha, siendo el arrecife de mayor tamaño en México. Los cayos existentes dentro de la Reserva abarcan el 0.40% de la superficie total (INECC, 2000).



**Figura 14.** Arrecife Chinchorro (fuente de información: Natural Earth, 2015, y CONABIO, 2011).

## JUSTIFICACIÓN

Parte de la importancia del coral cuerno de alce consiste en que es un coral formador de arrecifes, y su esqueleto calcáreo le sirve de nicho a diversas especies, ya sea como hábitat, refugio, zonas de alimentación y reproducción (Jaap, 2002). Sin embargo, en los últimos años su abundancia y distribución se ha visto reducida, poniendo en riesgo la estabilidad de los arrecifes ( Bruckner, 2002, Hernández-Zárate *et al.*, 2011).

Los arrecifes brindan diversos servicios y recursos a las comunidades costeras, como protección costera, minimizan la erosión, poseen valor cultural, recreacional, turístico, y pesquero (Tunnel, 2010). Por lo cual se recomienda aumentar los conocimientos sobre el coral *A. palmata*, para poder crear mejores estrategias de manejo y conservación.

Este estudio busca conocer la estructura y diversidad genética para conocer el grado de conectividad entre poblaciones del coral *A. palmata* en diversos arrecifes del Golfo de México y mar Caribe mexicano. Esta información puede ser de utilidad el manejo y elaboración de áreas naturales protegidas de la región.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Muestreo**

Entre diciembre de 2012 y junio de 2013, se recolectaron muestras de distintos arrecifes de tres regiones de México: arrecifes del Suroeste del Golfo de México, arrecifes del Banco de Campeche y arrecifes del Mar Caribe. En cada arrecife se recolectaron, aproximadamente 50 muestras *in situ* con una separación de al menos 5 m para evitar la obtención de muestras distintas de clones de una misma colonia. Algunas de las muestras fueron preservadas en etanol y otras en DMSO.

### **Extracción de ADN**

Para la extracción de ADN se utilizó el protocolo de extracción orgánica, para lo cual se colocaron aproximadamente 4X4 mm de tejido coralino dentro de un tubo Eppendorf de 1.5 ml y se agregaron 400 µl de buffer de lisis (0.2 M Tris, 2 mM EDTA, 0.7% SDS, 100 mM NaCl), posteriormente se aplicó vortex por 30 seg y se agregaron 5 µl de proteinasa K (20 mg/ml) para degradar proteínas y enzimas; después se incubó la muestra en baño María a 55 °C durante toda la noche o hasta que el tejido estuvo completamente digerido.

Después se precipitaron las proteínas y residuos lipídicos agregando 400 µl de fenol-cloroformo-alcohol isoamílico (24:1), se mezcló con vortex, y se centrifugó a 12 000 rpm durante 20 minutos para obtener el sobrenadante y transferirlo a un nuevo tubo.

Posteriormente se precipitó el ADN con 30 µl de acetato de sodio (concentración final 0.3 M) y 900 µl de etanol absoluto frío y se aplicó vortex por 2 seg. Se mezcló por inversión y se congeló a -20 °C >1 hora o toda la noche.

Se centrifugó a 13 000 rpm por 15 minutos a 4 °C, se descartó la fase acuosa y se lavó la pastilla 2-3 veces con 1 ml de etanol frío al 70%, este material se volvió a centrifugar a 13 000 rpm a 4 °C durante 5 minutos después de cada lavado.

Finalmente, se eliminó el etanol y se dejó escurrir un poco para después colocarlos en la vacufuga a 30° C durante 15 min. Finalmente se resuspendió la pastilla en 60 µl de agua destilada.

### **Evaluación de la calidad y cantidad de ADN**

Utilizando el espectrofotómetro, Nanodrop Lite, se determinó la concentración (ng/µl) y pureza (A260/A280) del material genético. Posteriormente se verificó su calidad y presencia mediante corridas electroforéticas en un gel de agarosa al 1.2%.

### **Diseño de primers**

En virtud de que la amplificación de la región control mitocondrial con los primers publicados por Vollmer y Palumbi (2002) no resultó exitosa, se diseñaron dos pares de oligonucleótidos, MCR1 y MCR2 (Tabla I) utilizando secuencias disponibles en GenBank del NIH (National Institutes of Health). Para el intrón del gen PaxC se diseñó un oligonucleótido directo, PaxC2\_f, a partir de secuencias de GenBank, y se utilizó el oligonucleótido reverso, PaxC intron-RP1, descrito por Van Oppen (2000) (Tabla I).

**Tabla I.** Primers usados para la amplificación de marcadores moleculares.

Región	Primer	Secuencia (5'-3')	Tamaño de Amplicón	Referencia	
Región control mitocondrial (1)	MCR1_f	CTTGGAACAGGTCCGTCAG	599 pb	Este trabajo	
	MCR1_r	ATTTCTCCTGGCTGATAAAGAGC			
Región control mitocondrial (2)	MCR2_f	TCAATGTCCCAAGGTTCTGC	496 pb		
	MCR2_r	CTTGCCAGCCGGAAGTCTG			
Intrón PaxC	PaxC2_f	CGTGTTAAAATCAATACTGTTCCGC	450 pb		Van Oppen <i>et al.</i> , 2000
	PaxC intron-RP1	GGCGATTTGAGAACCAAACCTGTA			

### Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR)

De cada arrecife se analizaron entre 10 y 13 organismos, Enmedio Tuxpan (n=12), Anegada de Adentro (n=10), Cayo Arcas (n=12) y Alacranes (n=13), Banco Chichorro (n=10) y Cozumel (n=12) de los arrecifes del Mar Caribe. Las muestras seleccionadas al azar se utilizaron para la amplificación de las dos regiones del ADN: la región control mitocondrial y el intrón del gen PaxC.

Las PCRs para la región control mitocondrial consistieron cada una de un volumen total de 15 ul, usando 4.5 ul de H<sub>2</sub>O, 6 ul de dNTPs a 10 mM, 0.45 ul de cada primer a 10

uM, 2.5 ul de Buffer 10X (Perkin Elmer) a 1.5 mM de MgCl<sub>2</sub>, 0.1 ul de Taq Biolabs (10 uM) y 1 ul de DNA a 50 ng/ul.

Para el intron del gen PaxC se utilizaron 4 ul de H<sub>2</sub>O, 6 ul de dNTPs a mM, 0.45 ul de ambos primers a 10 uM, 2.5 ul de Buffer Perkin Elmer a 2 mM o Buffer NEB a 2.5 mM, 0.2 ul de Taq Biolabs (10 µM) uM y 2 ul de DNA a 50 ng/ul.

Las amplificaciones se llevaron a cabo en termocicladores BioRad. El programa de termociclado consistió de un ciclo de desnaturalización prolongada durante 4 minutos a 94 °C, treinta y cinco ciclos con una desnaturalización por 45 segundos a 95 °C, un alineamiento de 45 seg a temperaturas entre los 62-65 °C (dependiendo de la calidad de las muestras), y una extensión de 1 minuto a 72 °C. Finalmente se corría un ciclo de extensión prolongada durante 8 minutos a 72 °C.

## **Secuenciación**

Una vez que se obtuvieron los productos de las amplificaciones, éstos se prepararon en dos placas para secuenciación mezclando 5 µl de producto de PCR y 5 µl de primer a 5 µM y se enviaron a purificar y secuenciar a la compañía MacroGen. Otros productos de PCR fueron purificados en el laboratorio con ExoSAP-IT para eliminar primers y dNTPS libres, y se agregaron 5 µl de producto y 5 µl de primer (4 µM) antes de ser enviados a la compañía SeqXcel. Para el intrón PaxC se secuenció con el primer Forward y para la región control mitocondrial con el primer Reverse.

## **Edición de secuencias**

Utilizando el programa CodonCode V. 5.1.5 (CodonCode Corporation, 2016) se alinearon las secuencias y formaron contigs, se eliminaron los extremos ruidosos de las secuencias, y se corrigieron sitios donde se presentaron errores en la base detectada por el secuenciador.

Se unieron las dos secuencias traslapantes de MCR1 y MCR2 utilizando el programa MEGA 7 (Kumar *et al.*, 2015), y se obtuvo una sola secuencia para cada individuo.

## **Análisis estadísticos**

### 1. Diversidad genética

Se introdujeron las secuencias en el programa DNAsp V. 5.10.01 para calcular el número de haplotipos presentes en cada región del DNA, así como otros estimadores de diversidad genética. Se calculó la diversidad haplotípica ( $h$ ) de acuerdo a Nei (1987), que es la probabilidad de que dos secuencias al azar sean diferentes (Rozas, 2009), y se define como:

$$h = \frac{n}{n-1} (1 - \sum_{i=1}^h p_i^2)$$

Donde:  $n$  = número de secuencias,  $h$  = número de haplotipos,  $p_i$  = frecuencia relativa del haplotipo  $i$ .

La diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) que es la probabilidad de que dos muestras aleatorias sean distintas en una posición nucleotídica dada (Rozas, 2009). La cual se cálculo para la muestra global de la siguiente forma:

$$\pi = \frac{k}{m}$$

Donde:  $m$ =número total de posiciones nucleotídicas,  $k$ =número promedio de diferencias nucleotídicas, la cual se obtiene:

$$k = \frac{2}{n(n-1)} \sum_{i < j} d_{ij}$$

Donde:  $n$  = número de secuencias,  $d_{ij}$  = número de diferencias nucleotídicas entre las secuencias  $i$  y  $j$ .

## 2. Estructura poblacional

Una vez definidos los haplotipos, con la ayuda del programa Arlequin V. 3.5.2.2 (Excoffier y Lischer, 2010) se llevó a cabo un AMOVA para estimar la estructura genética entre dos niveles: 1) entre regiones (suroeste del Golfo de México, Banco Campeche y Mar Caribe), y 2) entre arrecifes (Enmedio Tuxpan, Anegada de Adentro, Alacranes, Cayo Arcas, Chinchorro y Cozumel). La significancia de los componentes de covarianza en los diferentes niveles fue probada con base en 10,000 permutaciones con  $\alpha=0.05$ .

Después se llevó a cabo una comparación pareada de  $\Phi_{ST}$  en Arlequin V. 3.5.2.2 (Excoffier y Lischer, 2010) a dos niveles: entre regiones y entre arrecifes dentro de las regiones, a partir de un total de 10000 permutaciones, con un  $\alpha=0.05$  para evaluar que tan diferentes fueron entre sí.

Para evaluar la correlación entre el flujo genético efectivo ( $M$ ) y distancias geográficas entre localidades (Aguirre-Planter, 2007) se utilizó el programa Isolation by Distance Web Service V. 3.23 (Jensen *et al.*, 2005).  $M$  se obtuvo como:

$$M = \frac{1}{2} \left( \frac{1}{F_{ST}} - 1 \right)$$

Los valores negativos de  $M$  se les dio el valor de 0.0001 para después calcular el logaritmo de éstos, todo esto en el programa Isolation by Distance Web Service V. 3.23. Las distancias geográficas se obtuvieron con el programa QGIS V. 2.01 (QGIS Development Team, 2016).

## 3. Análisis filogenético

Se construyeron dos árboles filogenéticos para inferir la historia evolutiva de los haplotipos encontrados en la región control mitocondrial de *A. palmata*. Se calculó un árbol por el método Bayesiano en Geneious (<http://www.geneious.com>, Kearse *et al.*, 2012) utilizando el plugin de MrBayes. Utilizando PAUP V. 4.0a149 (Swofford, 2002), se utilizó el método de máxima parsimonia, a través de un análisis heurístico, en el cual se

consideraron los indels (borrados e inserciones nucleotídicas) como un quinto carácter. De los árboles obtenidos se calculó un árbol consenso por mayoría con un umbral de 50%. El árbol se enraizó utilizando dos haplotipos del coral *Acropora monticulosa*, cuyas secuencias se obtuvieron de GenBank (clave de acceso: AY364120.1 y AY364118.1).

Los árboles génicos obtenidos se usaron para un análisis filogeográfico donde se identificó la procedencia de los haplotipos entre los diferentes arrecifes.

## **RESULTADOS**

### **Secuenciación del ADN**

Se logró amplificar y secuenciar un total de 69 individuos de seis arrecifes, con un promedio de 11.5 individuos por arrecife, utilizando un marcador nuclear (intron PaxC) y uno mitocondrial (región control). Después de que las secuencias fueron editadas y se cortaron los extremos ruidosos de las mismas, las longitudes finales de los amplicones fueron de 400 pb para el intrón PaxC, con una composición nucleotídica promedio de T=31.5%, C=19.3%, A=30%, y G=19.3%. Para la región control mitocondrial se obtuvieron un total de 916 pb, y en promedio, la composición nucleotídica fue de T=32.3%, C=16.2%, A=24.4%, y G=27.2%.

### **Diversidad genética**

Al alinear las secuencias de la región nuclear (intrón PaxC) no se encontraron sitios variables, por lo cual se identificó un solo alelo, siendo la heterogeneidad y diversidad nucleotídica iguales a 0.

Por su parte, en la región control mitocondrial se encontraron 10 haplotipos, con un total de nueve sitios polimórficos, donde tres sitios resultaron ser un grupo de indels (borrado o inserciones de nucleótidos por sus siglas en inglés): el primero de nueve (posiciones nucleotídicas: 31-38), el segundo de tres (posiciones nucleotídicas: 806-808), y el tercero con 20 indels (posiciones nucleotídicas: 869-888), cada uno de los cuales se trataron como un solo paso evolutivo (Tabla II).

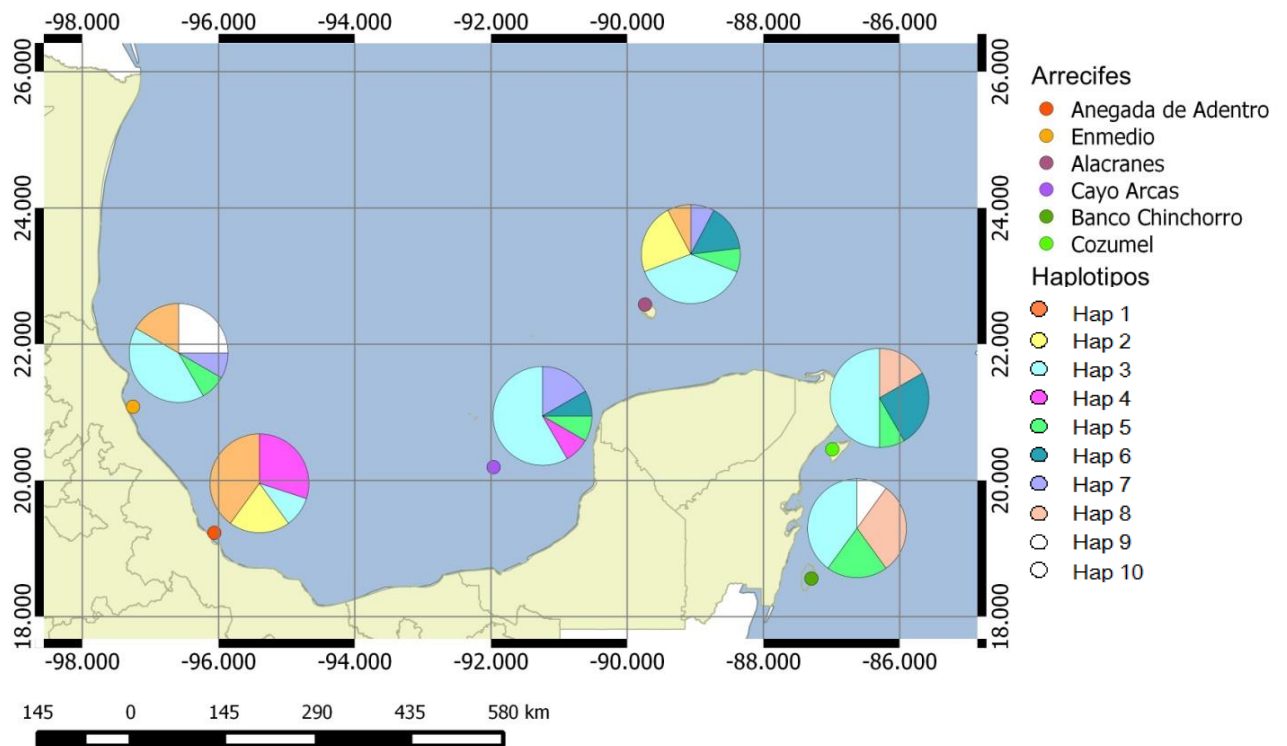
**Tabla II.** Sitios variables de los 10 haplotipos de la región control mitocondrial de *Acropora palmata*.

Haplotipos	Posición nucleotídica								
	27	31	131	273	432	655	729	806	869
Hap 1	T	A	A	T	G	A	T	-	A
Hap 2	T	A	A	T	G	A	T	G	-
Hap 3	C	A	A	T	G	A	T	G	A
Hap 4	T	A	A	G	T	G	T	-	A
Hap 5	C	-	A	T	G	A	T	G	A
Hap 6	C	A	A	T	G	A	C	G	A
Hap 7	C	-	A	T	G	A	C	G	A
Hap 8	T	A	A	T	G	A	T	G	A
Hap 9	C	A	G	T	G	A	C	G	A
Hap 10	T	A	A	T	G	G	T	-	A

El haplotipo más observado fue el Hap 3 con una frecuencia relativa de 40.58%, teniendo por lo menos un representante de cada arrecife (Tabla III). El haplotipo Hap 3 se encontró presente en todos los arrecifes y en una proporción superior al resto de los haplotipos, a excepción del arrecife Anegada de Adentro, donde el haplotipo Hap 1 fue el que se presentó con una mayor frecuencia. Por otra parte, el haplotipo Hap 9 presentó la menor frecuencia (1.45%) con tan solo un individuo procedente de Chinchorro. Sólo los haplotipos Hap 9 y Hap 10 (GQ421863.1) fueron exclusivos para los arrecifes Enmedio y Banco Chinchorro, respectivamente (Fig. 15).

**Tabla III.** Número de haplotipos (Hap 1-10) de la región control de *A. palmata* encontrados en cada localidad y frecuencia relativa (%) en todas las muestras. AA=Anegada de Adentro, Enm=Enmedio, CA=Cayo Arcas, Al=Alacranes, Chin=Chinchorro, Coz=Cozumel.

Haplotipo	AA	Enm	CA	Al	Chin	Coz	Total	f (%)
Hap 1	4	2	0	1	0	0	7	10.14
Hap 2	2	0	0	3	0	0	5	7.25
Hap 3	1	5	7	5	4	6	28	40.58
Hap 4	3	0	1	0	0	0	4	5.8
Hap 5	0	1	1	1	2	1	6	8.7
Hap 6	0	0	1	2	0	3	6	8.7
Hap 7	0	1	2	1	0	0	4	5.8
Hap 8	0	0	0	0	3	2	5	7.25
Hap 9	0	0	0	0	1	0	1	1.45
Hap 10	0	3	0	0	0	0	3	4.35
Total	10	12	12	13	10	12	69	100



**Figura 15.** Distribución geográfica de la frecuencia haplotípica de *A. palmata*.

Se confirmó que dos de los haplotipos encontrados, Hap1 y Hap10, ya se habían reportado en Genbank con las claves de acceso: KJ485790 y GQ421863, respectivamente,

el primero en el Caribe colombiano, mientras que el segundo en Puerto Rico. Los haplotipos Hap 4, Hap 6, Hap 7 y Hap 9 se confirmaron como no registrados previamente, mientras que para el resto no existió la suficiente evidencia para catalogarlos como previamente registrados o nuevos.

Existe un patrón en la distribución de los haplotipos, donde los haplotipos no compartidos entre el Mar Caribe y el Suroeste del Golfo de México (Hap 1, Hap 2, Hap 4, Hap 6 y Hap 7), se pueden encontrar presentes en al menos alguno de los arrecifes de Banco Campeche, con excepción del haplotipo Hap 8 que es exclusivo del Mar Caribe.

La muestra global mostró una diversidad haplotípica ( $h$ ) relativamente alta de 0.802, mientras que la diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) resultó ser baja ( $\pi = 0.00132$ ). Se calculó la diversidad genética para cada arrecife (Tabla IV), teniendo valores similares de diversidad haplotípica. Alacranes presentó la diversidad haplotípica más alta ( $h=0.821$ ), mientras que la menor fue en Cayo Arcas (0.667). El arrecife con un mayor número de haplotipos ( $nh$ ) fue Alacranes (6), y los que presentaron un menor número fueron Anegada de Adentro, Chinchorro y Cozumel, con cuatro haplotipos cada uno.

**Tabla IV.** Diversidad genética de cada arrecife. N=tamaño de muestra, Nh = número de haplotipos, h = diversidad haplotípica.

Arrecife	N	Nh	h
Anegada de Adentro	10	4	0.778
Enmedio	12	5	0.788
Alacranes	13	6	0.821
Cayo Arcas	12	5	0.667
Chinchorro	10	4	0.778
Cozumel	12	4	0.712
Global	69	10	0.802

### Estructura genética

Los resultados del AMOVA global entre regiones y entre arrecifes mostraron que existe estructura genética en ambos niveles, siendo ligeramente mayor entre arrecifes que entre regiones (Tabla V).

**Tabla V.** Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) para la región control mitocondrial. d.f. = grados de libertad,  $\Phi_{ST}$  = índice de fijación.

Nivel de estructura	d.f.	$\Phi_{ST}$	P-value
Estructura regional	2	0.15583	<0.0001
Estructura entre arrecifes	5	0.16275	0.0001

En la comparaciones pareadas entre regiones se observó que el suroeste de México fue la región significativamente distinta a las otras dos regiones (Tabla VI). El valor más alto de diferenciación genética fue entre los arrecifes de la región del suroeste del Golfo de México y la región del Mar Caribe, con un valor de  $\phi_{ST}=0.240$  ( $P<0.001$ ), seguido del Banco de Campeche contra el Suroeste del Golfo de México ( $\phi_{ST}=0.184$ ,  $P<0.001$ ). Las regiones del Banco de Campeche y el Mar Caribe resultaron ser similares y no presentan una diferenciación significativa ( $\phi_{ST}=-0.017$ ,  $P=0.683$ ).

**Tabla VI.** Comparaciones pareadas de  $\phi_{ST}$  (debajo de la diagonal) y valores de P (arriba de la diagonal) entre regiones. SGM=suroeste del Golfo de México, BC=Banco Campeche, MC= mar Caribe. En negrita valores significativos corregidos con la prueba de Bonferroni (Rice, 1989).

	SGM	BC	MC
SGM	---	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>
BC	<b>0.184</b>	---	0.683
MC	<b>0.240</b>	-0.017	---

Al comparar lo valores de  $\phi_{ST}$  entre arrecifes se pudo observar que el arrecife significativamente diferente al resto fue Anegada de Adentro, con excepción de Enmedio después de la corrección de Bonferroni, arrecife ubicado en la misma región. Anegada de Adentro resultó ser especialmente distinto comparado con los arrecifes del Mar Caribe, Chinchorro y Cozumel, con altos valores de  $\phi_{ST}$  de 0.363 y 0.445, respectivamente.

El resto de los arrecifes resultaron poseer  $\phi_{ST}$  pareados no significativamente distintos de cero, por lo que no presentaron evidencia de estructura genética entre ellos.

**Tabla VII.** Comparación pareada de  $\phi_{ST}$  y valores de P para  $\phi_{ST}$  entre arrecifes dentro de las regiones. AA = Anegada de Adentro, Enm = Enmedio, Al = Alacranes, CA= Cayo Arcas, Chin = Chinchorro, Cozumel = Cozumel. Debajo de la diagonal: valores de  $F_{ST}$ , sobre la diagonal: valores de P para  $F_{ST}$ .  $\alpha = 0.05$ , 10100 permutaciones. En negrita valores significativos corregidos con la prueba de Bonferroni (Rice, 1989).

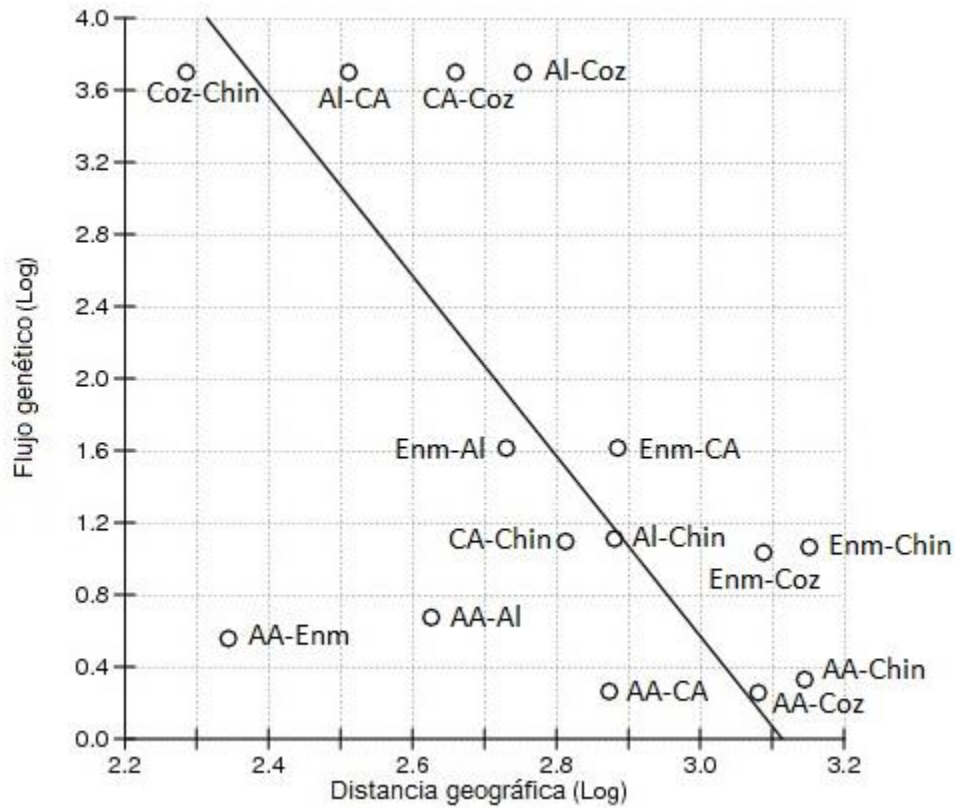
	AA	Enm	Al	CA	Chin	Coz
AA	---	0.036	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>
Enm	0.148	---	0.125	0.149	0.014	0.060
Al	<b>0.314</b>	0.063	---	0.406	0.596	0.502
CA	<b>0.369</b>	0.077	0.001	---	0.548	0.881
Chin	<b>0.363</b>	0.065	-0.029	-0.017	---	0.607
Coz	<b>0.445</b>	0.133	-0.015	-0.035	-0.031	---

A partir de los valores de  $F_{ST}$  se calculó el flujo genético (M) (Tabla VIII). Los valores de  $\Phi_{ST}$  negativos se tomaron como tendientes a cero, por lo que equivalen a valores infinitos de flujo genético.

**Tabla VIII.** Comparaciones pareadas del flujo genético efectivo M obtenidas para el gen región control mitocondrial de *A. palmata*, y de la distancia lineal entre arrecifes (Km). AA = Anegada de Adentro, Enm = Enmedio, Al = Alacranes, CA= Cayo Arcas, Chin = Chinchorro, Cozumel = Cozumel.

Arrecife 1	Arrecife 2	Distancia geográfica (km)	Distancia genética ( $F_{ST}$ )	Flujo genético (M)
AA	En	220.8	0.1219	3.6014
AA	Al	422.8	0.0958	4.7214
AA	CA	747.4	0.2143	1.8337
AA	Coz	1204.3	0.2171	1.8034
AA	Chin	1397.3	0.1898	2.1342
En	Al	537.6	0.0120	41.0628
En	CA	768	0.0120	41.1320
En	Coz	1224.9	0.0443	10.7994
En	Chin	1417.9	0.0413	11.6036
Al	CA	324.6	0.0001	$\infty$
Al	Coz	566.9	0.0001	$\infty$
Al	Chin	759.9	0.0373	12.8941
CA	Coz	456.9	0.0001	$\infty$
CA	Chin	649.9	0.0386	12.4634
Coz	Chin	193	0.0001	$\infty$

En la prueba de aislamiento por distancia se obtuvieron resultados significativos, teniendo una correlación negativa entre la distancia y el flujo genético entre pares de arrecifes, con valores de  $r=-0.5310$  ( $H_0: r=0$ ) y  $p=0.0048$  (Fig. 16).



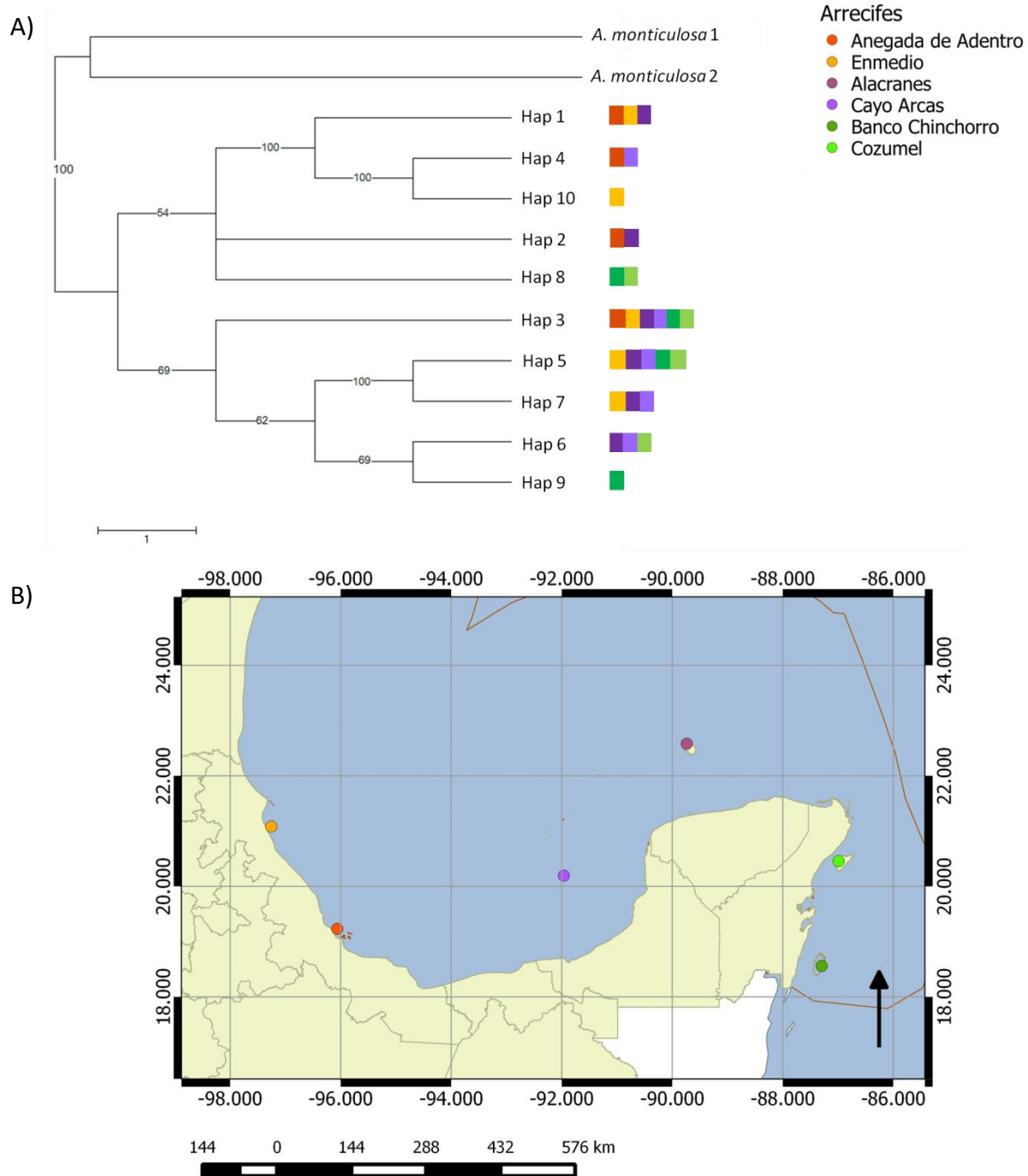
**Figura 16.** Distancia genética (log) vs distancia geográfica (log) entre arrecifes del coral *A. palmata* obtenidos de la región control mitocondrial. AA = Anegada de Adentro, Enm = Enmedio, Al = Alacranes, CA= Cayo Arcas, Chin = Chinchorro, Cozumel = Cozumel

## Filogeografía

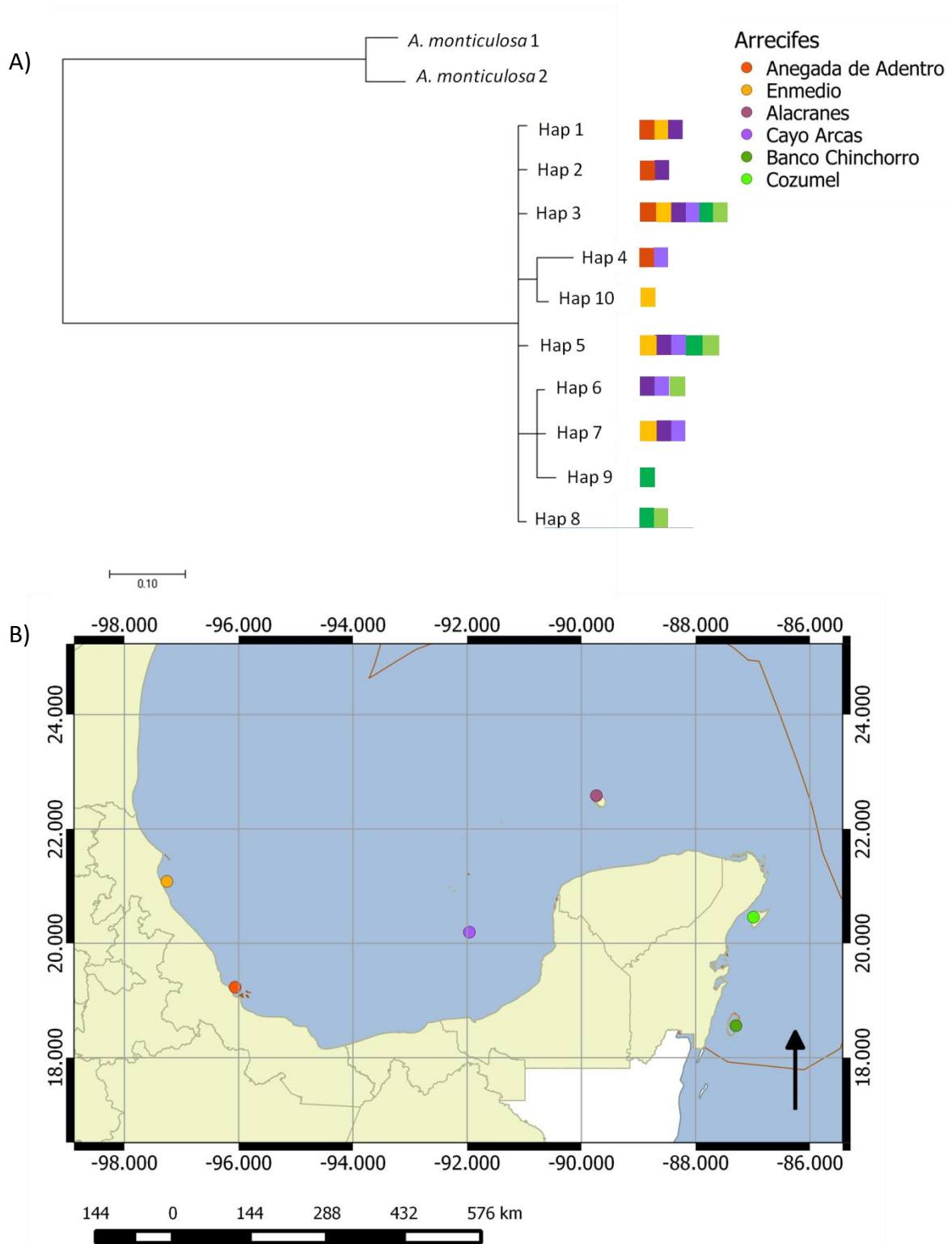
A partir de los 10 haplotipos obtenidos se elaboró un árbol filogenético por el método de Máxima Parsimonia, utilizando dos haplotipos (*A. monticulosa* 1 y *A. monticulosa* 2) como un grupo externo (outgroup) para enraizar el árbol (Fig. 17). Se observó que existen dos grandes grupos principales: el de los haplotipos asociados a los arrecifes del Suroeste del Golfo de México y Banco Campeche, a excepción de Hap 8, que es exclusivo del Mar Caribe y Banco Campeche, y el grupo de los haplotipos pertenecientes a arrecifes de Banco Campeche y Mar Caribe, sin embargo los haplotipos Hap 3 y Hap 5 se encontraron presentes en la mayoría de las regiones.

El árbol filogenético Bayesiano careció de resolución para establecer las relaciones entre los haplotipos mitocondriales y se agruparon en su mayoría en una politomía basal (Fig. 18). Esto refleja que las relaciones obtenidas en el árbol de máxima parsimonia se encuentran codificadas en los indels, que son ignorados por el análisis Bayesiano. Se encontraron ramas cortas y longitudes similares, sugiriendo una baja divergencia genética.

En ambos arboles se encontró que los haplotipos derivados eran: Hap 4, Hap 10, Hap 6, Hap 7 y Hap 9, aunque el árbol por Máxima Parsimonia incluyó en este grupo al Hap 5. El conjunto de haplotipos parecen no presentar un patrón de distribución específico.



**Figura 17.** A) Árbol filogenético consenso de 13 árboles de máxima parsimonia del gen región control mitocondrial de *Acropora palmata*, enraizado con dos secuencias de *Acropora monticulosa* como grupo externo. Los nodos etiquetados son los que se presentaron en un 50% o más en los arboles obtenidos. Los colores en cada rama indica el arrecife de procedencia. B) Mapa donde se indica la procedencia de las muestras en cada arrecife de acuerdo al color indicado.



**Figura 18.** A) Árbol filogenético Bayesiano. Los colores en cada rama indica el arrecife de procedencia. B) Mapa donde se indica la procedencia de las muestras en cada arrecife de acuerdo al color indicado.

## DISCUSIÓN

### Diversidad genética

Sólo se encontró un alelo para la región intrón PaxC, Van Oppen *et al.* (2000) ya habían reportado bajos niveles de variabilidad para las tres especies de acroporidos en el Mar Caribe, con sólo cinco sitios variables, observando sólo dos alelos en *A. palmata*, volviéndola la especie con menor diversidad alélica. Por lo cual el gen intrón PaxC no es lo suficientemente polimórfico para evaluar variación genética poblacional en *A. palmata* en México.

Se encontraron valores mayores de diversidad haplotípica en la región control mitocondrial. La diversidad haplotípica global ( $h=0.821$ ), fue incluso mayor a la reportada en este mismo gen por García-Reyes y Schizas (2010) para individuos de Puerto Rico ( $h=0.333$ ). La diversidad nucleotídica global fue baja ( $\pi=0.00132$ ), pero mayor a lo reportado por García-Reyes y Schizas (2010) ( $\pi=0.00075$ ).

La mayor diversidad haplotípica se encontró en Alacranes ( $h=0.821$ ), y al observar el mapa de la distribución de frecuencias haplotípicas se tiene que Alacranes comparte haplotipos tanto del Mar Caribe como del Suroeste del Golfo de México, sugiriendo que es una arrecife de mezcla importante.

Cuatro de los haplotipos encontrados: Hap 4, Hap 6, Hap 7 y Hap 9, no estaban registrados en Genbank, el haplotipo Hap 4, Hap7 y Hap 9 se encuentran exclusivamente en los arrecifes del suroeste del Golfo de México y Banco Campeche, mientras que hap 6 se ubica en el arrecife de Cozumel y los de Banco Campeche. Los haplotipos que no se pudieron confirmar como nuevos, fueron aquellos cuyas secuencias de Genbank no son lo suficientemente largas, perdiéndose sitios variables.

La composición haplotípica en los arrecifes consistió en que el haplotipo hap 3 era compartido por todos los arrecifes y se encontraba con una mayor frecuencia, a excepción de Anegada de Adentro. El haplotipo hap 5, aunque con una frecuencia relativamente baja, se encontró presente en la mayoría de los arrecifes (Anegada de Adentro no posee el haplotipo 5). El restos de los haplotipos se encuentran en frecuencias bajas.

Se observó que los arrecifes de Banco Campeche comparten haplotipos con los arrecifes de las regiones del suroeste del Golfo de México y Mar Caribe que estas dos regiones no comparten entre sí. Por lo que consideramos que Banco Campeche se ve beneficiado por su ubicación, ya que las corrientes y su distancia con las otras regiones, lo convierten en una zona de transición entre ambos arrecifes, lo que le permite intercambiar material genético con mayor facilidad.

### **Estructura genética**

Los resultados del AMOVA no mostraron estructura genética significativa entre arrecifes o regiones, sin embargo las comparaciones pareadas de  $\phi_{ST}$  mostraron diferencias significativas para estos dos niveles jerárquicos.

La región del suroeste del Golfo de México resultó ser la que presentó una mayor diferenciación genética con las otras regiones, sugiriendo una baja conectividad. Esto coincide con lo encontrado por Sanvicente-Añorve *et al.* (2014), quienes a través de un modelo numérico de circulación, buscaron cuantificar el grado de conectividad entre siete arrecifes del Golfo de México, y encontraron que la conectividad entre los arrecifes del suroeste del Golfo de México y los del banco de Campeche era baja. También, Johnson *et al.* (2013) quienes simularon la deriva larval de *Lutjanus campechanus*, en el banco de Campeche, encontraron una baja conexión entre este último y el oeste del Golfo. La conexión entre estas dos regiones se ve limitada por los giros que viajan hacia el oeste y el corto periodo larval de esta especie. De forma similar, Sanvicente-Añorve *et al.* (2014) reportaron un bajo intercambio larval entre las dos regiones cuando se analizaban corales con una duración larval menor a 35 días. La duración de la etapa larvaria para *A. palmata* es de aproximadamente 20 días (Baums, 2005), lo que sugiere que este lapso influye en la baja conectividad de la región Suroeste del Golfo de México con el resto de los arrecifes.

Los resultados obtenidos en este trabajo son similares a los encontrados por Domínguez-Maldonado (2012), quien buscó determinar la conectividad de *A. palmata* en tres arrecifes de las regiones: 1) Suroestes del Golfo de México, 2) Banco Campeche y 3) Mar Caribe, con el uso de cinco marcadores moleculares. Entre los análisis realizados

encontró diferencias significativas entre poblaciones en un AMOVA y en una comparación pareada de  $F_{ST}$ . Este último mostró estructuración poblacional significativa entre los tres arrecifes. En cambio, en este trabajo, las comparaciones pareadas indicaron que el arrecife responsable de la estructuración genética fue Anegada de Adentro, ya que el resto de los arrecifes no indicaban una diferenciación significativa entre ellos. Esto indica una mayor grado de polimorfismo en los marcadores utilizados por Domínguez-Maldonado. Jarne y Lagoda (1906) [en Bagley *et al.* (1999)] indican que los microsatelites son de los marcadores moleculares con mayor velocidad evolutiva y son altamente polimórficos.

Al observar las comparaciones pareadas entre arrecifes se tiene que sólo Anegada de Adentro presenta diferencias contra la mayoría de los arrecifes, mientras que Enmedio, ubicado en la misma región, parece no ser significativamente distinto del resto de los arrecifes. Podría ser que los ríos de la región del SAV, los cuales llevan un gran aporte de sedimentos, afecten la conectividad de esta localidad (INECC *et al.*, 2016).

Los arrecifes del suroeste del Golfo de México mostraron el mayor valor de diferenciación genética contra los arrecifes del Mar Caribe, sugiriendo que la distancia entre arrecifes juega un papel importante en la conectividad de esta zona. Lo anterior se complementó con los resultados de la prueba de aislamiento por distancia el cual mostró una relación negativa entre el flujo genético y la distancia, es decir a mayor distancia geográfica menor flujo genético.

Chávez-Hidalgo (2009) estimó la conectividad entre arrecifes del Golfo de México y Mar Caribe a través de patrones de similitud. Encontró gran similitud entre los corales del SAV y Mar Caribe, asociándolo a que el SAV es menos afectado por huracanes, lo que lo convierte en un sistema arrecifal estable y le permite acumular una mayor cantidad de especies a través del tiempo. Sin embargo, esto no pareció influir en la similitud entre los haplotipos del coral *A. palmata*, puesto que estos arrecifes presentaron las mayores diferencias. Cabe mencionar que el estudio de Chávez-Hidalgo trabajó a otra escala ecológica, donde observa cómo están constituidas las poblaciones arrecifales de diferentes localidades, mientras que este trabajo posee una aproximación genética.

De los arrecifes de una misma región, los únicos que presentaron la mayor diferenciación genética, aunque no significativa después de la corrección de Bonferroni (Rice, 1989), fueron los arrecifes de Anegada de Adentro y Enmedio, a pesar de que los

arrecifes de la misma región más apartados entre sí fueron Alacranes y Cayo Arcas (324.6 km). En esta región la corriente costera juega un papel importante pues esta fluye hacia el noroeste de mayo a agosto, pero de septiembre a marzo esto se invierte y el transporte fluye hacia el sureste (Zavala-Hidalgo, 2003), teniendo un flujo entre ambos arrecifes. Sin embargo el afluente de sedimentos por los ríos de la región podría disminuir la conectividad entre ambas localidades. También las larvas exportadas de Anegada de Adentro pueden ser transportadas por el remolino frente a esta región, reduciendo el número de larvas que pueden ser intercambiadas entre los arrecifes de la región del suroeste del Golfo de México como se muestra en las figuras 3 y 4.

Los arrecifes de las regiones de Mar Caribe y Banco Campeche mostraron valores de  $\phi_{ST}$  negativos en las comparaciones pareadas, sugiriendo que el flujo genético en esta región es muy fuerte, lo que podría verse asociado a la intensidad de la corriente de Yucatán, la cual muy posible facilita el flujo de larvas de los arrecifes del Mar Caribe a Banco Campeche. Lo anterior resulta contrario a lo sugerido por Domínguez-Maldonado (2012), quien encontró alta estructura entre ambas regiones y sugiere que la corriente de Yucatán puede estar actuando como una barrera para el transporte larvario. Por su parte, Chavez-Hidalgo (2009) sugiere un patrón de conectividad que obedece en gran medida a las corrientes, sugiriendo un trayecto que inicia en los arrecifes del Mar Caribe y sube a los arrecifes de la plataforma yucateca, divergiendo hacia el sur y al occidente del Golfo de México. Nuevamente esto puede deberse al bajo polimorfismo de los marcadores utilizados.

## **Filogeografía**

Los resultados del árbol de Máxima Parsimonia, muestra dos grupos de haplotipos, el primero asociado, en su mayoría, a arrecifes del suroeste del Golfo de México, y el segundo a arrecifes del suroeste del Golfo de México y Mar Caribe mexicano. Lo anterior apoya la idea de que los arrecifes del suroeste del Golfo de México son una zona de transición entre ambas regiones.

## RESULTADOS RELEVANTES

Sólo se encontró un haplotipo para el gen intrón PaxC, siendo poco informativo para los corales *A. palmata* en aguas mexicanas.

La diversidad haplotípica para *A. palmata* para la región control mitocondrial es alta ( $h=0.821$ ), mientras que la diversidad nucleotídica fue baja ( $\pi=0.00132$ ).

El haplotipo Hap 3 se encontró presente en todos los arrecifes y en una frecuencia mayor al resto de los arrecifes.

Anegada de Adentro resultó ser el único arrecife diferente al resto, lo cual puede estar asociado a la circulación de la región, la distancia geográfica, la poca duración del estadio larvario de *A. palmata*, y probablemente la sedimentación por ríos.

La distancia geográfica disminuye el flujo genético efectivo entre arrecifes significativamente.

Los haplotipos se asocian en dos grandes grupos: 1) los del suroeste del Golfo de México y 2) los del suroeste del Golfo de México y Mar Caribe.

Mientras que el Suroeste del Golfo de Mexico resultó ser una región significativamente distinta al resto, el Banco Campeche es una zona de transición entre el suroeste del Golfo de México y Mar Caribe, compartiendo haplotipos que las últimas dos regiones no comparten entre sí.

Estos estudios de conectividad de arrecifes mexicanos permitirán mejorar la ecología de la conservación y el diseño de zonas especiales de protección para garantizar la recuperación y persistencia de las poblaciones coralinas ante perturbaciones ambientales como el cambio climático y las actividades humanas.

Los métodos indirectos se apoyan en el uso de modelos matemáticos para predecir la dispersión larval (modelos de circulación oceánica, de comportamiento larval o de genética de poblaciones), los cuales suelen llevarse a cabo de manera más rápida y sencilla que los directos.

## REFERENCIAS

- Aaronson, R., Bruckner, A., Moore, J., Precht, B., y Weil, E. (2008). The IUCN Red List of Threatened Species. Recuperado el 9 de octubre de 2015, [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Acropora Biological Review Team. 2005. Atlantic Acropora Status Review Document. Report to National Marine Fisheries Service, Southeast Regional Office. Marzo 3, 2005. 152 p + App.
- Aguirre-Gómez, R., y Morales-Manilla, L. M. (2005). Análisis espectral del arrecife coralino de Cayo Arcas, Campeche, México. *Boletín de Instituto de Geografía*, (57), 7–20. doi:ISSN0188-4611
- Aguirre-Planter, E. (2007). Flujo génico: Métodos para estimarlo y marcadores moleculares. En L. Eguiarte, V. Souza, y X. Aguirre (Eds.), *Ecología Molecular* (1ra ed., pp. 49–62). México, D.F.: UNAM. <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/libros/530/cap2.pdf>
- Aronson, R. B., y Precht, W. F. (2001). White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia*, 460, 25–38. doi:10.1023/A:1013103928980
- Bak, R. P. M. (1983). Neoplasia, regeneration and growth in the reef-building coral *Acropora palmata*. *Marine Biology*, 77, 221–227. doi:10.1007/BF00395810
- Baums, I. B. (2008). A restoration genetics guide for coral reef conservation. *Molecular Ecology*, 17, 2796–2811. doi:10.1111/j.1365-294X.2008.03787.x
- Baums, I. B., Miller, M. W., y Hellberg, M. E. (2005). Regionally isolated populations of an imperiled Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Molecular Ecology*, 14, 1377–1390. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02489.x
- Baums, I. B., Miller, M. W., y Hellberg, M. E. (2006a). Geographic Variation in Clonal Structure in a Reef-Building Caribbean Coral, *Acropora palmata*. *Ecological Monographs*, 76, 503–519. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/27646059>
- Baums, I. B., Paris, C. B., y Chérubin, L. M. (2006b). A bio-oceanographic filter to larval dispersal in a reef-building coral. *Limnology and Oceanography*, 51(5), 1969–1981. doi:10.4319/lo.2006.51.5.1969
- Bruckner, A. W. (2002). Proceedings of the Caribbean Acropora Workshop: Potential Application of the U.S. Endangered Species Act as a Conservation Strategy. Proceedings of the Caribbean Acropora Workshop, (January), 199.
- Chávez, E. A., e Hidalgo, E. (1988). Los arrecifes coralinos del Caribe Noroccidental y Golfo de México en el contexto socioeconómico. *Anales Del Instituto de Ciencias Del Mar Y Limnología*, 15, 167–176.

- Chávez-Hidalgo, A. (2009). Conectividad de los arrecifes coralinos del Golfo de México y Caribe Mexicano (Tesis de maestría). Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S.
- CodonCode Corporation, [www.codoncode.com](http://www.codoncode.com). Fecha de consulta: junio 2016.
- CONABIO. (2011). 'Zona Económica Exclusiva de México'. Límite Nacional 1:250000. Modificado de Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Lugo-Hupb J., Vidal-Zepeda, R., Fernández-Equiarte, A., Gallegos-García, A., Zavala-H, J. y otros (1990). 'Zona Económica Exclusiva de México'. Extraído de Hipsometría y Batimetría, I.1.1. Atlas Nacional de México. Vol. I. Escala 1:4000000. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- CONANP. (2006). Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Arrecife Alacranes. (CONANP, Ed.) (1ra ed., p. 165). Mexico, D.F.
- CONANP. APFF Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan. <http://regiongolfodemexico.conanp.gob.mx/lobos.php#.V7Puh5h97IU>. Fecha de actualización: 28 de abril de 2011.
- Cowen, R. K., y Sponaugle, S. (2009). Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annual Review of Marine Science*, 1, 443–466. doi:10.1146/annurev.marine.010908.163757
- Domínguez-Maldonado, R. (2012). Estructura genética y análisis fenotípico del coral cuerno de alce *Acropora palmata*, en el Golfo de México y Caribe mexicano (Tesis de maestría). Universidad Autónoma de Yucatán, Merida, Yucatán.
- Excoffier, L., y Lischer, H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10, 564–567. doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x
- García Reyes, J., y Schizas, N. (2010). No two reefs are created equal: fine-scale population structure in the threatened coral species *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. *Aquatic Biology*, 10, 69–83. doi:10.3354/ab00254
- García-U., R. P., Alvarado-C., E. M., y Acosta-M., A. (1996). Growth of the coral *Acropora palmata* (Lamarck, 1886) in the Corales del Rosario National Natural Park, Colombian Caribbean. *Boletín de Investigaciones Marinas Y Costeras*, 25, 7–18.
- Goodbody-Gringley, G., Woollacott, R. M., y Giribet, G. (2012). Population structure and connectivity in the Atlantic scleractinian coral *Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1767). *Marine Ecology*, 33, 32–48. doi:10.1111/j.1439-0485.2011.00452.x
- Hedgecock, D., Barber, P. H., y Edmands, S. (2007). Genetic Approaches to Measuring Connectivity. *Oceanography*, 20, 70–79. doi:10.1073/pnas.0401921101
- Hellberg, M. E., Burton, R. S., Neigel, J. E., y Palumbi, S. R. (2002). Genetic assesment of connectivity among marine populations. *Bulletin of Marine Science*, 70, 273–290.

- Hernández-Zárate, G., Lango-Reynoso, F., del Refugio Castañeda- Chávez, M., Zamora-castro, J. E., y Maldonado-Hernández, J. R. (2011). Culture of elkhorn coral *Acropora palmata* in a recirculating system using synthetic seawater. *Revista de Biología Tropical*, 46, 477–482.
- INECC, SEMARNAT y CONANP. (2016). Parque Marino Nacional: Sistema Arrecifal Veracruzano. <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/libros/2/sav.html>
- INECC. (1998). Programa de Manejo Parque Marino Nacional Arrecifes de Cozumel , Quintana Roo, 164. Retrieved from <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Programa+de+Manejo+Parque+Marino+Nacional+Arrecifes+de+Cozumel+,+Quintana+Roo#1>
- INECC. (2000). Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro (p. 192).
- Jaap, W. C. (2002). *Acropora*-A review of systematics, taxonomy, abundance, distribution, status, and trends: Florida, 1881-2000, 1–21.
- Jarne, P. y Lagoda, P.J.L. (1996). Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends Ecol. Evolut.*, 11, 424-429 pp. En: Bagley, M.J., Lindquist, D.G., Geller, J.B. (1999). Microsatellite variation, effective population size, and population genetic structure of vermilion snapper, *Rhomboplites aurorubens*, off the southeastern USA. *Marine Biology*, 134, 609-620.
- Jensen, J.L., Bohonak, A.J., and Kelley, S.T. 2005. Isolation by distance, web service. *BMC Genetics* 6: 13. v.3.23 <http://ibdws.sdsu.edu/>
- Johnson, D.R., Perry, H.M., y Lyczkowski-Shultz, J. (2013). Conexions between Campeche Bank and red snapper populations in the Gulf of Mexico via model larval transport. *Transactions of the American Fisheries Society*. 142, 50-58. En: Sanvicente-Añorve, L., Zavala-Hidalgo, J., Allende-Arandía, M., y Hermoso-Salazar, M. (2014). Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 498(February), 27–41. doi:10.3354/meps10631
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Mentjies, P., y Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12), 1647-1649.
- Klug, W. S., Cummings, M. R., y Spencer, C. A. (2006). *Conceptos de genética* (8va ed., pp. 725–727). Madrid: Pearson Educación, S.A.
- Lirman, D. (1999). Reef fish communities associated with *Acropora palmata*: Relationships to benthic attributes. *Bulletin of Marine Science*, 65, 235–252.

- Martínez-lópez, B., y Parés-sierra, A. (1998). Circulación del golfo de México inducida por mareas , viento y la corriente de Yucatán. *Ciencias Marinas*, 24, 65–93.
- McMahan, C.D., Davis, M.P., Domínguez-Domínguez, O., García-de-León, I.D., y Piller, K.R. (2013). From the mountains to the sea: phylogeography and cryptic diversity within the mountain mullet, *Agonostomus monticola* (Teleostei: Mugilidae). *Journal of Biogeography*, 40, 894-904.
- MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets (Kumar, Stecher, and Tamura 2015).
- Merino, M. (1997). Upwelling on the Yucatan Shelf: Hydrographic evidence. *Journal of Marine Systems*, 13, 101–121. doi:10.1016/S0924-7963(96)00123-6
- Monreal-Gómez, M. A., y Salas-de León, D. A. (1990). Simulación de la circulación en la Bahía de Campeche. *Geofísica Internacional*, 29, 101–111.
- Natural Earth. <http://www.naturearthdata.com/downloads/50m-physical-vectors/50m-ocean/>. Fecha de consulta: Noviembre de 2015.
- NOAA. 2014. Elkhorn coral (Acropora palmata) <http://www.nmfs.noaa.gov/pr/species/invertebrates/elkhorncoral.htm>
- NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. 2002. Poder Ejecutivo Federal. Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. miércoles 6 de marzo de 2002. [www.semarnat.gob.mx/leyesy normas/Normas%20Oficiales%20Mexicanas%20vigentes/NOM-ECOL-059-2001.pdf](http://www.semarnat.gob.mx/leyesy normas/Normas%20Oficiales%20Mexicanas%20vigentes/NOM-ECOL-059-2001.pdf). En: Hernández-Zárate, G., Lango-Reynoso, F., del Refugio Castañeda- Chávez, M., Zamora-castro, J. E., y Maldonado-Hernández, J. R. (2011). Culture of elkhorn coral *Acropora palmata* in a recirculating system using synthetic seawater. *Revista de Biología Tropical*, 46, 477–482.
- Oceana. (2011). Areas marinas protegidas: una herramienta para combatir la sobrepesca y conservar los ecosistemas marinos. Retrieved from <http://oceana.org/es/eu/prensa-e-informes/informes/areas-marinas-protegidas-una-herramienta-para-combatir-la-sobrepesca-y-conservar-los-ecosistemas-m>
- Palumbi, S. R. (2003). Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological Applications*, 13, 146–158. doi:10.1890/1051-0761(2003)013[0146:PGDCAT]2.0.CO;2
- QGIS Development Team. (2016). QGIS Geographic Information System. Open Sources Geospatial Foundation Project. <http://www.qgis.org/>
- Rice, W. R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *JSTOR*, 43, 223–225.

- Roberts, C. M. (1997). Connectivity and management of Caribbean coral reefs. *Science*, 278(NOVEMBER), 1454–1457. doi:10.1126/science.278.5342.1454
- Rozas, J. (2009). Bioinformatics for DNA Sequence Analysis. *Methods in Molecular Biology*, 537, 337–350. doi:10.1007/978-1-59745-251-9
- Sanvicente-Añorve, L., Zavala-Hidalgo, J., Allende-Arandía, M., y Hermoso-Salazar, M. (2014). Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 498(February), 27–41. doi:10.3354/meps10631
- Schumacher, H. y Plewka, M. (1981). The adaptative significance of mechanical properties versus morphological adjustments in skeletons of *Acropora palmata* and *Acropora cervicornis* (Cnidaria, Scleractinia). *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., Manila*, 2, 121-128. En: García-U., R. P., Alvarado-C., E. M., y Acosta-M., A. (1996). Growth of the coral *Acropora palmata* (Lamarck, 1886) in the Corales del Rosario National Natural Park, Colombian Caribbean. *Boletín de Investigaciones Marinas Y Costeras*, 25, 7–18.
- Schwarz, J. a, Brokstein, P. B., Voolstra, C., Terry, A. Y., Manohar, C. F., Miller, D. J., ... Medina, M. (2008). Coral life history and symbiosis: functional genomic resources for two reef building Caribbean corals, *Acropora palmata* and *Montastraea faveolata*. *BMC Genomics*, 9, 97. doi:10.1186/1471-2164-9-97
- Shearer, T. L., Porto, I., y Zubillaga, a. L. (2009). Restoration of coral populations in light of genetic diversity estimates. *Coral Reefs*, 28, 727–733. doi:10.1007/s00338-009-0520-x
- Sudhir Kumar, Glen Stecher, and Koichiro Tamura (2015) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0. *Molecular Biology and Evolution*.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Team, A. B. R. (2005). Atlantic *Acropora* Status Review Document. Report to National Marine Fisheries Service, Southeast Regional Office, 152 +App. Retrieved from <http://medcontent.metapress.com/index/A65RM03P4874243N.pdf>
- Tunnel, Jr. J.W., (2010). Introducción. In J. J.W. Tunnel, E. A. Chávez, y K. Withers (Eds.), *Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México* (pp. 1–5). México.
- Van Oppen, M. J. H., Willis, B. L., Van Vugt, H. W. J. a, y J, M. D. (2000). Examination of species boundaries in the *Acropora cervicornis* group (Scleractinia, Cnidaria) using nuclear DNA sequence analyses. *Molecular Ecology*, 9, 1363–1373.
- Vollmer, S., y Palumbi, S. (2002). Hybridization and the evolution of reef coral diversity. *Science*, 296 (2002), 2023-2025.

- Vollmer, S., y Palumbi, S. (2002). Restricted gene flow in the Caribbean staghorn coral *Acropora cervicornis*: Implications for the recovery of endangered reefs. *Journal of Heredity*, 98 (1), 40-50.
- Wallace, C.C. (1999). Staghorn corals of the world: a revision of the genus *Acropora*. CSIRO Publishing. Collingwood, Victoria. En: Van Oppen, M. J. H., Willis, B. L., Van Vugt, H. W. J. a, y J, M. D. (2000). Examination of species boundaries in the *Acropora cervicornis* group (Scleractinia, Cnidaria) using nuclear DNA sequence analyses. *Molecular Ecology*, 9, 1363–1373.
- Zavala-Hidalgo, J. (2003). Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research*, 108, 3389. doi:10.1029/2003JC001879
- Zavala-Hidalgo, J., Gallegos-García, A., Martínez-López, B., Morey, S. L., y O'Brien, J. J. (2006). Seasonal upwelling on the Western and Southern Shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean Dynamics*, 56, 333–338. doi:10.1007/s10236-006-0072-3

## ANEXOS

### Anexo 1. Extracción y calidad del ADN

Se consiguieron extraer concentraciones de ADN donde la mayoría estuvieron entre los 100-1500 ng/μl, a excepción de algunas muestras de Chinchorro y Cozumel donde las concentraciones fueron menores. Las purezas resultaron en su general superiores a 1.7 (A260/A280) (tablas ).

**Tabla I.** Concentraciones y pureza del ADN de individuos del arrecife Enmedio Tuxpan (n=12).

Región	No. de muestra	Pureza (A260/A280)	Concentración (ng/μl)
Enmedio Tuxpan	1	1.83	273.9
	2	1.84	219.6
	3	1.8	210
	4	1.84	451.6
	5	1.86	310.9
	6	1.82	268.1
	7	1.83	156.9
	8	1.87	271.7
	9	1.91	476.1
	10	1.94	1218.3
	13	1.94	1196.6
	15	1.89	921.6

**Tabla II.** Concentraciones y pureza del ADN de individuos del arrecife Anegada de Adentro (n=10).

Región	No. muestra	Pureza (A260/A280)	Concentración (ng/μl)
Anegada de Adentro	9	1.88	1083.1
	10	1.88	499.7
	11	1.96	1330.7
	12	1.87	774.6
	14	1.93	753.5
	20	1.92	933.6
	23	1.94	1330.4
	26	1.97	1465.3
	27	1.88	723.2
	28	1.96	1873

**Tabla III.** Concentraciones y pureza del ADN de individuos del arrecife Cayo Arcas (n=12).

Región	No. muestra	Pureza (A260/A280)	Concentración (ng/μl)
Cayo Arcas	1	1.81	186
	2	1.74	302.4
	3	1.84	433.8
	4	1.83	296
	5	1.81	62.4
	6	1.83	160.6
	7	1.83	401.8
	8	1.82	350.5
	9	1.86	1558.6
	10	1.91	788.7
	11	1.83	1057.3
	12	1.95	1499.3

**Tabla IV.** Concentraciones y pureza del ADN de individuos del arrecife Alacranes (n=13).

Región	No. muestra	Pureza (A260/A280)	Concentración (ng/μl)
Alacranes	1	1.92	141
	4	2.07	626.2
	9	2.08	730.6
	11	2.07	712.7
	12	2.08	946.1
	22	1.95	506.1
	28	1.91	355
	29	1.89	525.5
	30	1.93	404.9
	34	1.95	328.1
	38	1.97	926.2
	47	1.97	485.1
	50	1.94	199.2

**Tabla V.** Concentraciones y pureza del ADN de individuos del arrecife Cozumel (n=12).

Región	No. muestra	Pureza (A260/A280)	Concentración (ng/μl)
Cozumel	1	1.88	92
	2	2.16	87.2
	3	2.1	56.6
	4	1.97	67.2
	5	1.61	7.2
	6	1.92	376.9
	7	2.24	40
	8	2.53	99.3
	9	2.03	143.8
	10	2.5	165.3
	11	1.87	142.5
	12	2.43	23.5

**Tabla VI.** Concentraciones y pureza del ADN de individuos del arrecife Chinchorro (n=10).

Región	No. muestra	Pureza (A260/A280)	Concentración (ng/μl)
Chinchorro	1	2.13	91.4
	2	2.22	59.5
	7	2.32	82.8
	8	2.61	79.4
	9	1.8	6.8
	12	1.86	4.9
	14	2.27	343.9
	22	1.66	66.2
	34	1.53	34.7
	38	1.85	21.1