



Análisis morfométrico de las especies simpátricas del complejo *Crassiphycus corneus*-*C. usneoides* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe

Morphometric analysis of the sympatric species of the *Crassiphycus corneus*-*C. usneoides* complex (Gracilariaceae, Rhodophyta) of the Mexican coasts of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea

Martha Isabel Vilchis^{1,3,4} , Kurt M. Dreckmann¹ , Alejandra Quintanar² , Abel Sentíes¹ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: *Crassiphycus corneus* y *C. usneoides* forman un complejo morfológico de especies de macroalgas, debido a la sobreposición en los caracteres que las delimitan. Dada su baja plasticidad fenotípica y distribución simpátrica, la discriminación entre ambas especies resulta complicada. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo fue evaluar morfométricamente algunos caracteres anatómicos que permitan la discriminación de las especies del complejo.

Métodos: A partir de 24 medidas cuantitativas obtenidas de 40 ejemplares de *Crassiphycus corneus* y *C. usneoides*, se realizó un análisis de componentes principales para determinar si existía discriminación morfométrica entre las especies. El resultado de este análisis fue evaluado mediante un NP-MANOVA. La media aritmética y los intervalos de confianza de los caracteres con mayor peso en la discriminación fueron graficados. Complementariamente, se realizó un análisis de agrupamiento para dar mejor sustento a los análisis anteriores.

Resultados clave: El análisis de componentes principales arrojó 24 componentes, de los cuales los primeros tres explican 88.6% de la varianza. Dicho análisis y el NP-MANOVA mostraron que los caracteres que diferencian a ambas especies son el diámetro mayor del talo en la porción media y el diámetro mayor y menor del talo en la porción apical, los cuales, según la media aritmética, son significativamente más grandes en *Crassiphycus usneoides* que en *C. corneus*. El análisis de agrupamiento, basado en el índice de disimilitud de distancia euclidiana y el algoritmo UPGMA, robusteció los análisis anteriores, confirmando la presencia de dos grupos (*C. corneus* y *C. usneoides*).

Conclusiones: El análisis morfométrico realizado demostró ser eficiente para la segregación de las especies del complejo, y podrá servir como punto de referencia para la delimitación taxonómica de otras especies crípticas de macroalgas.

Palabras clave: análisis de agrupamiento, componentes principales, discriminación, especies crípticas, morfometría.

Abstract:

Background and Aims: *Crassiphycus corneus* and *C. usneoides* form a morphological complex of macroalgal species due to the overlap in the characters that delimit them. Given their low phenotypic plasticity and sympatric distribution, discrimination between both species is complicated. Therefore, the aim of this study was to morphometrically evaluate some anatomical characters that allow discrimination of species within the complex.

Methods: With the 24 quantitative measurements obtained from 40 specimens of *Crassiphycus corneus* and *C. usneoides*, a principal component analysis was performed to determine whether there was morphometric discrimination between the species. The result of this analysis was evaluated by a NP-MANOVA. The arithmetic means and confidence intervals of the characters with the greatest weight in discrimination were represented in a graphic. In addition, a cluster analysis was performed to better support the previous analysis.

Key results: The principal components analysis showed 24 components, of which the first three explain 88.6% of the variance. This analysis and the NP-MANOVA showed that the characters that differentiate both species are the largest diameter of the thallus in the medium portion and the largest and smallest diameter of the thallus in the apical portion, which, according to the arithmetic mean, are significantly larger in *Crassiphycus usneoides* compared to *C. corneus*. Cluster analysis based on the Euclidean distance and the UPGMA algorithm strengthened the previous analyses, confirming the presence of two groups (*C. corneus* and *C. usneoides*).

Conclusions: The performed morphometric analysis proved efficient for the segregation of the species of the complex, and may serve as a reference point for the taxonomic delimitation of other cryptic macroalgal species.

Key words: cluster analysis, cryptic species, discrimination, morphometry, principal components.

¹Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Departamento de Hidrobiología, Apdo. postal 55-535, 09340 Cd. Mx., México.

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

³Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Apdo. postal 55-535, 09340 Cd. Mx., México.

⁴Autor para la correspondencia: miva.uam@gmail.com

Recibido: 1 de agosto de 2019.

Revisado: 9 de septiembre de 2019.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 21 de octubre de 2019.

Publicado Primero en línea: 29 de noviembre de 2019.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 127 (2020).

Citar como:

Vilchis, M. I., K. M. Dreckmann, A. Quintanar y A. Sentíes. 2019(2020). Análisis morfométrico de las especies simpátricas del complejo *Crassiphycus corneus*-*C. usneoides* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. Acta Botanica Mexicana 127: e1596. DOI: 10.21829/abm127.2020.1596



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

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

A partir de la incorporación, a finales de los años 80, de la sistemática molecular a los estudios sobre diversidad, se ha ido haciendo cada vez más evidente que la riqueza de especies ha sido subestimada; esto debido al descubrimiento de especies crípticas (especies genéticamente independientes, pero morfológicamente similares). Esta situación ha podido ser resuelta eficazmente mediante análisis de morfometría (Kraan et al., 2001; Maderbacher et al., 2008; Abdel-Rahman et al., 2009; Grenat et al., 2012; Hidalgo et al., 2012; Borda y Ramírez, 2014), ya que complementan los análisis cualitativos cuantificando y evaluando estadísticamente la variación morfológica entre taxones (Umphey, 1996; Calle et al., 2008; Toro et al., 2010; Navia et al., 2015). Para el grupo de las macroalgas los análisis morfométricos son escasos (Verbruggen et al., 2005; Hidalgo et al., 2012; Núñez-Resendiz et al., 2015; Vilchis et al., 2019). De acuerdo con Verbruggen et al. (2005), se debe a que a simple vista estos organismos son poco adecuados para la investigación morfométrica, ya que sus estructuras y patrones de ramificación se caracterizan por una gran variación estocástica y plasticidad fenotípica. Sin embargo, debido a que los problemas de identificación morfológica son cada vez más frecuentes en este grupo, la morfometría ha comenzado a tener auge dentro de la ficología (Verbruggen et al., 2005; Hidalgo et al., 2012; Núñez-Resendiz et al., 2015).

El complejo *Crassiphycus corneus*-*C. usneoides*, integrado por *C. corneus* (J. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq y *C. usneoides* (C. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq, fue propuesto por Núñez-Resendiz et al. (2015) como consecuencia de la coincidencia morfológica entre ambas especies, atribuida a su baja plasticidad fenotípica. Dicho complejo está incorporado a la última revisión sistemática de la familia Gracilariaceae (Gurgel et al., 2018). De acuerdo con Dreckmann (2012), siguiendo las descripciones originales de Agardh (1852), el grosor del talo, la textura y el número de ramas podrían ser caracteres discriminantes entre *C. corneus* y *C. usneoides*. Autores como Taylor (1960), Fredericq y Hommersand (1989), Schneider y Searles (1991) y Ardito et al. (2014) mencionan que los principales caracteres de delimitación específica entre las especies son el patrón de ramificación y el número y tamaño de las células corticales y medulares. Sin embargo, Núñez-Resendiz et al.

(2015) indican que, al menos para las poblaciones mexicanas, estos caracteres se sobreponen, lo cual deriva en la evidente dificultad para la interpretación de los caracteres de delimitación específica. Dicha diferencia únicamente ha podido ser sustentada mediante caracteres moleculares (Núñez-Resendiz et al., 2015; 2016). El problema adquiere mayor relevancia, si se toma en cuenta que estas especies se encuentran distribuidas simpátricamente desde el norte del Golfo de México hasta el norte de Brasil (Dreckmann, 2012; Ardito et al., 2014; Núñez-Resendiz et al., 2015; Lyra et al., 2015).

Dado lo anterior, el objetivo del presente trabajo fue evaluar morfométricamente algunos caracteres anatómicos que permitan la discriminación de las especies del complejo *Crassiphycus corneus*-*C. usneoides*.

Materiales y Métodos

Preparación de las muestras

Los ejemplares analizados en el presente trabajo están depositados en la Colección de Macroalgas Marinas del Herbario Metropolitano de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMIZ, Cuadro 1), y fueron identificados molecularmente en los trabajos previos de Núñez-Resendiz et al. (2015; 2016).

Se extrajeron tres fragmentos de aproximadamente 4 mm de longitud de 20 ejemplares de *C. corneus* y 20 de *C. usneoides*, uno de la porción apical, otro de la porción media y el último de la porción basal (Fig. 1A). Estos fueron hidratados con agua corriente durante 30 minutos y fijados en FAA (formaldehído-alcohol-acético-agua) por tres días, con la finalidad de que el tejido se endureciera lo suficiente y no sufriera deformaciones en las siguientes manipulaciones. Posteriormente, en un micrófono de ultracongelación Leica CM 1510-3 (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania), se realizaron sobre cada fragmento cortes transversales de 10 µm de ancho, que fueron colocados en un portaobjetos y sometidos al siguiente tren de tinción y montaje: 1) hidratación con etanol al 95, 80, 75 y 50% durante cinco minutos por cada porcentaje, 2) tinción con verde rápido concentrado durante dos horas, 3) deshidratación con etanol al 30, 50, 75 y 100% durante cinco minutos por porcentaje y un minuto en alcohol terbutílico al 100%, 4) por último las muestras fueron montadas en Entellan (López-Curto et al., 2005).

Cuadro 1: Referencias de los ejemplares de herbario de *Crassiphycus corneus* (J. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq y *Crassiphycus usneoides* (C. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq analizados en este estudio, incluyendo números de herbario y localidad en la que fueron recolectados. Cada número de herbario contiene varios duplicados.

Especie	Número de herbario	Localidad
<i>Crassiphycus corneus</i> (J. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq	UAMIZ-612	Puerto Morelos, Quintana Roo
	UAMIZ-1282	Sisal, Yucatán
	UAMIZ-456	Puerto Morelos, Quintana Roo
	UAMIZ-1285	Puerto Progreso, Yucatán
	UAMIZ-1346	Isla Aguada, Campeche
	UAMIZ-1281	Puerto Progreso, Yucatán
	UAMIZ-457	Puerto Morelos, Quintana Roo
	UAMIZ-458	Puerto Morelos, Quintana Roo
	UAMIZ-957	Isla del Carmen, Campeche
<i>Crassiphycus usneoides</i> (C. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq	UAMIZ-1284	Puerto Telchac, Yucatán
	UAMIZ-1339	Puerto Morelos, Quintana Roo
	UAMIZ-1340	Sabancuy, Campeche
	UAMIZ-563	Playa del Carmen, Quintana Roo
	UAMIZ-458	Puerto Morelos, Quintana Roo
	UAMIZ-456	Puerto Morelos, Quintana Roo
	UAMIZ-970	Playa Bonita, Campeche
	UAMIZ-988	Playa Bonita, Campeche
	UAMIZ-1283	Puerto Morelos, Quintana Roo

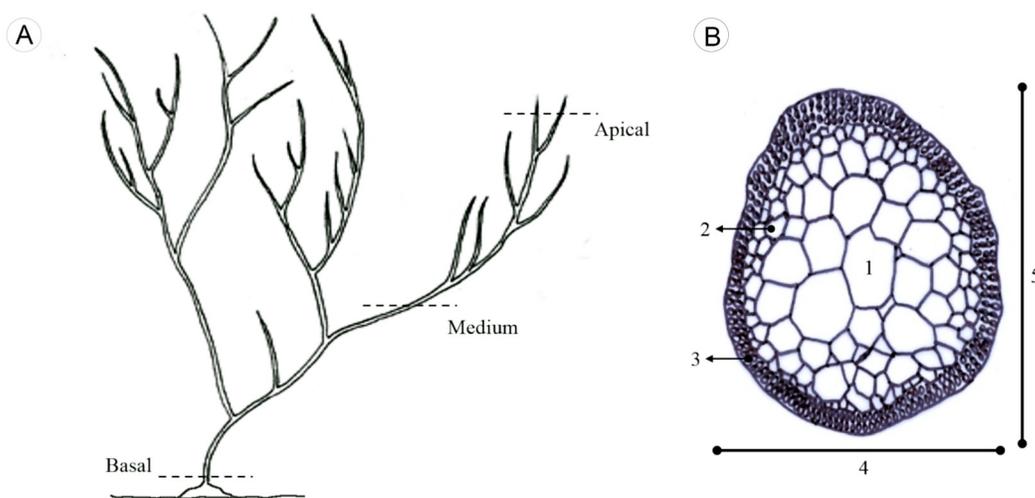


Figura 1: A. representación esquemática de los sitios en que fueron extraídos los fragmentos a analizar a lo largo del talo (modificada de [Dreckmann, 2012](#)); B. corte transversal donde se pueden distinguir los tipos de células a las que se hace referencia en este estudio: 1. células medulares, 2. células subcorticales, 3. células corticales, 4. diámetro menor del talo, 5. diámetro mayor del talo.

Análisis morfométrico

En un microscopio Leica DM LB (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania) equipado con un ocular micrométrico, se realizaron las siguientes mediciones en cada uno de los cortes: diámetro mayor y menor del talo en las porciones apical, media y basal, y largo y ancho promedio (medición promedio de cinco células) de las células corticales, subcorticales y medulares en cada porción (Fig. 1B). Los 24 caracteres cuantitativos fueron estandarizados y sometidos a un análisis de componentes principales (ACP) usando el programa PAST versión 2.17 (Hammer et al., 2001), con la intención de reducir las dimensiones del conjunto de datos. En el mismo programa y con los componentes principales (CP) resultantes, se realizó un NP-MANOVA con distancia euclidiana, esta última utilizada como medida que evalúa la diferencia entre las especies. La significancia de la separación de los grupos se midió mediante la permutación de la pertenencia a un grupo con 9999 repeticiones. Se utilizó la corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples (Sokal y Rohlf, 1995) para el cálculo de los valores resultantes de p . Es importante mencionar que el análisis multivariante de la varianza (MANOVA) fue descartado para el análisis, ya que no se cumplieron los supuestos, por ejemplo, la normalidad multivariante. Adicionalmente, se graficó la media aritmética e intervalos de confianza a 95%, para los caracteres que mostraron mayor peso para la discriminación de las especies del complejo.

Finalmente, la matriz original con los 24 caracteres cuantitativos se sometió a un análisis de agrupamiento en el programa PAST versión 2.17 (Hammer et al., 2001), bajo el índice de disimilitud de distancia euclidiana y el algoritmo por ligamiento promedio no ponderado (UPGMA, por sus siglas en inglés); el análisis resumió los resultados en un dendograma.

Resultados

El ACP arrojó 24 componentes, los primeros tres explicaron 88.6% de la varianza. En el Cuadro 2 se muestran los eigenvalores para cada medida. El primer CP acumuló 59.12% de la varianza total, y la variable que mejor la explicó fue el diámetro mayor del talo en la porción media (Fig. 2), que fue considerablemente mayor en *Crassiphycus usneoides* que en *C. corneus*, midiendo en promedio 286.5

y 182.2 μm , respectivamente (Fig. 3A). El segundo CP explicó 19.18% de la varianza total y la variable que mejor la explicó fue el diámetro menor del talo en la porción apical (Fig. 2), el cual, en promedio fue mayor en *C. usneoides* (122.4 μm) que en *C. corneus* (55.2 μm , Fig. 3B). El tercer componente acumuló 10.3% de la varianza total; la variable que mejor la explicó fue el diámetro mayor del talo en la porción apical; este carácter fue en promedio más grande en *C. usneoides* (134.3 μm) que en *C. corneus* (96.6 μm , Fig. 3C).

El NP-MANOVA evidenció que las medidas de los caracteres mencionados anteriormente mostraron diferencias significativas entre las especies comparadas mostrando un valor de $p < 0.005$ y un valor de F de 5.18.

El dendograma basado en la matriz original de caracteres mostró dos grupos (Fig. 4). El primero involucró a todos los ejemplares de *Crassiphycus corneus* y el segundo los de *C. usneoides*, robusteciendo de este modo los resultados del ACP descrito anteriormente.

Discusión

Los análisis realizados indican que los caracteres morfométricos más importantes para la discriminación de *Crassiphycus corneus* y *C. usneoides* se encuentran localizados en la porción apical y media del talo. Estos fueron el diámetro mayor del talo en la porción media y el diámetro menor y mayor en la porción apical. Las medidas registradas en la porción basal no aportaron suficiente información discriminatoria entre las especies, esto se debe a que las estructuras en esta porción tienden a deformarse dada su proximidad al pie de fijación, el cual soporta los fuertes movimientos del agua, además de que son las estructuras de mayor edad a lo largo del talo, recordando que estos organismos presentan un crecimiento uniaxial (Coomans y Hommersand, 1990; Dreckmann, 2012).

Núñez-Resendiz et al. (2015), como se mencionó anteriormente, integraron dentro de un complejo de especies a *Crassiphycus corneus* y *C. usneoides*, debido a su gran parecido morfológico (Fig. 5). Además, evidenciaron mediante un análisis morfométrico que el grosor del talo no es un carácter discriminante entre ambas especies como lo menciona Dreckmann (2012), ya que es posible encontrar ejemplares de *C. corneus* y *C. usneoides* con talos gruesos

Cuadro 2: Eigenvalores obtenidos del análisis de componentes principales (CP) a partir de 24 medidas lineales de las especies *Crassiphycus corneus* (J. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq y *C. usneoides* (C. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq.

Medidas	Porción	CP1	CP2	CP3
Diámetro mayor del talo	Apical	0.335	0.407	0.545
Diámetro menor del talo	Apical	0.337	-0.723	0.340
Diámetro mayor del talo	Media	0.615	0.090	-0.349
Diámetro menor del talo	Media	0.370	0.004	-0.355
Diámetro mayor del talo	Basal	0.256	0.422	0.342
Diámetro menor del talo	Basal	0.436	-0.350	0.194
Largo células corticales	Apical	0.006	0.012	0.004
Ancho células corticales	Apical	0.006	0.011	0.005
Largo células subcorticales	Apical	0.009	0.016	0.009
Ancho células subcorticales	Apical	0.008	0.013	0.018
Largo células medulares	Apical	-0.001	-0.013	0.040
Ancho células medulares	Apical	0.001	0.003	0.025
Largo células corticales	Media	0.005	0.010	0.005
Ancho células corticales	Media	0.005	0.010	0.004
Largo células subcorticales	Media	0.023	0.018	0.011
Ancho células subcorticales	Media	0.017	0.023	0.014
Largo células medulares	Media	0.005	0.003	-0.038
Ancho células medulares	Media	0.002	0.006	-0.015
Largo células corticales	Basal	0.018	0.027	0.012
Ancho células corticales	Basal	0.013	0.021	0.012
Largo células subcorticales	Basal	0.011	-0.008	-0.005
Ancho células subcorticales	Basal	0.007	0.000	0.000
Largo células medulares	Basal	0.013	0.006	-0.025
Ancho células medulares	Basal	0.023	0.009	-0.001

y delgados. Sin embargo, en el presente estudio, estos caracteres resultaron los más importantes para la discriminación. La diferencia entre ambos resultados probablemente esté en el manejo de los datos, ya que Núñez-Resendiz et al. (2015) consideraron estas medidas como el diámetro (mayor y menor) promedio de tres cortes transversales realizados en porciones diferentes del talo (apical, medio y basal), mientras que en este trabajo dichas medidas fueron consideradas separadamente, una por cada porción. Lo anterior evidencia que, para la discriminación de *C. corneus* y *C. usneoides*, es de suma importancia considerar la porción a lo largo del talo en la que se deben tomar las medidas.

El análisis morfométrico realizado demostró ser eficiente para la segregación de las especies del comple-

jo *Crassiphycus corneus*-*C. usneoides*, lo cual resulta trascendental si se toma en cuenta que hasta el momento, los caracteres morfológicos no brindan información suficientemente robusta para su diferenciación taxonómica, problema que es atribuido a la baja plasticidad fenotípica entre ambas especies, resultado de su distribución simpátrica, al ser especies sujetas a las mismas presiones de selección. Estos resultados, además, son relevantes debido a que *C. corneus* es considerada una fuente importante de agar, polisacárido usado ampliamente en la industria alimentaria, farmacéutica, biotecnológica y médica (Dreckmann 2012; Núñez-Resendiz et al., 2015).

En este sentido, resultaría necesario continuar con estudios morfométricos, incorporando la perspectiva geomé-

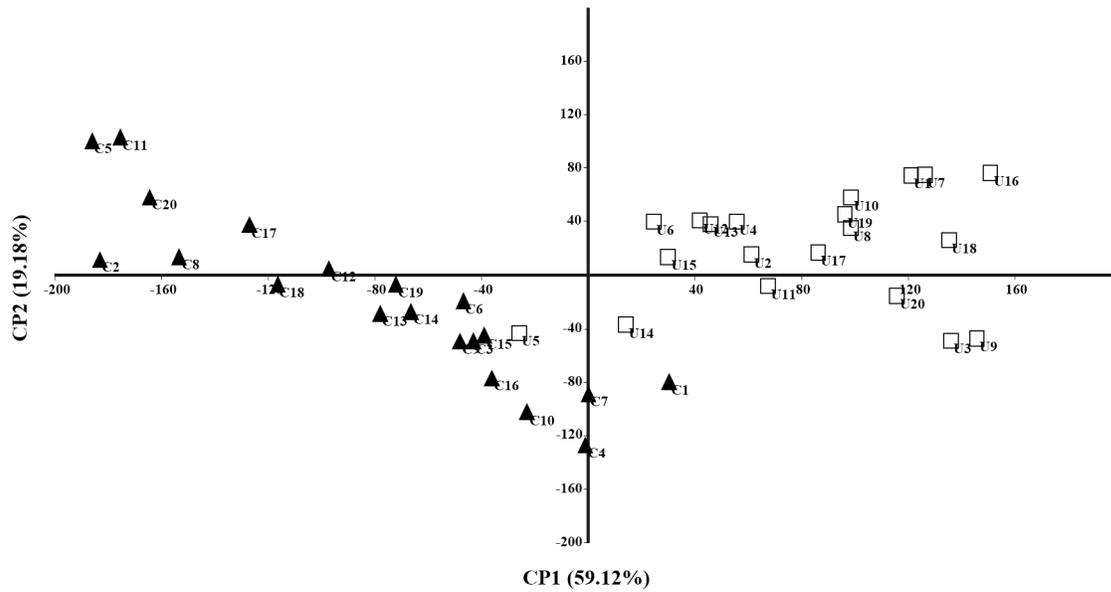


Figura 2: Diagrama de los dos primeros componentes principales, obtenidos a partir de 24 variables morfométricas para la discriminación de las especies *Crassiphycus corneus* (J. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq (□) y *C. usneoides* (C. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq (▲).

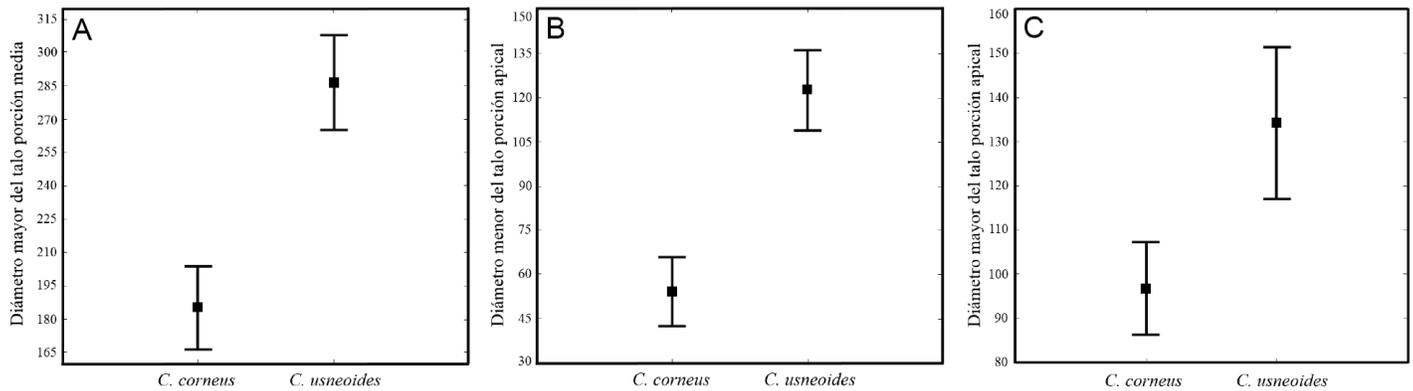


Figura 3: Diagrama comparativo de la media aritmética e intervalos de confianza al 95%, de los caracteres que resultaron con mayor peso para la discriminación de las especies del complejo *C. corneus*/*C. usneoides*. A. diámetro mayor del talo porción media; B. diámetro menor del talo porción apical; C. diámetro mayor del talo en la porción apical. Los cuadros negros representan la media aritmética y los bigotes los intervalos de confianza.

trica, la cual complementaría los resultados obtenidos, con la geometría o forma de las estructuras, permitiendo hallar nuevos caracteres que diferencien a ambas especies. Dichos estudios podrán servir como punto de referencia para la delimitación taxonómica de otras especies con la misma problemática, no solo dentro de la familia Gracilariaceae, si no de muchos géneros y familias de algas rojas.

Contribución de autores

MIV y KMD concibieron y diseñaron el estudio. MIV realizó los análisis y su interpretación, así como la redacción del manuscrito. AQ y AS contribuyeron a la adquisición y procesamiento de muestras. Todos los autores contribuyeron con la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

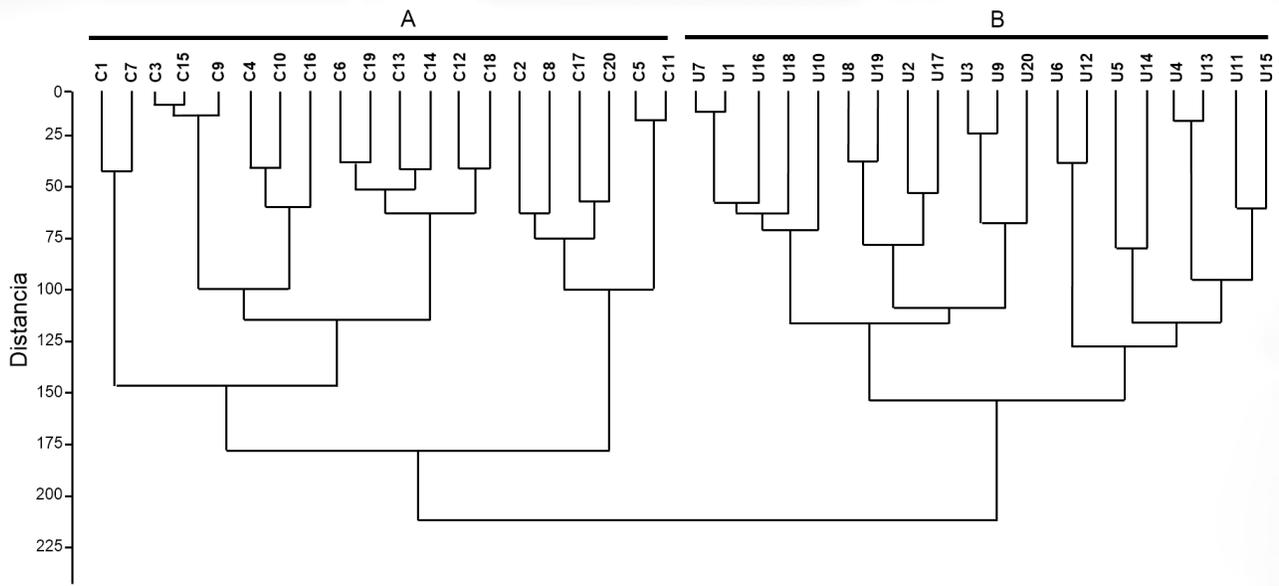


Figura 4: Dendrograma resultado del análisis de agrupamiento bajo el índice de disimilitud de distancia euclidiana y el algoritmo UPGMA, basado en 24 caracteres cuantitativos tomados de 40 ejemplares de: A. *Crassiphycus corneus* (J. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq; B. *C. usneoides* (C. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq.

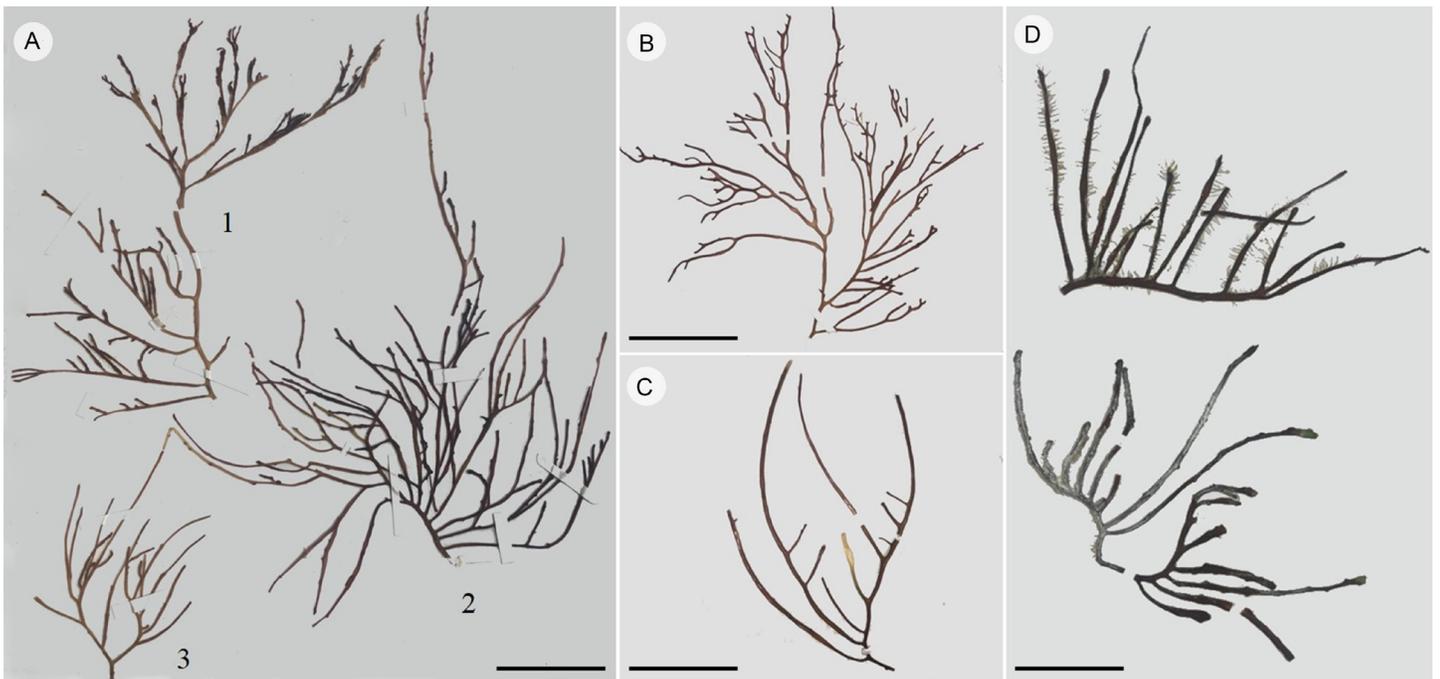


Figura 5: Ejemplares de *Crassiphycus corneus* (J. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq y *C. usneoides* (C. Agardh) Gurgel, J.N. Norris & Fredericq. A1. *C. usneoides* de Puerto Morelos, Quintana Roo; A2. *C. corneus* de Puerto Morelos, Quintana Roo; A3. *C. usneoides* de Puerto Morelos, Quintana Roo; B. *C. corneus* de Puerto Morelos, Quintana Roo; C. *C. usneoides* de Puerto Progreso, Yucatán; D. *C. corneus* de Puerto Progreso, Yucatán, México. Escala: 4 cm.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado parcialmente por los proyectos: UAMI-CBS 2019-2022: sesión 17.18-281118 y UAMICA-117, PRODEP-SEP y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través de la beca otorgada para realizar los estudios de posgrado (No. 302024) a MIV.

Agradecimientos

El primer autor agradece a Jiri Neustupa (Charles University of Prague) por sus valiosos comentarios y sugerencias sobre la parte metodológica, así como a Oscar Hernández y Daniel Sánchez por la asistencia técnica.

Literatura citada

- Abdel-Rahman, E. H., P. J. Taylor, G. Contrafatto, J. Lamb, P. Bloomer y C. T. Chimimba. 2009. Geometric craniometrics analysis of sexual dimorphism and ontogenic variation: case study based in two geographically disparate species, *Aethomys ineptus* from southern Africa and *Arvicanthis niloticus* from Sudan (Rodentia: Muridae). *Mammalian Biology* 74(5): 361-373. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2008.06.002>
- Agardh, J. G. 1852. Species genera et ordines algarum, seu descriptiones succinactae specierum, generum et ordinum, quibus algarum regnum constituitur. Volumis secundi: Algas florideas complectens, pt. 2, fasc. 2. C.W.K. Gleerup. Lund, Suecia. Pp. 786. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.title.1576>
- Ardito, S. M., A. Senties y K. M. Dreckmann. 2014. Caracterización morfoanatómica de *Hydropuntia usneoides* (Gracilariaceae, Rhodophyta) para la costa venezolana. *Interciencia* 39: 49-53.
- Borda, V. y R. Ramírez. 2014. Análisis morfométrico para la discriminación de especies: el caso del complejo *Megalobulimus leucostoma*. *Revista Peruana de Biología* 21(2): 117-124. DOI: <https://dx.doi.org/10.15381/rpb.v21i2.9814>
- Calle, D. A., M. L. Quiñones, H. F. Erazo y N. Jaramillo. 2008. Discriminación por morfometría geométrica de once especies de *Anopheles* (Nyssorhynchus) presentes en Colombia. *Biomedica* 28(3): 371-385. DOI: <https://doi.org/10.7705/biomedica.v28i3.75>
- Coomans, R. J. y M. H. Hommersand. 1990. Vegetative growth and organization. In: Cole, K. M. y R. G. Sheath (eds.). *Biology of the red algae*. Cambridge University Press. New York, USA. Pp. 275-304.
- Dreckmann, K. M. 2012. Los géneros *Gracilaria* e *Hydropuntia* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas del Golfo de México y Caribe. In: Senties, A. y K. M. Dreckmann (eds.). *Monografías Ficológicas Volumen 4*. Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa y Universidad de la Laguna. Cd. Mx., México. Pp. 111-203.
- Fredericq, S. y M. H. Hommersand. 1989. Proposal of the Gracilariales ord. nov. (Rhodophyta) based on an analysis of the reproductive development of *Gracilaria verrucosa*. *Journal of Phycology* 25(2): 213-227. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1989.tb00116.x>
- Grenat, P. R., N. E. Salas y A. L. Martino. 2012. Variación morfológica intra e interespecífica entre poblaciones de *Odonotophrynus* (Anura: Cycloramphidae) del área central de Argentina. *Revista de Biología Tropical* 60(4): 1589-1601. DOI: <https://doi.org/10.15517/RBT.V60I4.2076>
- Gurgel, C. F. D., J. N. Norris, W. E. Schmidt, H. N. Le y S. Fredericq. 2018. Systematics of the Gracilariales (Rhodophyta) including new subfamilies, tribes, subgenera, and two new genera, *Agarophyton* gen. nov. and *Crassiphycus* gen. nov. *Phytotaxa* 374(1): 1-23. DOI: <https://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.374.1.1>
- Hammer, Q., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.
- Hidalgo, G., A. J. Areces, J. E. Sánchez y D. M. Pérez. 2012. Morfometría de cuatro especies del complejo *Laurencia* Lamouroux (Rhodomelaceae: Ceramiales) en la plataforma noroccidental cubana. *Serie Oceanológica* 10: 42-53.
- Kraan, S., J. Rueness y M. D. Guiry. 2001. Are north Atlantic *Alaria esculenta* and *A. grandifolia* (Alariaceae, Phaeophyceae) conspecific? *European Journal of Phycology* 36(1): 35-42. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0967026201002967>
- López-Curto, M. L., J. Márquez y G. Murguía. 2005. Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. *Las prensas de ciencia*. Cd. Mx., México. Pp. 119-124.
- Lyra, G. D. M., E. D. S. Costa, P. B. De Jesús, J. C. G. De Matos, T. A. Caires, M. C. Oliveira, E. C. Oliveira, Z. Xi, J. M. D. C. Nunes y C. C. Davis. 2015. Phylogeny of Gracilariaceae (Rhodophyta): evidence from plastid and mitochondrial nucleotide sequences. *Journal of Phycology* 51(2): 356-366. DOI: <https://doi.org/10.1111/jpy.12281>
- Maderbacher, M., C. Bauer, J. Herler, L. Postl, L. Makasa y C. Sturmbauer. 2008. Assessment of traditional versus geometric

- morphometrics for discriminating populations of the *Tropheus moorii* species complex (Teleostei: Cichlidae), a Lake Tanganyika model for allopatric speciation. *Journal Zoological Systematics and Evolutionary Research* 46(2): 153-161. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2007.00447.x>
- Navia, D., C. B. Ferreira, A. C. Reis y M. G. Gondim Jr. 2015. Traditional and geometric morphometrics supporting the differentiation of two new *Retracrus* (Phytophidae) species associated with heliconias. *Experimental and Applied Acarology* 67(1): 87-121. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9934-z>
- Núñez-Resendiz, M. L., G. C. Zuccarello, K. M. Dreckmann y A. Sentíes. 2016. Phylogeography of *Hydropuntia cornea*/*Hydropuntia usneoides* complex (Gracilariales, Rhodophyta) in the Yucatan Peninsula. *Phycologia* 56(1): 14-20. DOI: <https://doi.org/10.2216/16-46.1>
- Núñez-Resendiz, M. L., K. M. Dreckmann, A. Sentíes, J. Díaz-Larrea y G. C. Zuccarello. 2015. Genetically recognizable but not morphologically: the cryptic nature of *Hydropuntia cornea* and *H. usneoides* (Gracilariales, Rhodophyta) in the Yucatan Peninsula. *Phycologia* 54(4): 407-416. DOI: <https://doi.org/10.2216/15-009.1>
- Schneider, C. W. y R. B. Searles. 1991. Seaweeds of the Southeastern United States: Cape Hatteras to Cape Canaveral. Duke University Press. Durham, USA. 553 pp.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company. New York, USA. Pp. 603-694.
- Taylor, W. R. 1960. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. University of Michigan Press. Ann Arbor, USA.
- Toro, I. M. V., S. G. Manríquez Soto y C. I. Suazo. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology* 28(4): 977-990. DOI: <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022010000400001>
- Umphrey, G. J. 1996. Morphometric discrimination among sibling species in the *fulva-rudis-texana* complex of the ant genus *Aphaenogaster* (Hymenoptera: Formicidae). *Canadian Journal of Zoology* 74(3): 528-559. DOI: <https://doi.org/10.1139/z96-060>
- Verbruggen, H., O. De Clerck, E. Cocquyt, W. H. C. F. Koostera y E. Coppejans. 2005. Morphometric taxonomy of siphonous green algae: a methodological study within the genus *Halimeda* (Bryopsidales). *Journal of Phycology* 41(1): 126-139. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.04080.x>
- Vilchis, M. I., J. Neustupa, K. M. Dreckmann, A. Quintanar y A. Sentíes. 2019. Discrimination of the species of the *Crassiphycus corneus*/*C. usneoides* complex (Gracilariales, Rhodophyta) through geometric morphometric analysis. *Nova Hedwigia* 109: 291-301. DOI: https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2019/0543