



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

VARIACIÓN GENÉTICA Y MORFOLÓGICA DE LOS  
CORALES *Pocillopora* (ANTHOZOA: SCLERACTINIA)  
EN EL PACÍFICO ORIENTAL

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
( Orientación Biología Marina )

Presenta

**DAVID ARTURO PAZ GARCÍA**

La Paz, Baja California Sur, Enero de 2015

## ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10:00 horas del día 1 del Mes de Diciembre del 2014, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

### **"Variación genética y morfológica de los corales *Pocillopora* (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico Oriental"**

Presentada por el alumno:

**David Arturo Paz García**

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN Biología Marina

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

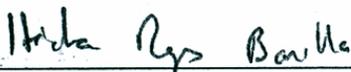
#### LA COMISION REVISORA



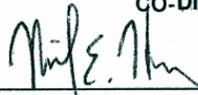
Dr. Eduardo F. Balart Páez  
CO-DIRECTOR



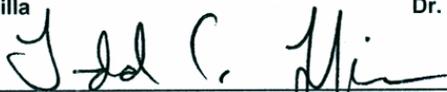
Dr. Francisco Javier García de León  
CO-DIRECTOR



Dr. Héctor Reyes Bonilla  
CO-TUTOR



Dr. Michael E. Hellberg  
CO-TUTOR



Dr. Todd C. LaJeunesse  
CO-TUTOR



DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,  
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

## **COMITÉ TUTORIAL**

### **Dr. Eduardo F. Balart Páez**

Co-Director de Tesis

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. La Paz, B. C. S., México.

### **Dr. Francisco Javier García de León**

Co-Director de Tesis

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. La Paz, B. C. S., México.

### **Dr. Héctor Reyes Bonilla**

Co-Tutor

Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B. C. S., México.

### **Dr. Michael E. Hellberg**

Co-Tutor

Louisiana State University, LA, E.U.

### **Dr. Todd C. LaJeunesse**

Co-Tutor

The Pennsylvania State University, PA, E.U.

## **COMITÉ REVISOR DE TESIS**

Dr. Eduardo F. Balart Páez

Dr. Francisco Javier García de León

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Dr. Michael E. Hellberg

Dr. Todd C. LaJeunesse

## **JURADO DEL EXAMEN**

Dr. Eduardo F. Balart Páez

Dr. Francisco Javier García de León

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Dr. Michael E. Hellberg

Dr. Todd C. LaJeunesse

## **SUPLENTE**

Dra. Elisa Serviere Zaragoza

Dr. Pedro Cruz Hernández

## RESUMEN

Los arrecifes coralinos son considerados como uno de los ecosistemas más productivos y más diversos del medio marino. Los corales del género *Pocillopora* son uno de los formadores de arrecifes más importantes del Pacífico Oriental y se caracterizan por presentar una alta variación en la morfología esquelética. La heterogeneidad ambiental a la que están expuestos puede favorecer la diferenciación genética y morfológica a lo largo de los gradientes ambientales. Esta variación ha generado confusión y debate sobre la validez taxonómica de las especies definidas con la morfología (i.e. morfoespecies). El objetivo del trabajo fue comparar la variación genética y morfológica de los miembros del género *Pocillopora* a lo largo del Pacífico Oriental. En el análisis molecular se incluyó dos regiones mitocondriales (ORF y CR) y por primera vez cuatro genes nucleares (ATP- $\beta$ , HSP70,  $\beta$ -Tubulina y MBS $\alpha$ -CA) fueron utilizados para analizar la variación de los corales *Pocillopora* en el Pacífico Oriental. El análisis morfológico fue realizado mediante mediciones de caracteres en ejemplares recolectados y con el seguimiento *in situ* de la plasticidad morfológica. El estudio incluyó muestras de las localidades del Golfo de California y del Pacífico Mexicano, Costa Rica e islas oceánicas como Isla Socorro (Archipiélago de Revillagigedo), Clipperton e Isla de Pascua. Como previamente fue reportado en la literatura para el Pacífico Oriental, se confirmó la presencia de tres linajes genéticos (Tipo 1, 2 y 3), además de un nuevo linaje exclusivo de la Isla de Pascua (Tipo *nov.*). Se reporta una extensión de la distribución del linaje genético Tipo 3 de aproximadamente 2000 km hacia el norte, encontrándose en Oaxaca y Costa Rica. No se encontró correspondencia entre el linaje genético y las características morfológicas de las morfoespecies. Sin embargo, se observó una mayor frecuencia de morfoespecies dentro de cada linaje. La reconstrucción filogénica de los cuatro genes nucleares concatenados evidenció cuatro grupos genéticos no reportados previamente en la literatura. El grupo 1 estuvo compuesto por las morfoespecies *P. damicornis*, *P. verrucosa* y morfotipos intermedios con una reducción de las verrugas. El grupo 2 fue el más heterogéneo e incluyó a una mayor cantidad de morfoespecies (*P. capitata*, *P. damicornis*, *P. verrucosa*, *P. meandrina*, *P. eydouxi*) y se caracterizó por presentar verrugas en las ramificaciones. Los grupos 3 y 4 estuvieron compuestos de la morfoespecie *P. damicornis* – *P. inflata* y *P. capitata*. El análisis morfológico y su relación con los parámetros ambientales en el linaje

genético Tipo 1 indican que en condiciones de alta corriente las morfoespecies (*P. damicornis*, *P. verrucosa* y *P. meandrina*) presentan mayor similitud en los caracteres morfológicos evaluados que en condiciones de baja corriente; mientras que la profundidad y la intensidad de luz estuvieron más relacionados con la variación morfológica en las condiciones de baja corriente. Por su parte, el análisis sobre el seguimiento de la morfología de las colonias a lo largo del tiempo no mostró cambios en los primeros dos años de monitoreo. Posteriormente, un evento de plasticidad morfológica fue registrado donde se documentó que el 23% de las colonias marcadas como *P. damicornis* cambiaron sus características morfológicas a las de *P. inflata* en solo siete meses. Este cambio de morfoespecies coincidió con una temporada de alta frecuencia de tormentas, baja concentración de clorofila-*a* y fue observado en la localidad de menor corriente, algunos meses después estas colonias comenzaron a recobrar la morfología inicial de *P. damicornis*. En conclusión, los cuatro linajes genéticos del complejo *Pocillopora* bien definidos con marcadores nucleares y mitocondriales con un patrón geográfico a lo largo del Pacífico Oriental, pueden ser considerados como especies distintas bajo el concepto filogenético de especie. El linaje genético Tipo 1 estuvo constituido por diferentes morfoespecies, algunas de ellas corresponden a un patrón de la variación morfológica relacionado con el grado de coordinación de caracteres, a la respuesta de las condiciones ambientales, y posibles diferencias en el programa genético subyacente del organismo.

Palabras clave: análisis filogenético, patrones morfológicos, morfoespecies, corales escleractinios.

Vo.Bo.



---

Dr. Eduardo F. Balart Páez

Co-Director de Tesis



---

Dr. Francisco J. García de León

Co-Director de Tesis

## ABSTRACT

Coral reefs are considered one of the most productive and most diverse marine ecosystems. Corals of the genus *Pocillopora* are one of the main reef-builders in the eastern Pacific and are distinguished by show high levels of variation in its skeletal morphology. Environmental heterogeneity in which corals are exposed can promote genetic and morphological differences along environmental gradients. This variation has led to confusion and debate about the taxonomic validity of morphologically defined species (i.e. morphospecies). The objective was to compare the genetic and morphological variation of the members of the genus *Pocillopora* along the eastern Pacific. The molecular analysis included two mitochondrial regions (ORF and CR) and by first time four nuclear genes (ATP- $\beta$ , HSP70,  $\beta$ -tubulin and MBS $\alpha$ -CA) were used in the analysis of *Pocillopora* corals in the eastern Pacific. The morphological analysis was realized by measuring traits of collected specimens and *in situ* following of morphological plasticity. The study included samples from locations of the Gulf of California and Mexican Pacific, Costa Rica and oceanic islands such as Isla Socorro (Revillagigedo Island), Clipperton and Easter Island. The presence of three genetic lineages (Type 1, 2 and 3) previously reported in the Eastern Pacific was confirmed, and a new exclusive lineage was found in Easter Island (Type *nov.*). Lineage Type 3 was found in Costa Rica and Oaxaca, representing an extension range of approximately 2000 km northward. No congruence between genetic lineage and morphospecies was found in this study. However, a higher frequency of morphospecies within each lineage was found. The phylogenetic analysis of concatenated nuclear genes showed four genetic clusters, no reported previously. Cluster 1 consisted in intermediate morphotypes of *P. damicornis* and *P. verrucosa* with remarkable reduction of verrucae. Cluster 2 was the one that had the highest number of morphospecies (*P. capitata*, *P. damicornis*, *P. verrucosa*, *P. meandrina*, and *P. eydouxi*) and was characterized by verrucae in their branches. Clusters 3 and 4 were composed by *P. damicornis* - *P. inflata* and *P. capitata* morphospecies. The morphological analysis and its association to environmental factors in the Lineage Type 1 indicate that under high current morphospecies (*P. damicornis*, *P. verrucosa* and *P. meandrina*) show greater similarity in traits than at low current location; while depth and intensity of light were associated with the morphological variation at low current. The monitoring of the colonies showed no change in the first two

years. A morphological plasticity event was reported later, 23% of *P. damicornis* colonies changed their morphological characteristics to *P. inflata* in only seven months. This morphospecies change coincided with a regime shift of high storm frequency, low chlorophyll-*a* and was observed at lower current location. The colonies began to recover the initial morphology of *P. damicornis* some months later. In conclusion, four distinct genetic lineages with nuclear and mitochondrial markers with a geographical pattern can be considered as distinct species under the phylogenetic species concept. Lineage Type 1 has different morphospecies that correspond to a pattern of morphological variation that is related to the degree of coordination of traits, response of environmental conditions, and possible differences in the underlying genetic program of the organism.

Keywords: phylogenetic analysis, morphological patterns, morphospecies, scleractinian corals.

**DEDICATORIA**

A

Sofía y Diana

por ser mi inspiración

A la memoria de mi Mamá

## AGRADECIMIENTOS

Al programa de Posgrado del CIBNOR y todo su equipo de trabajo de quien recibí apoyo durante la realización del estudio.

Al CONACYT por el otorgamiento de la beca de doctorado en ciencias con registro 160065, la cual me ayudó en la manutención durante la realización del estudio.

A los financiamientos obtenidos para la realización de este estudio:

Proyecto SEP-CONACYT (157993) “Efecto de la acidificación del océano en los arrecifes del Pacífico mexicano: paisaje genético, reconstrucción climática y crecimiento coralino”, a cargo de Eduardo F. Balart.

Al proyecto 2011 UNESCO-MAB Young Scientists “Morphological and genetic diversity status of coral reefs in three Mexican biosphere reserves”.

Al proyecto EP0.02 y PEP del CIBNOR por su apoyo logístico para las salidas de campo durante estos 4 años.

Agradezco a mis asesores:

Eduardo F. Balart Páez y Francisco J. García de León quienes me abrieron sus puertas en el CIBNOR para desarrollar esta investigación. A sus enseñanzas, consejos, regaños, orientación, apoyo y en fin, por ser una parte fundamental para la finalización de esta etapa académica.

Michael E. Hellberg quien me ha ayudado a crecer académicamente desde hace varios años y por ser siempre una parte vital para poner en perspectiva los avances y brindar motivación y pasión en el quehacer científico.

Héctor Reyes Bonilla por brindar su apoyo y hacerme “patinar” cada vez que puede para permitirme avanzar.

Todd C. LaJeunesse por su apoyo y atención durante el desarrollo de este estudio.

Quiero agradecer a las siguientes personas que contribuyeron con el apoyo económico adicional a los proyectos señalados arriba, la logística, gestión de permisos de recolecta para la obtención de muestras, discusión de ideas y resultados, y que sin ellas no hubiera sido posible la realización de este estudio.

Evie A. Wieters, Estación Costera de Investigaciones Marinas, Pontificia Universidad Católica de Chile. Por su accesibilidad y apoyo para el análisis de muestras procedentes de Isla de Pascua.

Jorge Cortés y Juan José Alvarado del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica (UCR). Quienes con mucho gusto contribuyeron en las salidas de campo y el análisis de muestras de Costa Rica.

Jean-François Flot de la University College London. Por su accesibilidad y por contribuir en el análisis de muestras y registro fotográfico de Clipperton y Bahías de Huatulco.

Nancy Saavedra Sotelo, Axayacatl Rocha Olivares y Luis Calderón del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Por la ayuda en la gestión de permisos, por la obtención y extracción de muestras de las diferentes regiones del Pacífico Mexicano.

Agradezco a Chalie Veron, Peter Glynn, Jorge Cortés, Héctor Reyes, Andrés López y a Sebastian Schmidt por las discusiones y charlas sobre la variación morfológica de los corales *Pocillopora* además de ayudar con la corroboración de las especies.

Un profundo agradecimiento a todo el personal técnico que con su ayuda fue posible desarrollar esta investigación.

Al personal del Laboratorio de Buceo y Embarcaciones del CIBNOR, especialmente a Mario Cota, Enrique Calvillo, Jorge Angulo, Andrés Gonzalez por su asistencia en las innumerables horas y salidas de monitoreo en el Golfo de California.

A todos los guías y asistentes de campo del CIMAR incluyendo a Jorge Cortés, Juan José Alvarado, Cindy Fernández, Jaime Nivia, Octavio Esquivel, Victoria Bogantes, Kimberly García y a Celeste Sánchez.

Al personal de la Estación Costera de Investigaciones Marinas, PUC, Evie Wieters, Alba Medrano y a Itziar Burgués por la ayuda en el trabajo de campo y registro fotográfico en Isla de Pascua.

Andrés López Pérez de la Universidad Autónoma Metropolitana, y a Omar Valencia y Daniel López de la Universidad del Mar por su ayuda en el trabajo de campo en Bahías de Huatulco.

A los integrantes del Laboratorio de Ecología Molecular de la UCR, Gustavo A. Gutiérrez Espeleta, Andrea Chaves, Otto Monge, Fernando Calderón, y a Genuar Núñez por su invaluable ayuda y por brindarme un espacio en el laboratorio.

A Noemi Bocanegra del Laboratorio de Necton y Ecología de arrecifes del CIBNOR por su asistencia con el laboratorio y con el resguardo de ejemplares de coral.

A Carmen Rodríguez Jaramillo y Eulalia Meza Chávez, del Laboratorio de Histología e Histoquímica del CIBNOR, por su apoyo en el procesamiento de muestras de *P. damicornis*-*P. inflata*.

A Ariel Cruz Villacorta, del Laboratorio de Microscopía Electrónica del CIBNOR, por su apoyo en el procesamiento de muestras.

Un agradecimiento a aquellas personas que brindaron su ayuda durante las estancias de investigación. A Victor Hugo Beltrán (Australian Institute of Marine Science) y Manon Fourriere por brindarme un espacio en Townsville y Cairns durante la estancia. Al personal del CIMAR-UCR que auxiliaron con las salidas y que estuvieron al pendiente del desarrollo del mismo a Alvaro Morales, Eleazar Ruiz y Emma Segura.

A los integrantes del Laboratorio de Necton y Ecología de Arrecifes del CIBNOR que contribuyeron con incansables horas bajo el agua durante los monitoreos. Gracias Alejandro Aldana, Rafael Cabral, Angélica Campos, Pedro González, Salwa El Katthabi, Sofía Mendez y José Melendez. También agradezco a aquellas personas que ocasionalmente fueron parte de esta travesía: a David Vega, Fernando Aranceta, Saúl González y Marce Velez.

Muchas gracias a Noemi Bacanegra y Ruth Ochoa por los raites, comidas, festejos y pláticas con café; estos años no hubieran sido lo mismo sin ustedes.

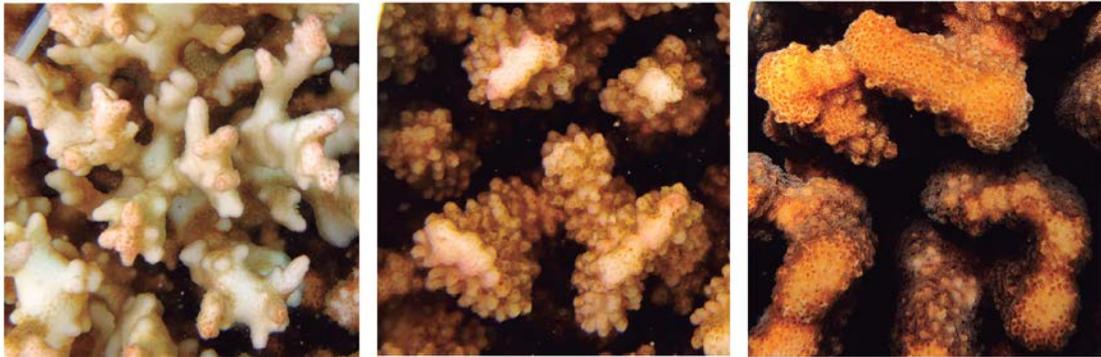
A la gran familia GENCON, a Fausto, Cristina, Sara, Caro, Tania, Paulina, Cari, Adrian, Ricardo, Emiliano, Leo y Miguel. Estoy agradecido por formar parte de este grupo y valoro enormemente todas las enseñanzas, el apoyo, los festejos y logros que se han realizado durante este tiempo. Sigamos manteniendo la calidad académica que nos ha caracterizado.

Muchas Gracias a mi gran familia Paz García y Sánchez Toyos cuyos integrantes me han apoyado en todo durante estos años.

Finalmente, a mi amada esposa Diana C. Sánchez Toyos y a mi pequeña Sofía Anaid Paz Sánchez que realizaron tantos sacrificios, brindaron de su tiempo, por apoyarme en todo momento y por ser parte de este nuevo logro.

A todos, muchas Gracias.

# *Coral Reefs*



*Created by Nature  
and  
Perfectured by Evolution*

## CONTENIDO

RESUMEN .....	i
ABSTRACT .....	iii
DEDICATORIA.....	v
AGRADECIMIENTOS.....	vi
LISTA DE FIGURAS .....	xiv
LISTA DE TABLAS .....	xvi
LISTA DE ANEXOS .....	xvii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	4
2.1 Delineación de especies en los corales <i>Pocillopora</i> .....	4
2.1.1 Estudios morfológicos.....	4
2.1.2 Estudios genéticos .....	5
2.2 Morfología en relación con el ambiente .....	8
2.2.1 Plasticidad fenotípica y modularidad.....	9
2.2.2 Estudio a través del paisaje .....	11
3. JUSTIFICACIÓN.....	13
4. OBJETIVOS.....	14
4.1 Objetivo general.....	14
4.2 Objetivos particulares .....	14
5. HIPÓTESIS .....	15
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
6.1 Sitios de estudio en el Pacífico Oriental .....	16
6.2 Identificación de morfoespecies .....	16
6.3 Recolecta de muestras.....	20
6.4 Análisis genético.....	20
6.4.1 Extracción y visualización de ADN.....	20
6.4.2 Marcadores moleculares.....	20
6.4.3 Amplificación y secuenciación de productos.....	21
6.4.4 Diversidad genética.....	22
6.4.5 Análisis filogenético.....	24

6.5	Análisis morfológico.....	25
6.5.1	Adquisición de datos .....	25
6.5.2	Patrones de la variación morfológica.....	29
6.5.3	Modularidad fenotípica .....	29
6.6	Análisis del paisaje morfológico.....	30
6.6.1	Marcaje y georeferenciación de colonias.....	30
6.6.2	Características del paisaje ( <i>Seascape</i> ).....	32
6.6.2.1	Modelo digital batimétrico .....	32
6.6.2.2	Modelo digital de corrientes.....	32
6.6.2.3	Intensidad de Luz .....	33
6.6.3	Análisis estadísticos .....	34
6.7	Plasticidad morfológica .....	36
6.7.1	Seguimiento temporal de la morfología en colonias.....	36
6.7.2	Frecuencia de tormentas y datos satelitales.....	36
6.7.3	Cambios en las condiciones ambientales .....	37
7.	RESULTADOS .....	38
7.1	Análisis genético.....	38
7.1.1	Linajes genéticos y su distribución en el Pacífico Oriental .....	38
7.1.2	Diversidad genética.....	40
7.1.3	Reconstrucción filogenética entre linajes del Pacífico Oriental e Indo-Pacífico.....	42
7.1.4	Congruencia morfológica dentro de los linajes genéticos.....	44
7.2	Análisis morfológico.....	48
7.2.1	Patrones de la variación morfológica.....	48
7.2.2	Modularidad fenotípica .....	52
7.3	Análisis del paisaje morfológico.....	53
7.3.1	Características del paisaje .....	53
7.3.1.1	Modelo digital batimétrico .....	53
7.3.1.2	Modelo digital de corriente.....	55
7.3.2	Análisis estadísticos .....	57
7.3.2.1	Correlación entre variables ambientales y caracteres morfológicos .....	57
7.3.2.2	Patrones espaciales .....	59

7.4 Plasticidad morfológica .....	63
7.4.1 Plasticidad morfológica entre las morfoespecies .....	63
7.4.2 Cambio de condiciones ambientales .....	65
8. DISCUSSION.....	67
8.1 Análisis genético.....	67
8.1.1 Diversidad genética de los linajes y su distribución en el Pacífico Oriental.....	67
8.1.2 Reconstrucción filogenética entre linajes del Pacífico Oriental e Indo-Pacífico.	71
8.1.3 Congruencia morfológica dentro de los linajes genéticos.....	72
8.2 Análisis morfológico: Patrones de variación morfológica y modularidad .....	76
8.3 Análisis del paisaje morfológico.....	80
8.4 Plasticidad morfológica .....	82
8.5 Significando de las evidencias y futuras direcciones de estudio .....	84
9. CONCLUSIONES.....	87
10. REFERENCIAS .....	89
11. ANEXOS .....	100

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Distribución de los tres linajes genéticos en el Pacífico Oriental (modificado de Pinzón y LaJeunesse, 2011). .....	7
<b>Figura 2.</b> Patrones de la variación morfológica inducido por condiciones ambientales. ....	9
<b>Figura 3.</b> Esquema del análisis del paisaje morfológico. ....	12
<b>Figura 4.</b> Esquema general de los métodos del estudio. ....	17
<b>Figura 5.</b> Ubicación de los sitios de muestreo. ....	18
<b>Figura 6.</b> Caracteres morfológicos en este estudio. ....	26
<b>Figura 7.</b> Métodos para la obtención de datos del modelo batimétrico y georeferenciación de las colonias coralinas. ....	31
<b>Figura 8.</b> Métodos utilizados para obtener la información del paisaje (corriente e intensidad de luz). ....	34
<b>Figura 9.</b> Distribución de linajes genéticos en el Pacífico Oriental. ....	39
<b>Figura 10.</b> Reconstrucción filogenética del género <i>Pocillopora</i> utilizando la región mitocondrial ORF. ....	43
<b>Figura 11.</b> Reconstrucción filogenética concatenada mediante inferencia bayesiana a partir de A) dos regiones mitocondriales (CR y ORF) y B) cuatro genes nucleares (ATP- $\beta$ , HSP70, $\beta$ -Tubulina, MBS $\alpha$ -CA) en el Pacífico Oriental. ....	45
<b>Figura 12.</b> Fotografías <i>in situ</i> de las morfoespecies en los linajes genéticos Tipo 2, 3 y <i>P.</i> Tipo <i>nov.</i> en el Pacífico Oriental. ....	46
<b>Figura 13.</b> Fotografías <i>in situ</i> de las morfoespecies representativas de los grupos genéticos encontrados en el linaje <i>Pocillopora</i> Tipo 1 en el Pacífico Oriental. ....	47
<b>Figura 14.</b> Diferencias en caracteres morfológicos (media $\pm$ ES) entre las morfoespecies del linaje <i>Pocillopora</i> Tipo 1 en el sitio de baja corriente (BC, naranja) y alta corriente (AC, verde). ....	49
<b>Figura 15.</b> Patrones de variación morfológicas entre las morfoespecies del linaje <i>Pocillopora</i> Tipo 1 en diferentes condiciones de corriente. ....	50
<b>Figura 16.</b> Análisis de discriminante canónico de tres morfoespecies del linaje <i>Pocillopora</i> Tipo 1 entre el sitio de baja corriente (BC, símbolos sólidos) y alta corriente (AC, símbolos abiertos). ....	51
<b>Figura 17.</b> Modularidad fenotípica entre las morfoespecies del linaje <i>Pocillopora</i> Tipo 1 en diferentes condiciones de corriente. ....	52
<b>Figura 18.</b> Modelo digital batimétrico en las comunidades coralinas estudiadas. ....	54
<b>Figura 19.</b> Modelo digital de corrientes en las comunidades coralinas estudiadas. ....	56
<b>Figura 20.</b> Análisis de correspondencia canónica entre variables ambientales y caracteres morfológico en dos transectos ubicados en comunidades coralinas al sur del Golfo de California. ....	58
<b>Figura 21.</b> Análisis espacial multivariado por transecto de los caracteres morfológicos significativos en el estadístico $r$ de Pearson. ....	61

- Figura 22.** Indicador local de la asociación espacial (LISA) de los caracteres morfológicos significativos por sitio en las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1. .... 62
- Figura 23.** Seguimiento de colonia marcada en Isla Gaviotas mostrando el cambio de la morfoespecie *P. damicornis* (A-B) a *P. inflata* (C) ambos dentro del linaje *Pocillopora* Tipo 1. .... 64
- Figura 24.** Frecuencia de tormentas (A) en el sur del Golfo de California desde 2010 hasta 2013, y (B) en el sur del Pacífico mexicano (sitio de recolecta de Glynn 1999) desde 1994 hasta 1997..... 66
- Figura 25.** Comparación de la diversidad haplotípica y nucleotídica del gen HSP70 entre los linajes genéticos del Pacífico Oriental y del Indo-Pacífico. .... 70

**LISTA DE TABLAS**

<b>Tabla I.</b> Información de sitios de estudio y muestras analizadas de los corales <i>Pocillopora</i> en el Pacífico Oriental. ....	19
<b>Tabla II.</b> Iniciadores utilizados para la amplificación de PCR, secuenciación y modelo evolutivo para análisis filogenético. ....	23
<b>Tabla III.</b> Caracteres morfológicos de la ramificación utilizados en el análisis de diferenciación entre morfoespecies. ....	27
<b>Tabla IV.</b> Caracteres morfológicos de la colonia utilizados en el análisis del paisaje morfológico. ....	28
<b>Tabla V.</b> Diversidad genética de los linajes <i>Pocillopora</i> en el Pacífico Oriental. ....	41
<b>Tabla VI.</b> Correlación espacial significativa entre variables ambientales y los caracteres morfológicos. ....	59

## LISTA DE ANEXOS

<b>Anexo I.</b>	Resumen de principales conceptos de especie (modificado de De Queiroz, 2007). .....	100
<b>Anexo II.</b>	Lista de linajes genéticos identificados a partir de marcadores mitocondriales (ORF y CR) y su equivalencia de nombre utilizados por distintos autores.....	102
<b>Anexo III.</b>	Distribución de los subgrupos del linaje <i>Pocillopora</i> Tipo 3 en el Indo-Pacífico (tomado de Pinzón <i>et al.</i> 2013). .....	103
<b>Anexo IV.</b>	Fotografías <i>in situ</i> representativas de las morfoespecies del linaje <i>Pocillopora</i> Tipo 1 analizadas en el presente estudio.....	104
<b>Anexo V.</b>	Ejemplos de patrones espaciales utilizando el estadístico I de Moran. ....	105
<b>Anexo VI.</b>	Red haplotípica de las dos regiones mitocondriales construida mediante máxima verosimilitud. ....	106
<b>Anexo VII.</b>	Red haplotípica concatenada construida mediante máxima verosimilitud de dos regiones mitocondriales (ORF y CR). .....	107
<b>Anexo VIII.</b>	Red haplotípica del gen $\beta$ -Tubulina. ....	108
<b>Anexo IX.</b>	Red haplotípica del gene MBS $\alpha$ -CA.....	109
<b>Anexo X.</b>	Red haplotípica del gene ATP- $\beta$ por linaje mitocondrial. ....	110
<b>Anexo XI.</b>	Red haplotípica del gene ATP- $\beta$ por región geográfica. ....	111
<b>Anexo XII.</b>	Red haplotípica del gene ATP- $\beta$ por morfoespecies. ....	112
<b>Anexo XIII.</b>	Red haplotípica del gen HSP70 mostrando la relación entre linajes del Pacífico Oriental y Australia Oriental.....	113
<b>Anexo XIV.</b>	Diversidad genética de los linajes <i>Pocillopora</i> en el Pacífico Oriental y Australia Oriental.....	114
<b>Anexo XV.</b>	Porcentaje de correcta clasificación de las morfoespecies del linaje <i>Pocillopora</i> Tipo 1 a partir del análisis de discriminantes canónico. ....	115
<b>Anexo XVI.</b>	Pruebas estadísticas que corroboran el patrón de variación morfológica entre especies. ....	116
<b>Anexo XVII.</b>	Localización de transecto en (A) Isla Gaviotas y (B) Punta Galeras.....	117
<b>Anexo XVIII.</b>	Estimaciones de corriente en tres comunidades coralinas al sur del Golfo de California. ....	118
<b>Anexo XIX.</b>	Resumen del análisis espacial mediante el estadístico I de Moran en las comunidades coralinas estudiadas. ....	119
<b>Anexo XX.</b>	Seguimiento <i>in situ</i> de colonias de <i>Pocillopora</i> Tipo 1.....	120
<b>Anexo XXI.</b>	Promedio mensuales de (A) concentraciones de clorofila <i>a</i> , (B) radiación fotosintéticamente activa y (C) temperatura superficial del mar al sur del Golfo de California entre los años 2010 y 2014. ....	121
<b>Anexo XXII.</b>	Información de las tormentas mencionadas en la Figura 24.....	122
<b>Anexo XXIII.</b>	Artículos.....	123

## 1. INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son considerados como uno de los ecosistemas más productivos y diversos del medio marino; contribuyen con la formación de estructuras físicas y crean diversos hábitats para la sustentación de una gran diversidad de flora y fauna marina (Veron, 1995). Además de su importancia biológica y ecológica, estos ecosistemas poseen un inmenso valor económico con una derrama estimada en millones de dólares anualmente, derivada de actividades como la pesca, recreación, turismo y protección de la zona costera contra erosión y huracanes (Moberg y Folke, 1999; Barbier *et al.*, 2011; Spalding *et al.*, 2001).

Los corales escleractinios son el componente principal de los arrecifes coralinos, y aunque las principales estructuras arrecifales se encuentran distribuidas en los trópicos, estos organismos pueden encontrarse en una amplia variedad de condiciones ambientales (Veron, 1995; 2000). La heterogeneidad ambiental a la que están expuestos puede favorecer la diferenciación genética y morfológica a lo largo de gradientes ambientales (Veron, 1995; Todd, 2008; Fusco y Minelli, 2010). La comprensión de estas diferencias es crucial para la delimitación de las especies, obtener estimaciones precisas de la diversidad, para la aplicación de las iniciativas apropiadas de conservación y manejo, así como para entender los mecanismos responsables del origen de dicha diversidad.

El debate de la definición y delimitación de las especies ha persistido por siglos; la razón radica en la falta de conocimiento del mundo natural, la naturaleza multifactorial de los organismos y los diferentes criterios utilizados para definirlos (Stat *et al.*, 2012). Diferentes conceptos han sido propuestos, pero la definición depende del grupo de estudio (ver revisiones realizadas por Mayden, 1997; de Queiroz, 2007; Stat *et al.*, 2012). En el Anexo I se presenta un resumen de los principales conceptos de especie utilizados en este documento y de uso frecuente en la literatura.

La descripción de especies de coral han sido tradicionalmente basadas en las diferencias de la estructura del esqueleto (i.e. concepto morfológico de especie, Anexo I; Best *et al.*, 1984; Veron, 2013). Sin embargo, los corales pueden modificar su morfología para enfrentar cambios en las condiciones ambientales a través del tiempo (Prada *et al.*, 2008; Todd, 2008). La diferenciación morfológica puede atribuirse a la interrupción del

flujo genético entre las poblaciones en el proceso de especiación (Carlson y Budd, 2002; Prada *et al.*, 2008) generando las diferencias en el programa genético subyacente del organismo durante el periodo de aislamiento (de Kroon *et al.*, 2005; Ghalambor *et al.*, 2007). Así, la morfología de los corales puede ser moldeada por efectos genéticos, ambientales y la interacción de ambos factores al mismo tiempo (Mass y Genin, 2008; Prada *et al.*, 2008; Todd, 2008). Este comportamiento plástico y la aparentemente elección inadecuada de caracteres morfológicos han generado una considerable confusión en la taxonomía y sistemática de los corales escleractinios (Fukami *et al.*, 2008).

En los últimos 30 años, el conjunto de diferentes herramientas ecológicas, morfológicas y moleculares han sido utilizadas para ayudar a la delimitación de especies en corales. Las herramientas ecológicas se basan principalmente en la observación directa de los organismos *in situ*, los cuales han brindado información sobre las diferencias en distribución y abundancia, y diferencias en mortalidad debido al contacto directo entre organismos (i.e. concepto ecológico de especie, Anexo I; Lang, 1984; Weil y Knowlton, 1994; Veron, 2013). Las herramientas morfológicas se basan en las características del esqueleto coralino y las diferentes estructuras han sido informativas dependiendo del género coralino estudiado. Por ejemplo, géneros como *Orbicella* (anteriormente complejo “*Montastraea*” *annularis*) y *Porites* son grupos que han sido diferenciados principalmente por las micro-estructuras de los coralites (Weil y Knowlton, 1994; López-pérez *et al.*, 2003; Budd *et al.*, 2011), mientras que otros grupos de corales como *Pocillopora* y *Stylophora* han sido estudiados mediante los caracteres de las ramificaciones y forma colonial (Budd, 1990; Flot *et al.*, 2011; Schmidt-Roach *et al.*, 2014). Entre las herramientas moleculares, el uso de diversas secuencias del ADN nuclear y mitocondrial han permitido delinear especies (i.e. concepto filogenético de especie, Anexo I) y resolver relaciones entre grupos estrechamente relacionados por la variación morfológica (Fukami *et al.*, 2004; Benzoni *et al.*, 2010). Aunque también existen ejemplos donde la información molecular no posee suficiente resolución debido a la plasticidad morfológica en diferentes géneros (Forsman *et al.*, 2009, 2010; Flot *et al.*, 2011; Pinzón y LaJeunesse, 2011; Stat *et al.*, 2012). En una reciente revisión, Stat *et al.* (2012) señalan que la importancia para la taxonomía actual es reconocer si diferentes especímenes son miembros del mismo linaje, y proponen que la

delineación de especies en los corales escleractinios debe de incluir: 1) información filogenética de múltiples genes en diferentes miembros del género, 2) muestras procedentes de varias localidades tratando de cubrir la distribución del grupo en diferentes condiciones ambientales, y 3) muestras de diferentes individuos con sus variantes morfológicas por localidad para incluir la mayor parte de la variación biológica. Así, las características fenotípicas que resulten congruentes con la información molecular podrán ser usadas para la delineación de especies.

Los corales del género *Pocillopora* son un excelente ejemplo de como la interpretación de la variación morfológica y la delimitación de especies puede representar todo un reto. Los corales *Pocillopora* son uno de los géneros formadores de arrecifes más importantes de la región del Indo-Pacífico. Se distribuyen ampliamente desde el Mar Rojo, Océano Indico y a través del Océano Pacífico (Glynn y Ault, 2000; Veron, 2000). Este grupo ha sido objeto de estudios ecológicos, genéticos y fisiológicos debido a su sensibilidad a los cambios ambientales. Han sufrido mortalidades masivas debido al blanqueamiento y en consecuencia han experimentado una disminución de sus poblaciones alrededor del mundo (Hughes *et al.*, 2003; Iglesias-Prieto *et al.*, 2004; LaJeunesse *et al.*, 2010; Ziegler *et al.*, 2014).

En el Pacífico Oriental, los corales *Pocillopora* se distribuyen comúnmente en aguas someras (1-8 m) y representan los corales formadores de arrecifes y comunidades coralinas más importantes de la región, a pesar de crecer bajo condiciones ambientales con amplios cambios inter-anales que son adversos para el desarrollo coralino (Kleypas *et al.*, 1999; Glynn y Ault, 2000; Halfar *et al.*, 2005; Manzello *et al.*, 2008). Asociado a esta fluctuación en las condiciones ambientales, los corales *Pocillopora* presentan una alta variación en su morfología esquelética (Glynn y Ault, 2000; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001; Rodriguez-Ramirez y Zapata, 2011). Esta variación ha generado una confusión y debate sobre la validez taxonómica de las especies del género *Pocillopora* definidas por su morfología en el Pacífico Oriental (Glynn y Ault, 2000; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001; Veron, 2002).

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 Delineación de especies en los corales *Pocillopora*

La identificación de especies de este género se ha basado principalmente en la morfología del esqueleto de la colonia, la forma y el tamaño de las ramificaciones y verrugas, así como las características del coralite (Veron y Pichon, 1976; Glynn, 1999; Veron, 2000, 2002; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001). Sin embargo, estudios que incluyen trasplantes (Nakamura y Yamasaki, 2006; Mass y Genin, 2008) y simulaciones del crecimiento (Kaandorp, 1999; Chindapol *et al.*, 2013) han demostrado que los corales *Pocillopora* tienen la capacidad de producir diferentes morfologías en respuesta a las condiciones ambientales. Esta amplia capacidad de los corales *Pocillopora* para producir variaciones morfológicas en combinación con la utilización de caracteres aparentemente diagnósticos, ha propiciado confusión y debate sobre la identidad de las especies (Combosch *et al.*, 2008; Pinzón y LaJeunesse, 2011; Stat *et al.*, 2012), sobre todo en el Pacífico Oriental donde los corales *Pocillopora* poseen una enorme traslape en las características morfológicas (Glynn y Ault, 2000; Veron, 2000; López-Pérez, 2012). Por su parte, la mayoría de los estudios moleculares han sido empleados para determinar la congruencia entre linajes genéticos y las especies descritas a partir de la morfología colonial (de aquí en adelante referidas como morfoespecies). A continuación se presenta una síntesis de las evidencias morfológicas y genéticas que han llevado a la delineación de especies en el género *Pocillopora*.

#### 2.1.1 Estudios morfológicos

Aunque la morfología ha representado tradicionalmente a la principal herramienta para la delimitación de especies, relativamente pocos estudios han utilizado herramientas cuantitativas (i.e. morfometría, concepto fenético de especie) en el género *Pocillopora*. La morfología ha sido estudiada mediante la taxonomía numérica (i.e. presencia y ausencia de caracteres) en Hawaii (Powers, 1970; Powers y Rohlf, 1972) y Colombia (Cantera *et al.*, 1989), y aplicación de análisis morfométricos en las Islas de Galápagos (Budd, 1990). Estos estudios distinguieron a *P. damicornis*, *P. capitata*, y un grupo compuesto por *P. elegans* - *P. eydouxi* en el Pacífico Oriental (Cantera *et al.*, 1989; Budd, 1990), mientras

que en Hawaii *P. damicornis*, *P. meandrina* y *P. lingulata* fueron morfológicamente diferentes (Powers, 1970; Powers y Rohlf, 1972). Después de estas aproximaciones, se realizaron diversas revisiones taxonómicas (Veron y Pichon, 1976; Veron, 2000; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001) y nuevas especies fueron descritas (Glynn, 1999; Veron, 2002) a partir de material de museo, ejemplares recolectados y diferencias ecológicas observadas en cuanto a distribución de hábitats.

En el Pacífico Oriental, ocho morfoespecies del género *Pocillopora* (*P. capitata*, *P. damicornis*, *P. effusus*, *P. eydouxi*, *P. inflata*, *P. meandrina*, *P. verrucosa* - *P. elegans* y *P. woodjonesi*) han sido reconocidas (Glynn, 1999; Glynn y Ault, 2000; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001; Veron, 2002). De ellas, tres morfoespecies (*P. inflata*, *P. effusus* y *P. woodjonesi*) son poco abundantes y poseen una distribución restringida en el Sur del Pacífico mexicano, Centroamérica, o en islas oceánicas (Glynn, 1999; Glynn y Ault, 2000; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001; Veron, 2002). A pesar de los estudios morfológicos para definir especies, se ha mantenido la incertidumbre de si diferentes variaciones morfológicas (referidas de aquí en adelante como morfotipos) representan diferentes especies o sinonimias de las especies morfológicas ya descritas (Reyes-Bonilla, 1992; Glynn y Ault, 2000; López-Pérez, 2012).

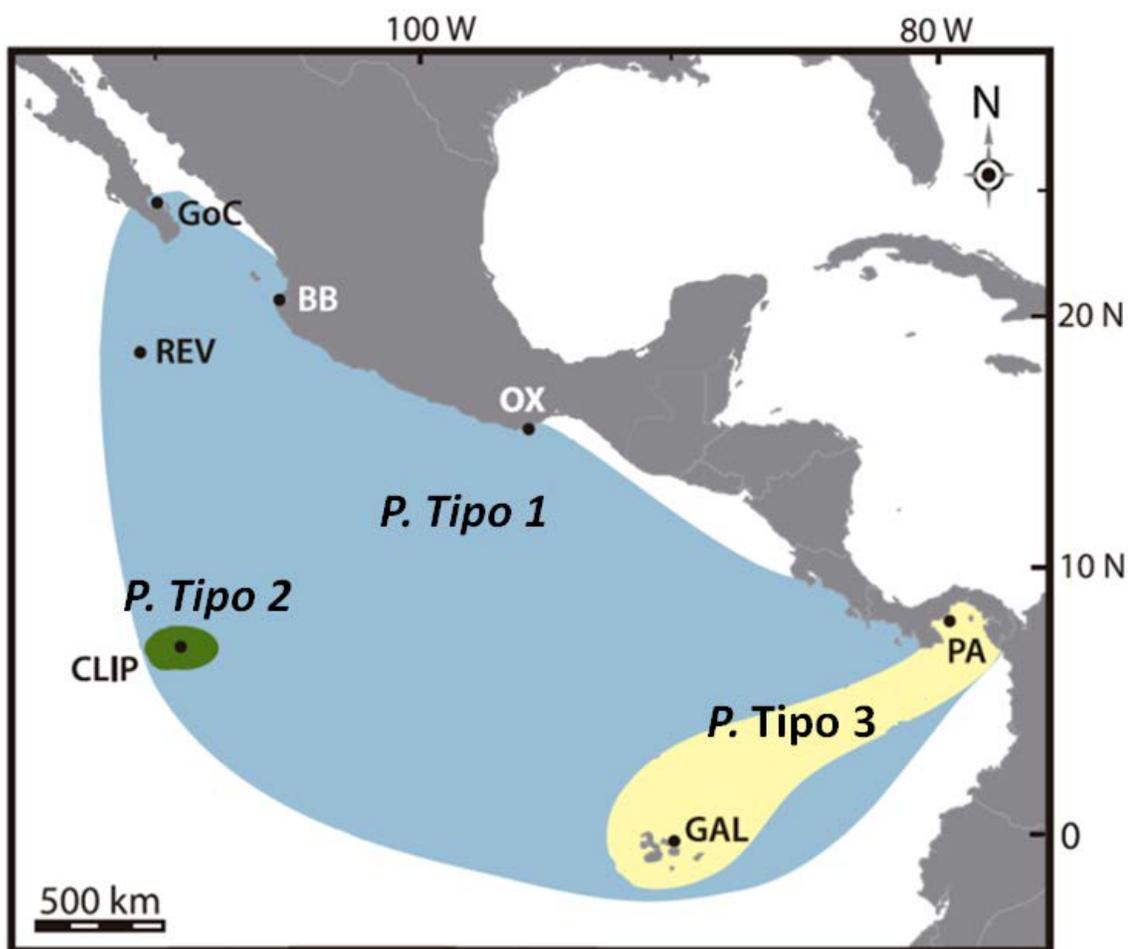
### 2.1.2 Estudios genéticos

Los estudios genéticos han generado resultados contrastantes y confusos debido a la heterogénea asignación de nombres de los grupos genéticos (ver Anexo II y III), lo que produjo un debate sobre la validez de las morfoespecies en el género *Pocillopora*.

Inicialmente Flot y Tillier (2007) secuenciaron el genoma mitocondrial de dos morfoespecies (*P. eydouxi* y *P. damicornis*) y encontraron que solo dos regiones eran informativas para poder distinguirlas. A partir de este estudio, el cuadro abierto de lectura y la región control (de aquí en adelante ORF y CR por sus siglas en inglés: *Open Reading Frame* y *Control Region*) han sido utilizados principalmente para distinguir linajes mitocondriales en el género *Pocillopora*. De acuerdo a este estudio, *P. eydouxi* y *P. damicornis* pertenecen a linajes mitocondriales distintos (Anexo I; Tipo 1 y 5, respectivamente).

Posteriormente, diferentes estudios mostraron una congruencia entre los linajes mitocondriales y la morfología colonial en Hawaii (Flot *et al.*, 2008), Australia (Schmidt-Roach *et al.*, 2013a) y África (Souter, 2010). En contraste, se ha señalado que un mismo linaje mitocondrial puede presentar diferentes morfoespecies a lo largo de su distribución en el Indo-Pacífico; y además la aparente congruencia encontrada previamente es reflejo de una falta de muestreo de las diferentes morfoespecies y el análisis de una sola morfoespecie (*P. damicornis*) (Pinzón *et al.*, 2013). Un estudio reciente realizado en Hawaii, se enfocó en recolectar morfologías coloniales intermedias y poco comunes, los cuales no fueron congruentes con los linajes mitocondriales; pero se señala una correspondencia con los caracteres del coralite (Marti-Puig *et al.*, 2014). Además de los marcadores mitocondriales, seis genes nucleares y entre 6 y 10 loci microsatélites han sido utilizados para ayudar a delinear las especies del género *Pocillopora* en algunos de los estudios descritos arriba (Flot *et al.*, 2008; Souter, 2010; Pinzón *et al.*, 2013; Schmidt-Roach *et al.*, 2013a). En general estos marcadores han mostrado una congruencia parcial con los datos mitocondriales, siendo la región ribosomal ITS-2, el gene de Proteínas de shock térmico (HSP70) y los datos de microsatélite los que han mostrado mayor similitud con los linajes.

En el Pacífico Oriental, se reconocieron dos especies (*Pocillopora* sp. A y *Pocillopora* sp. B) en Clipperton mediante las dos regiones mitocondriales (ORF y CR) y dos marcadores nucleares (ITS-2 y ATP sintasa subunidad- $\beta$ )(Flot *et al.*, 2010). Posteriormente, se describen tres grupos (nombrados como linajes *Pocillopora* Tipo 1, 2, y 3) utilizando la región mitocondrial ORF, la región ITS-2, datos de microsatélites y la identidad de diferentes simbiontes con ayuda de la región ITS-2 y la región no codificante del minicírculo del cloroplasto, PsbA (Pinzón y LaJeunesse, 2011). En ambos estudios, se señala la alta variación morfológica del grupo y la ausencia de caracteres morfológicos para distinguir los linajes genéticos. Estos tres linajes presentaron una distribución geográfica (Figura 1), donde el linaje *Pocillopora* Tipo 1 fue el único reportado para el Pacífico Mexicano, siendo el más común en el Pacífico Oriental con una distribución desde el sur del Golfo de California hasta las Islas de Galápagos; *Pocillopora* Tipo 2 localizado solamente en Clipperton; y *Pocillopora* Tipo 3 en Panamá y las Islas de Galápagos (Flot *et al.*, 2010; Pinzón y LaJeunesse, 2011).



**Figura 1.** Distribución de los tres linajes genéticos en el Pacífico Oriental (modificado de Pinzón y LaJeunesse, 2011). Cada color representa la distribución geográfica de cada linaje. Abreviaciones: GoC = Golfo de California, BB = Bahía de Banderas, OX = Oaxaca, REV = Archipiélago de Revillagigedo, CLIP = Clipperton, PA = Panamá, GAL = Islas de Galápagos.

Finalmente, Schmidt-Roach *et al.* (2014) vuelven a describir cuatro especies (*P. damicornis*, *P. meandrina*, *P. eydouxi*, y *P. verrucosa*) y reconoce otras cuatro nuevas en el género *Pocillopora* (*P. acuta*, *P. aliciae*, *P. bairdi* y *P. cf. brevicornis*) a partir de la congruencia de datos morfológicos, genéticos y evidencias reproductivas en los linajes genéticos de Australia (Schmidt-Roach *et al.*, 2012, 2013a, 2013b). En esta clasificación taxonómica, *P. meandrina* y *P. eydouxi* correspondieron al mismo linaje mitocondrial *Pocillopora* Tipo 1, el cual posee una amplia distribución en el Pacífico Oriental e Indo-

Pacífico (Pinzón *et al.*, 2013). Schmidt-Roach *et al.* (2014) señalan que mantuvieron estas especies debido a la diferencia que ellos encontraron en las estructuras del coralite y a la diferencia genética encontrada por Flot *et al.* (2008) con el marcador ITS-2. *P. verrucosa* correspondió al mismo linaje mitocondrial *Pocillopora* Tipo 3 del Pacífico Oriental, aunque (Pinzón *et al.*, 2013) señala que este linaje puede presentar colonias con la forma de *P. damicornis* en algunas regiones del Indo-Pacífico. El linaje genético *Pocillopora* Tipo 2 de Clipperton se encuentra sin ser analizado en detalle.

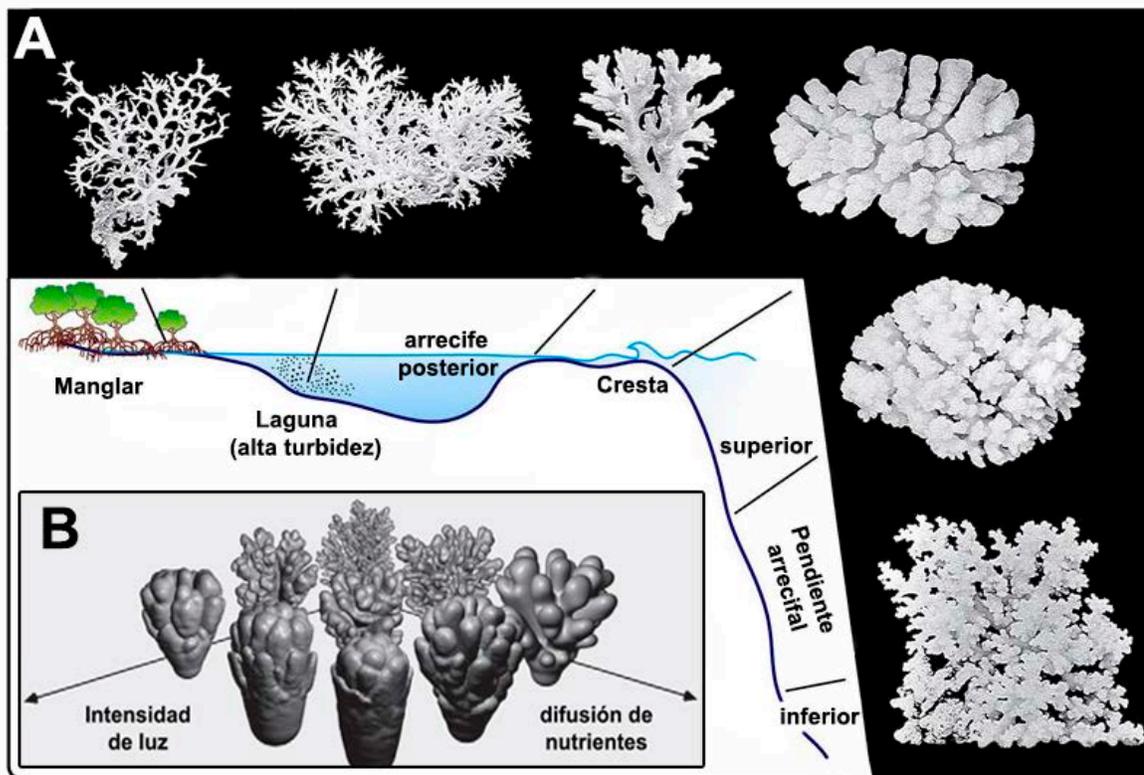
En total, veinte morfoespecies han sido descritas en el género *Pocillopora* (Glynn, 1999; Veron, 2000, 2002), de las cuales ocho fueron reconocidas por Schmidt-Roach *et al.* (2014), cuatro más representan linajes mitocondriales distintos y que están en espera de ser revisadas (Tipo 3, 6, 7, 8, 9; Anexo I y II, Pinzón *et al.*, 2013; Schmidt-Roach *et al.*, 2014), mientras que el resto son especies que están por ser estudiadas mediante herramientas moleculares (i.e. *P. ankei*, *P. danae*, *P. fungiformis*, *P. indiania*, *P. inflata*, *P. kelleheri*, *P. zelli*, *P. woodjonesi*).

## 2.2 Morfología en relación con el ambiente

Estudios *in situ* de los organismos se han realizado para ayudar a comprender la relación existente entre la morfología y parámetros ambientales. Veron (2013) señala que el realizar estos estudios: 1) permite identificar las morfoespecies con mayor precisión y realizar estudios integrales, 2) provee distintos criterios para poder distinguir especies cercanamente relacionadas, y 3) pueden revelar como la morfología del esqueleto está relacionada con las variaciones ambientales.

Debido a la gran variación morfológica existente en los corales *Pocillopora* y a su correlación con las condiciones ambientales, Veron y Pichon (1976) propusieron que este continuo de morfológicas es inducida por gradientes ambientales, generando así patrones o gradientes en la variación morfológica (Figura 2A; Veron y Pichon, 1976; Veron 1995). Patrones de variación morfológica similares han sido obtenidos mediante simulaciones de crecimiento de las colonias del género *Madracis* modelados con base a distintas condiciones de intensidad de luz y difusión de nutrientes (Figura 2B; Filatov *et al.*, 2010)

A continuación se aborda los temas de plasticidad fenotípica, modularidad y el estudio a través del paisaje y como estos puedan ayudar a la comprensión de la variación morfológica en los corales.



**Figura 2.** Patrones de la variación morfológica inducido por condiciones ambientales. A) morfotipos de *Pocillopora damicornis*. Las fotografías indican parte del continuo morfológico inducido por gradientes ambientales propuesto por Veron y Pichon (1976). B) Simulación del crecimiento de las colonias del género *Madracis*. Los ejes representan cambios graduales en los parámetros ambientales (modificado de Veron, 1995; Filatov *et al.*, 2010).

### 2.2.1 Plasticidad fenotípica y modularidad

La plasticidad fenotípica es la capacidad genómica de los individuos de producir diferentes fenotipos en respuesta de la variación en las condiciones ambientales (Pigliucci *et al.*, 2006). La plasticidad fenotípica juega un papel fundamental en la historia de vida de los organismos, debido a que permite modificar las características del individuo para hacer frente a los cambios ambientales, y aumentar la supervivencia y la persistencia en

diferentes hábitats (Prada *et al.*, 2008; Pfennig *et al.*, 2010). La plasticidad de los caracteres que se encuentran coordinados pueden ser seleccionados y promover la diversificación y especiación de los organismos (Pfennig *et al.*, 2010). Esta diferencia de la respuesta de la expresión fenotípica depende del genoma y sus mecanismos de respuesta a las presiones ambientales (Pigliucci *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2013).

Los corales escleractinios poseen una alta variación fenotípica en el tejido blando y en el esqueleto coralino que está asociada a las condiciones ambientales (Kaandorp, 1999; Nakamura y Yamasaki, 2006; Todd, 2008, Hoogenboom *et al.*, 2008). Específicamente, la modificación de la morfología del esqueleto coralino debido a condiciones ambientales es conocida como plasticidad morfológica en este grupo taxonómico (Todd, 2008). Esta variación puede ser desplegada en diferentes niveles espaciales como entre las regiones geográficas (Veron, 1995; Fukami *et al.*, 2004), arrecifes (Kaandorp, 1999; Ow y Todd, 2010), entre colonias distribuidas en el mismo arrecifes (Foster, 1985; Snell *et al.*, 1998), e incluso dentro de una misma colonia (Brown *et al.*, 1983; Foster, 1985; Titlyanov, 1991).

Los corales son organismos que se componen de unidades repetitivas, conocidas como módulos, que presentan altos niveles de plasticidad (Kaandorp, 1999; Shaish *et al.*, 2007; Todd, 2008; Chindapol *et al.*, 2013). Hay tres unidades de organización morfológica o módulos que se pueden distinguir en los corales ramificados: características de los pólipos, ramificaciones, y la colonia (Ryaland y Warner, 1986; Shaish *et al.*, 2007). La mayor parte de las evidencias de la plasticidad morfológica en los corales se ha estudiado a nivel de las ramificaciones (Nakamura y Yamasaki, 2006; Shaish *et al.*, 2007; Kaniewska *et al.*, 2008; Einbinder *et al.*, 2009). Asociado a esto, la coordinación de los diferentes caracteres (o la falta de ella) puede tener grandes efectos en la respuesta de la variación morfológica global ante un estímulo ambiental, como se ha observado en los octocorales (Sánchez y Lasker, 2003; Sánchez *et al.*, 2007). Esta coordinación, conocida también como integración, implica una relación estrecha de un conjunto de caracteres que son condicionales y mutuamente informativos (Magwene, 2001). Así, la modularidad se refiere a la diferencia en el grado de coordinación de los caracteres (Klingenberg 2008, 2014). Por lo tanto, las características de los corales son consistentes con el concepto modular de la plasticidad fenotípica observada en plantas (de Kroon *et al.*, 2005) y animales (Klingenberg

2008, 2014), en donde la plasticidad global del organismo es el resultado de la suma de todas las respuestas modulares independientes disparadas por las condiciones ambientales, además de los efectos de interacción debido a la coordinación de los módulos y de caracteres. Así esta visión sobre la morfología modular puede proveer una mejor comprensión de los cambios morfológicos en los corales. A la fecha, se desconocen los efectos de la modularidad en la morfología de los corales escleractinios bajo condiciones naturales.

### **2.2.2 Estudio a través del paisaje**

En el medio marino, la influencia del ambiente sobre la morfología o la presencia de barreras que interrumpen el flujo genético son menos evidentes que en los hábitats terrestres (Riginos y Liggins, 2013). Gradientes de las condiciones ambientales y efectos locales pueden representar barreras crípticas, produciendo perturbaciones en las comunidades y generando variaciones morfológicas distintivas y una estructuración genética (Manel *et al.*, 2003; Storfer *et al.*, 2007; Budd y Pandolfi, 2010; Riginos y Liggins, 2013).

Los corales son organismos que pasan la mayor parte de su vida en estado sésil, donde ellos son afectados por la heterogeneidad ambiental en tiempo y espacio. La complejidad morfológica y genética de estos organismos puede ser estudiada mediante aproximaciones integrales, combinando la información del ambiente donde se encuentran (i.e. características del paisaje como profundidad, corriente, intensidad de luz), permitiendo detectar patrones en las comunidades coralinas (i.e. patrones espaciales) que puedan influenciar en la diferenciación entre las colonias.

La combinación de la información del paisaje ecológico con la información genética es una poderosa herramienta para identificar patrones espaciales y comprender como estos factores afectan la dispersión de los individuos (Storfer *et al.*, 2007; Riginos y Liggins, 2013). Estos nuevos estudios han emergido como una nueva disciplina llamada Paisaje Genético (*Landscape genetics* en inglés) o su complemento Paisaje Genético Marino (*Seascape genetics*) en estudios desarrollados en el océano (Manel *et al.*, 2003; Holderegger *et al.*, 2006).

Por su parte, el estudio de la morfología ha sido importante principalmente para la identificación de especies (taxonomía) y el reconocimiento del efecto del ambiente sobre la morfología (plasticidad morfológica). Siguiendo este mismo esquema, en este estudio se propone analizar la variación morfológica a través del paisaje (*seascape morphometrics*). El análisis del paisaje morfológico tiene el objetivo de integrar el estudio de la morfología, características ambientales y de estadísticos espaciales (Figura 3). La distinción entre este método y los estudios tradicionales de morfometría, radica en la incorporación de pruebas explícitas para corroborar la influencia de las características ambientales del paisaje en la generación de patrones espaciales de la variación morfológica. Así, el estudio del paisaje morfológico brinda información acerca de la distribución espacial de la variación morfológica puede ayudar a identificar grupos y entender la amplia variación morfológica existente en los corales.



**Figura 3.** Esquema del análisis del paisaje morfológico. Esta aproximación tiene el objetivo de estudiar la existencia de correlaciones entre la variación morfológica y la variación ambiental mediante el uso de estadísticos espaciales.

### 3. JUSTIFICACIÓN

Los corales del género *Pocillopora* son un grupo sumamente diverso en cuanto a características morfológicas en el Pacífico Oriental. Debido al alto traslape de características morfológicas entre las morfoespecies, a la utilización de diferentes nombres para designar un mismo morfotipo, a la utilización del mismo nombre para diferentes morfotipos y a la ausencia de una revisión morfológica global en el Pacífico Oriental, ha producido una confusión sobre la delimitación de especies en el grupo (Reyes-Bonilla, 1992; Glynn, 1999; Glynn y Ault, 2000; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001; Rodríguez-Ramirez y Zapata, 2011). Además, las recientes evidencias señalan una incongruencia de las morfoespecies con respecto a los grupos caracterizados genéticamente (Flot *et al.*, 2010; Pinzón y LaJeunesse, 2011).

¿Qué tanto conocemos acerca de la diversidad morfológica y genética de los principales constructores arrecifales del Pacífico Oriental? Para ayudar a clarificar esta pregunta, el presente estudio se enfocó en el análisis de evidencias genéticas y morfológicas de los corales *Pocillopora* para así generar una base de conocimiento integral para el conocimiento biológico del grupo y ayudar a la delineación de especies.

## 4. OBJETIVOS

### 4.1 Objetivo general

Comparar la variación genética y morfológica del complejo de especies del género *Pocillopora* a lo largo del Pacífico Oriental.

### 4.2 Objetivos particulares

- 1) Comparar la variación genética y realizar un análisis filogenético del complejo de especies en el género *Pocillopora* del Pacífico Oriental con respecto a las especies distribuidas en el Indo-Pacífico.
- 2) Determinar la existencia de alguna congruencia morfológica dentro de los linajes genéticos en el Pacífico Oriental mediante el análisis filogenético de los genes mitocondriales y nucleares concatenados.
- 3) Determinar si las morfoespecies *Pocillopora* Tipo 1 corresponden a un patrón de la variación morfológica en condiciones de corriente contrastantes en el Golfo de California y si este patrón está relacionado con la modularidad de la ramificación.
- 4) Determinar si existe alguna distribución espacial de las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 en dos sitios al sur del Golfo de California; y contrastar la variación de los caracteres morfológicos con diferentes condiciones ambientales mediante la aproximación del paisaje morfológico.
- 5) Determinar si existen evidencias de plasticidad morfológica temporal entre las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 mediante el seguimiento *in situ* de colonias marcadas en tres sitios al sur del Golfo de California.

## 5. HIPÓTESIS

- 1) En el Pacífico Oriental hay diferentes condiciones ambientales contrastantes que podrían influir en la divergencia genética y distribución de diferentes linajes de los corales *Pocillopora* en comparación con las especies distribuidas en el Indo-Pacífico. Por ello, se espera encontrar diferencias en las relaciones filogenéticas entre los linajes genéticos del Pacífico Oriental y del Indo-Pacífico.
- 2) Debido a la divergencia mitocondrial de los linajes de *Pocillopora* en el Pacífico Oriental, se espera encontrar alguna congruencia morfológica dentro de cada linaje y detectar grupos genéticos con ayuda de marcadores nucleares concatenados.
- 3) Debido a que las condiciones ambientales circundantes pueden modificar la morfología de los corales del género *Pocillopora*, se espera encontrar que las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 correspondan a un patrón de la variación asociada en parte con los cambios en la modularidad de la ramificación, a la distribución espacial y a cambios morfológicos temporales.

## **6. MATERIALES Y MÉTODOS**

El estudio consistió en el análisis genético del complejo de especies del género *Pocillopora* en el Pacífico Oriental y el análisis morfológico de las morfoespecies del linaje Tipo 1 (Figura 4). Además se utilizó la aproximación del paisaje morfológico y el seguimiento *in situ* de la plasticidad morfológica para determinar si existe una correlación de las características morfológicas con las condiciones ambientales (Figura 4).

### **6.1 Sitios de estudio en el Pacífico Oriental**

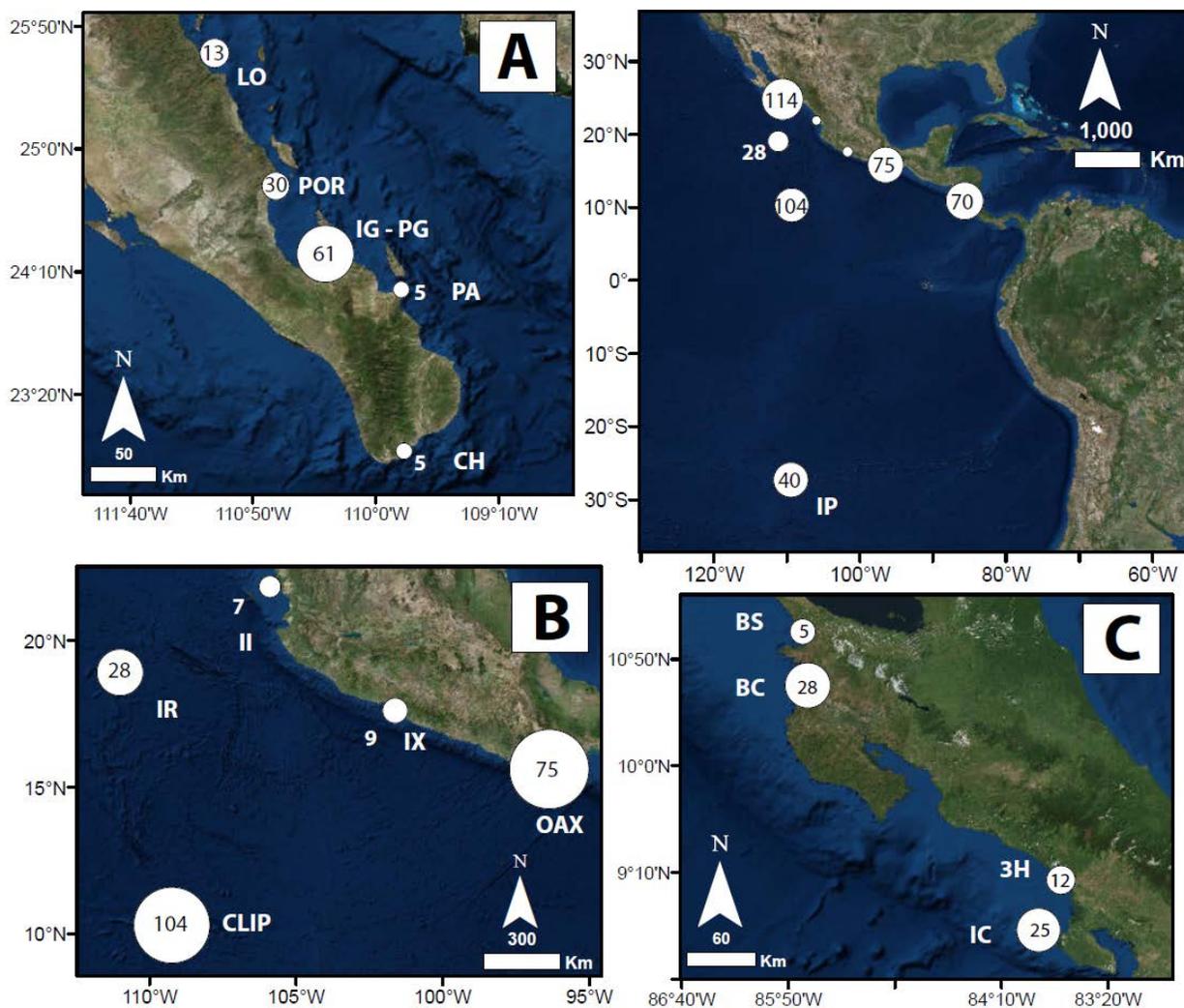
El presente estudio incluyó el mayor número de sitios para capturar la variación genética y morfológica del grupo (Figura 5, Tabla I). Las principales áreas de estudio fueron el Golfo de California, centro y sur del Pacífico mexicano, norte y sur de Costa Rica, además de incluir diferentes islas oceánicas como Isla Socorro (Archipiélago de Revillagigedo), Clipperton y la Isla de Pascua.

Las muestras provienen de diversas campañas de recolectas en el Pacífico mexicano entre 2010 y 2013, las cuales fueron realizadas con los permisos necesarios de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Social, Pesca y Alimento (SAGARPA), Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca (CONAPESCA) (permisos DGOPA.08976.041010.4817 y DGOPA.05356.140710.3457). Otras muestras fueron recolectadas con la colaboración de investigadores nacionales y extranjeros (ver sección de agradecimientos).

### **6.2 Identificación de morfoespecies**

La mayoría de las muestras utilizadas en el presente estudio, fueron fotografiadas *in situ* para corroborar la identificación de las morfoespecies (ver Anexo III). Inicialmente, cada espécimen se identificó de acuerdo con las descripciones taxonómicas basadas en la morfología del esqueleto coralino (Veron, 2000, 2002; Ketchum y Reyes-Bonilla, 2001). La identificación fue corroborada por expertos en taxonomía de corales (ver agradecimientos).





**Figura 5.** Ubicación de los sitios de muestreo. A) Golfo de California, B) Centro y Sur Pacífico mexicano e Islas Oceánicas, C) Costa Rica. El tamaño y número dentro de los círculos representan el número de muestras utilizado en cada sitio. Las abreviaciones e información de los sitios se encuentran en la Tabla I.

**Tabla I.** Información de sitios de estudio y muestras analizadas de los corales *Pocillopora* en el Pacífico Oriental. Loc. = abreviación de la localidad. G = muestras para análisis genético, M = muestras para el análisis del paisaje morfológico, \* = Seguimiento de la plasticidad morfológica. El número de muestras analizadas se encuentran en paréntesis.

<b>Regiones / Sitios</b>	<b>Loc.</b>	<b>Coordenadas</b>	<b>Tipo de análisis</b>
<b>A) Golfo de California</b>			
1- Bahía de Loreto	LO	25°39'2.46"N, 111°5'35.12"W	G (13)
2- El Portugués	POR	24°44'48"N, 110°40'50"W	G (30), *
3- Isla Gaviotas	IG	24°16'48"N, 110°19'48"W	G (40), M (57), *
4- Punta Galeras	PG	24°21'14''N, 110°17'01''W	G (21), M (63), *
5- Punta Arenas	PA	24° 2'38.07"N, 109°49'30.78"W	G (5)
6- Bahía Chileno	CH	22°56'49.29"N, 109°48'23.13"W	G (5)
<b>B) Centro y Sur Pacífico mexicano, Islas Oceánicas</b>			
7- Isla Isabel	II	21°51'19.73"N, 105°53'12.42"W	G (7)
8- Ixtapa	IX	20°42'42.78"N, 105°24'58.22"W	G (9)
9- Bahías de Huatulco	OAX	15°42'00"N, 96°12'30"W	G (75)
10- A. Revillagigedo	IR	18°48'28.68"N, 110°55'28.31"W	G (28)
11- Clipperton	CLIP	10°17'7.56"N, 109°13'14.46"W	G (104)
<b>C) Costa Rica</b>			
10- Bahía Salinas	BS	11° 3'2.10"N, 85°42'47.10"W	G (5)
11- Bahía Culebra	BC	10°38'16.90"N, 85°39'35.60"W	G (28)
12- Tres Hermanas	3H	9° 6'15.20"N, 83°42'25.20"W	G (12)
13- Isla del Caño	IC	8°42'58.40"N, 83°52'28.30"W	G (25)
<b>D) Sur Pacífico Oriental</b>			
16- Isla de Pascua	IP	27° 4'33.58"S, 109°18'10.54"W	G (40)

### 6.3 Recolecta de muestras

Un fragmento pequeño (1-3 cm) fue recolectado del centro de cada colonia y preservado en etanol absoluto o en solución de DMSO (Seutin *et al.*, 1991; Crepeau, 2011) para el análisis molecular. Para el análisis morfológico, cinco fragmentos (~5 cm de largo) fueron recolectados en diferentes regiones de la colonia (Tabla I). Posteriormente, estos fragmentos fueron limpiados con hipoclorito de sodio al 10%, enjuagados con agua dulce y secados a temperatura ambiente.

### 6.4 Análisis genético

El presente análisis fue realizado para comparar la variación genética y las relaciones filogenéticas del complejo de especies en el género *Pocillopora* del Pacífico Oriental con respecto a las especies distribuidas en el Indo-Pacífico. Además de determinar la existencia de alguna congruencia morfológica dentro de los linajes genéticos en el Pacífico Oriental con ayuda de marcadores nucleares para determinar la certidumbre taxonómica de las morfoespecies hasta ahora reconocidas.

#### 6.4.1 Extracción y visualización de ADN

El ADN genómico fue extraído utilizando el protocolo de Pinzón y LaJeunesse (2011). La calidad del ADN se visualizó en geles de agarosa al 1% con redgel, y posteriormente se cuantificó en un espectrofotómetro (Eppendorf).

#### 6.4.2 Marcadores moleculares

Se utilizaron en total seis marcadores moleculares para analizar la diversidad genética de las morfoespecies del género *Pocillopora* en el Pacífico Oriental (Tabla II). Se utilizaron dos regiones mitocondriales (ORF y CR, previamente descritos en introducción) para verificar la identidad del linaje genético de las morfoespecies (Flot *et al.*, 2007, 2008). Debido a una región rica en timina, se diseñó un nuevo par de iniciadores para la región control (Tabla II) utilizando Primer3Web (<http://primer3.ut.ee>) (Untergasser *et al.*, 2012).

Se emplearon cuatro fragmentos de genes nucleares, los iniciadores para amplificar los fragmentos se detallan en la Tabla II. La ATP sintasa subunidad- $\beta$  (ATP- $\beta$ ) es un complejo enzimático que interviene en el transporte de iones en la membrana y en la síntesis ATP (Rappas *et al.*, 2004). En este estudio se utilizó este gen porque ha sido empleado para delimitar especies

en esponjas (Wörheide *et al.*, 2008); y se pudo obtener una congruencia con los linajes mitocondriales lo cual permitió distinguir los linajes de *Pocillopora* Tipo 1 y Tipo 2 en Clipperton (Flot *et al.*, 2010).

Se emplearon dos regiones nucleares del gen de la proteína de shock térmico 70 (HSP70A y B) (Tabla II). Estas proteínas son familias de enzimas y chaperones que tienen la función de estabilizar otras proteínas que han sido desnaturalizadas bajo condiciones de estrés térmico (Tomanek, 2010) y han sido utilizadas para separar especies en invertebrados marinos (Azuma *et al.*, 2011), incluyendo corales (Schmidt-Roach *et al.*, 2014). Ambas regiones fueron concatenadas dando un fragmento de 1300 pb.

La Tubulina subunidad- $\beta$  ( $\beta$ -Tubulina) pertenece a una familia de proteínas esenciales para la formación de microtúbulos en las células eucariontes (Little y Seehaus, 1988). En corales escleractinios, el gene de la  $\beta$ -Tubulina ha ayudado a clarificar relaciones filogenéticas entre las familias Mussidae y Faviidae con convergencia morfológica entre Pacífico y Atlántico (Fukami *et al.*, 2008).

Las  $\alpha$ -carbónico hidrasa es una enzima que interviene en la calcificación de invertebrados (Ramos-Silva *et al.*, 2013). La hidrasa de la membrana (MBS $\alpha$ -CA) posee una función homóloga a la  $\alpha$ -carbónico hidrasa en la calcificación y ha sido utilizada en análisis filogenéticos en corales escleractinios (Wirshing y Baker, 2014).

Aunque los genes nucleares de  $\beta$ -Tubulina y MBS $\alpha$ -CA han sido utilizados para estudios filogenéticos en corales escleractinios (Fukami *et al.*, 2008; Wirshing y Baker, 2014), ésta es la primer ocasión que se realiza un análisis filogenético con estos marcadores en el género *Pocillopora*.

### 6.4.3 Amplificación y secuenciación de productos

Las reacciones de PCR (por su siglas en inglés *Polymerase Chain Reaction*) fueron realizadas en volúmenes de 15  $\mu$ l conteniendo 1 $\times$  PCR buffer, 1.8 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.5 mM de dNTPs (total), 0.4 pmol de cada oligonucleótido, 2.1 U Taq polimerasa, y 50 ng de ADN. El protocolo de ciclos de PCR fue 5 min a 94 °C seguido de 30 ciclos (30 s a 94 °C; 60 s a diferentes temperaturas de alineamiento [ $T^{\circ}m$  ver Tabla II] y 75 s a 72 °C) y una extensión final a 72 °C por 10-min. Todos los marcadores moleculares fueron amplificados bajo las mismas condiciones de PCR. Los productos de PCR fueron purificados y secuenciados en Genewiz

(South Plainfield, NJ). Dependiendo de la variación del marcador molecular, la secuenciación fue realizada en un sentido o utilizando ambos oligonucleótidos (Tabla II). Todos los haplotipos diferentes fueron corroborados con los oligonucleótidos en ambos sentidos. Las secuencias fueron ensambladas y alineadas con Codon-Code Aligner (CodonCode Corporation, Dedham, MA, USA, <http://www.codoncode.com>). Los individuos que mostraron doble pico en los cromatogramas de los marcadores nucleares fueron considerados como heterocigotos (Flot et al., 2010; Schmidt-Roach et al., 2013a). Las posiciones con doble picos fueron codificados mediante el código IUPAC (*International Union of Pure and Applied Chemistry*) y las secuencias fueron reconstruidas utilizando algoritmo provistos por PHASE (Stephens et al., 2001).

#### 6.4.4 Diversidad genética

Para evaluar la diversidad genética entre los linajes *Pocillopora* del Pacífico Oriental y hacer comparaciones con las especies descritas en el Indo-Pacífico, se realizaron estimaciones del número de haplotipos (H), número de sitios polimórficos (S), diversidad haplotípica ( $h$ ), y diversidad nucleotídica ( $\pi$ ) mediante el programa DnaSP v5. 1 (Librado y Rozas, 2009). La prueba de Tajima (D) fue realizada en los marcadores genéticos para determinar desviaciones a la neutralidad (Tajima, 1989). Bajo el modelo de evolución neutral, el cual asume que el polimorfismo se segrega en un equilibrio mutación-deriva, el valor de D de Tajima es esperado a ser igual a cero. Valores positivos indican la presencia de haplotipos divergentes resultado de una disminución en el tamaño poblacional o por una selección balanceadora (*balancing selection*). Los valores negativos indican un exceso de haplotipos poco divergentes, causado por una expansión poblacional reciente (i.e. después de un cuello de botella o barrido selectivo, *selective sweep*) y/o selección negativa.

Debido a que la mitad de los marcadores moleculares utilizados en este estudio (ATP- $\beta$ ,  $\beta$ -Tubulina y MBS $\alpha$ -CA) no han sido utilizados en estudios previos del género *Pocillopora* en el Indo-Pacífico; solo las secuencias de las regiones ORF, CR y del gene HSP70 fueron obtenidas del banco mundial de genes (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>) para estimar y comparar la diversidad genética de los linajes genéticos entre el Pacífico Oriental e Indo-Pacífico (ver Anexo II para las referencias de estudios previos).

**Tabla II.** Iniciadores utilizados para la amplificación de PCR, secuenciación y modelo evolutivo para análisis filogenético. Pb = pares de bases, SEC = Secuenciación, PCR = Reacciones de cadena de polimerasa,  $T^{\circ}m$  = Temperatura de alineamiento. \*Modelo evolutivo obtenido a partir de jModelTest (Posada, 2008). Referencias: 1 = Flot *et al.*, 2008; 2 = Flot *et al.*, 2010; 3 = Schmidt-Roach *et al.*, 2012; 4= Wirshing y Baker 2014. E = Oligonucleótidos diseñados en este estudio.

Marcador molecular	Nombre de Primer	Propósito	Tamaño del fragmento (Pb)	Secuencia (5' - 3')	$T^{\circ}m$	Modelo*	Referencia
<b>Mitocondrial</b>							
ORF	FATP6.1	PCR + SEC	590	TTTGGGSATTCGTTTtagcag	58	HKY+I	1
	RORF	PCR		SCCAATATGTAAACASCATGTCA			1
CR	RNC6	PCR	913	TGGTTGATGAATAAGACAGTTC	58	HKY+I	E
	FNC6	PCR		CACCCATCGAGTTCAATAA			E
	FNC1	SEC		GGGGTGAGATGAAGAGGTGA			2
	RNC1	SEC		CGGGTGCCACTATGTTTTCT			2
<b>Nuclear</b>							
ATP- $\beta$	ATPS $\beta$ f6	PCR + SEC	403	CATCAGCTTGAAAGACAAGA	55	TrN+I+G	E
	ATPS $\beta$ r2	PCR + SEC		GGTTCGTTTCATCTGACCATACAC			2
HSP70A	HSP70A-F	PCR + SEC	741	CCTGGTTCAATCCGACAGA	59	TVM+I	3
	HSP70A-R	PCR		TGTTTCAGCTGTTTTTCCTTCG			3
HSP70B	HSP70B-F	PCR + SEC	559	CTATCCAGGCAGCGGTCTT	59	TVM+I	3
	HSP70B-R	PCR		TGGTGAACACACTTGCTGTAGA			3
$\beta$ -Tubulina	Btub283F	PCR + SEC	238	GCATGGGAACGCTCCTTATTT	55	HKY+I	4
	Btub283R	PCR		AGACAGGTGGTGACACCGCTCAT			4
MBS $\alpha$ -CA	MBSCA349F	PCR	270	CAGTCTCCGATAAACATTGTACC	50	TPM1+I	4
	MBSCA349R	PCR + SEC		TTCCCAAACACTGCCAAGCCATC			4

#### 6.4.5 Análisis filogenético

Para comparar las relaciones evolutivas del complejo de especies del género *Pocillopora* en el Pacífico Oriental y del Indo-Pacífico, se realizó un análisis filogenético con secuencias generadas en el presente estudio y con secuencias obtenidas del banco de genes de estudios previos (ver referencias en Anexo II). Se utilizó el programa jModelTest V. 2.0 (Posada, 2008) para determinar el mejor modelo de evolución nucleotídica para los genes utilizados. El criterio de información de Akaike fue seguido para seleccionar el modelo evolutivo, los cuales se encuentran en la Tabla II.

La reconstrucción filogenética fue realizada con inferencias de máxima verosimilitud y bayesianas mediante el servidor de CIPRES (Miller *et al.*, 2010). El programa GARLI V. 2.01 (Zwickl, 2006) fue utilizado para realizar la reconstrucción filogenética de máxima verosimilitud. El análisis consistió en ocho corridas independientes para encontrar la mejor reconstrucción filogenética; la búsqueda de cada corrida fue concluida cuando el valor de  $-\ln$  de la verosimilitud permaneció constante después de 20 000 iteraciones consecutivas. El valor  $-\ln$  fue utilizado para encontrar el mejor árbol de la reconstrucción filogenética de las ocho corridas. El soporte de la mejor reconstrucción fue evaluado mediante 1000 réplicas de bootstrap y los valores del soporte fueron calculados mediante la rutina de SumTrees (v.3.3.1) como implemento de DendroPy V.3.10.1 (Sukumaran y Holder, 2010).

La reconstrucción filogenética por inferencia bayesiana fue realizada utilizando el programa Mr. Bayes V. 3.2.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). El análisis consistió en dos corridas independientes de seis cadenas con 30 000 000 generaciones con una frecuencia de muestreo de 1000 generaciones. El primer 50% de los árboles fueron descartados como fase de pre-calentamiento (*burn-in*) y el resto de los árboles con una desviación estándar  $< 0.001$  fueron combinados y utilizados para la reconstrucción filogenética.

Ambos métodos de reconstrucción filogenética fueron utilizados para el gen ORF mitocondrial debido a que este marcador es el que posee mayor información en el género *Pocillopora* en el Indo-Pacífico. Para ilustrar la relación entre haplotipos en el resto de los genes nucleares, se construyó un árbol filogenético por gene con el programa Haploviewer (Ewing, 2012, <http://www.cibiv.at/~greg/haploviewer>). La construcción del árbol fue realizada utilizando la genealogía resultante de la inferencia de máxima verosimilitud y bayesiana (con los parámetros descritos arriba). Estos árboles tienen la ventaja de mostrar la frecuencia de los haplotipos

analizados y sus relaciones filogenéticas (Ewing, 2012). A diferencia del método del vecino más cercano (*Neighbor-joining*) basado en distancias genéticas, Haploviewer utiliza el árbol consenso obtenido mediante los métodos filogenéticos de la inferencia de máxima verosimilitud y bayesiana, los cuales se basan en modelos evolutivos de sustitución nucleotídica (Ewing, 2012).

Finalmente, para determinar alguna congruencia morfológica dentro de los linajes genéticos identificados en el Pacífico Oriental, un subconjunto de muestras representativas de los distintos haplotipos y morfoespecies fueron utilizadas para realizar un análisis filogenético concatenado de las dos regiones mitocondriales (ORF y CR) y los cuatro genes nucleares (ATP- $\beta$ , HSP70,  $\beta$ -Tubulina y MBS $\alpha$ -CA). Este análisis filogenético fue realizado por inferencia bayesiana con los criterios señalados arriba. El programa Dendroscope V.3.2.8 (Huson *et al.*, 2007) fue utilizado para organizar el árbol filogenético concatenado en forma de estrella a partir de los genes nucleares y genes mitocondriales.

## 6.5 Análisis morfológico

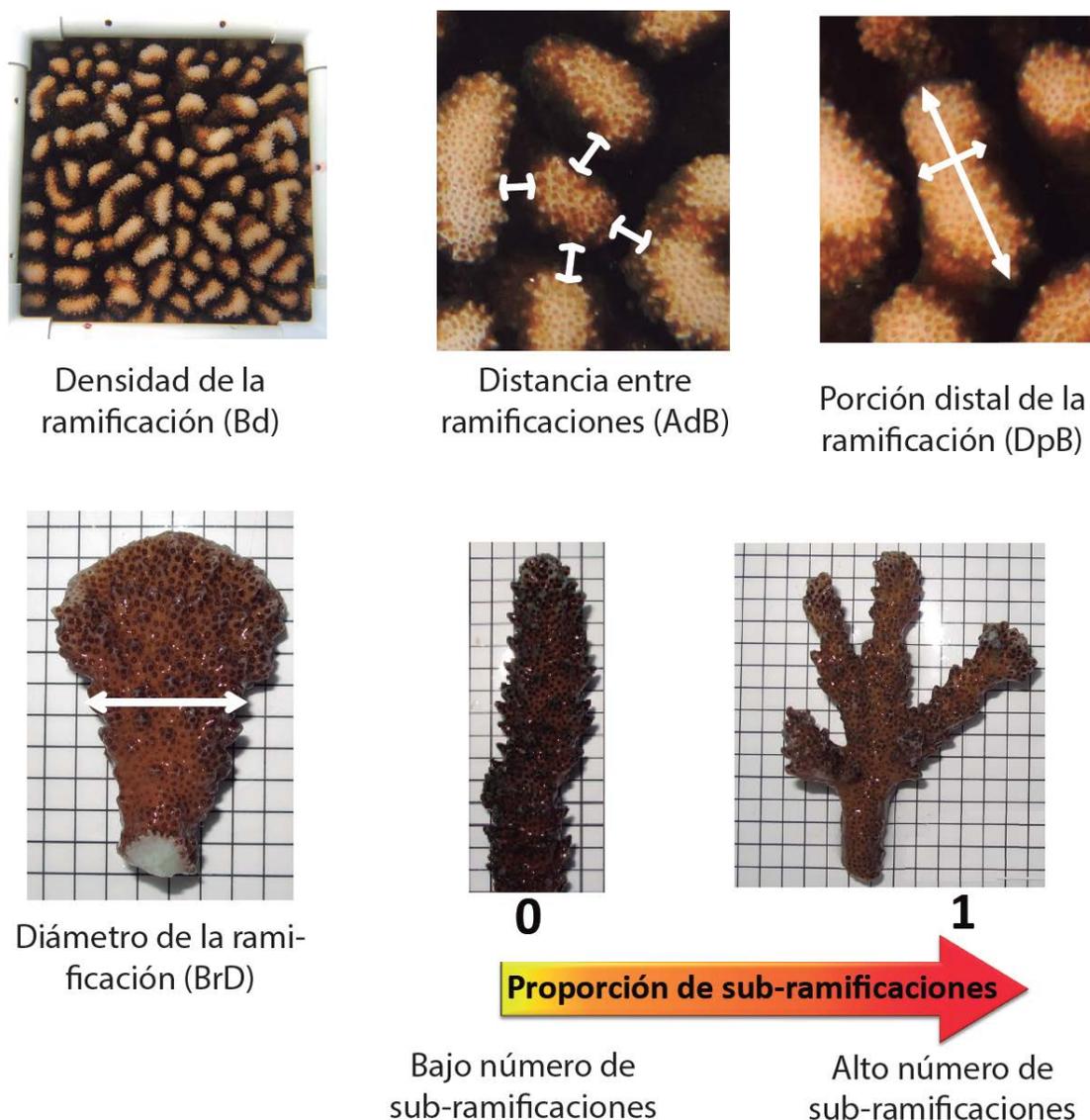
Este análisis fue realizado con el fin de determinar si las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 corresponden a un patrón de la variación morfológica en condiciones de corriente contrastantes en el Golfo de California (ver sección 6.5.2) y si este patrón está relacionado con la modularidad de la ramificación (ver sección 6.5.3).

### 6.5.1 Adquisición de datos

Se analizaron 595 fragmentos de 119 colonias de las morfoespecies *Pocillopora damicornis* (n = 30), *P. verrucosa* (n = 60), y *P. meandrina* (n = 29) en dos comunidades coralinas con condiciones de corriente contrastantes al sur del Golfo de California (Tabla I). La comunidad coralina de Isla Gaviotas se encuentra en condiciones de baja corriente, y Punta Galeras está expuesto a condiciones de alta corriente y oleaje (Paz-García y Reyes-Bonilla, 2006; Pinzón *et al.*, 2012).

Para caracterizar la variación morfológica entre las morfoespecies se utilizaron cinco caracteres de la ramificación (Tabla III y Figura 6), también se tomaron mediciones de la colonia para ser utilizados en el análisis del paisaje morfológico (Tabla IV). Los caracteres mencionados en las Tablas III y IV han sido utilizados para identificar morfoespecies y características de las colonias sugeridas como adaptaciones hidro-mecánicas en la familia Pocilloporidae

(Chamberlain y Graus, 1975; Shaish *et al.*, 2007; Stefani *et al.*, 2008; Einbinder *et al.*, 2009). Las mediciones fueron realizadas a partir de dos fuentes de datos, por un lado directamente de los fragmentos recolectados y por el otro a partir de fotografías tomadas *in situ* (Tabla III). Las mediciones se realizaron con un vernier digital ( $\pm 0.1$  mm) y el programa ImageJ V. 1.34 se utilizó para obtener las medidas de las fotografías. Las imágenes fueron calibradas con una rejilla de dimensiones conocidas.



**Figura 6.** Caracteres morfológicos en este estudio. Los caracteres están definidos en la Tabla III. Las flechas blancas indican como se tomaron las mediciones y la flecha roja representa la apariencia de las ramificaciones con diferentes valores en la proporción de sub-ramificaciones.

**Tabla III.** Caracteres morfológicos de la ramificación utilizados en el análisis de diferenciación entre morfoespecies. Se utilizó el promedio de 5 ramificaciones por colonia.

Caracter		Descripción	Muestreo por colonia	Unidad	Método de medición	Referencia
Densidad de la ramificación	Bd	Número de ramificaciones completas dentro de un cuadrado de 20 cm <sup>2</sup> colocado en el centro de cada colonia.	1 cuadrado	Conteo	Campo	E
Distancia entre ramificaciones	AdB	Promedio de 4 mediciones lineales entre los márgenes de la rama elegida.	5 ramificaciones (20 mediciones)	mm	Campo	1
Porción distal de la ramificación	DpB	Promedio de la distancia lineal máxima y mínima de la porción distal de la ramificación	5 ramificaciones (10 mediciones)	mm	Campo	2
Diámetro de la ramificación	BrD	Promedio del diámetro máximo y mínimo medido 2 cm debajo de la porción más distal de la ramificación.	5 ramificaciones (10 mediciones)	mm	Recolectado	3 y 4
Proporción de Sub-ramificaciones	Sbr	Promedio de la proporción del número de sub-ramificaciones ( <i>NS</i> ) y la longitud de la ramificación recolectada (~5 cm). Valores cercanos a 0 indican bajo número de ramificaciones por cm de longitud de la ramificación, mientras que valores cercanos a 1 indican un alto número de sub-ramificaciones. Solo extensiones mayores a 2 cm fueron consideradas como sub-ramificaciones.	5 ramificaciones (conteos y 5 mediciones)	Conteo y calculado	Recolectado	E

Método de medición: campo = mediciones realizadas mediante fotos de campo; Recolectado = mediciones realizadas en los fragmentos recolectados. Mediciones con modificaciones de las siguientes referencias: 1 = Shaish *et al.*, 2007; 2= Stefani *et al.*, 2008; 3= Chamberlain y Graus, 1975; 4= Einbinder *et al.*, 2009; E= Este estudio.

**Tabla IV.** Caracteres morfológicos de la colonia utilizados en el análisis del paisaje morfológico.

<b>Carácter morfológico</b>	<b>Abrev.</b>	<b>Descripción</b>	<b>Método de la medición</b>	<b>Referencia</b>
Diámetro promedio	<i>Dp</i>	Promedio de la distancia lineal máxima y mínima de la colonia.	Campo y Cálculo	Chamberlain y Graus, 1975
Altura de la colonia	<i>Altura</i>	Distancia lineal desde el sustrato hasta el punto más alto de las ramificaciones de la colonia	Campo	Chamberlain y Graus, 1975
Grado de esfericidad	<i>E°</i>	Proporción del diámetro máximo y altura de la colonia ( $E^\circ = D_{\max}/\text{Altura}$ ). Describe que tan cercano a la esfera es la morfología colonial en términos estandarizados. La esfera tiene un valor de 0.5.	Cálculo	Lasker, 1980; Einbinde <i>et al.</i> , 2009
Porosidad de la colonia	<i>Porosidad</i>	Proporción de la distancia promedio entre ramificaciones y diámetro promedio de la ramificación ( $P = \text{AdB}/\text{BrD}$ ). Describe el espacio relativo del volumen de la ramificación en la colonia.	Cálculo	Chamberlain y Graus, 1975
Tamaño relativo de la ramificación	<i>TRR</i>	Proporción del promedio del diámetro de la ramificación (BrD) y el cuadrado del diámetro de la colonia ( $\text{TRR} = \text{DpR}/\text{Dmin}^2$ ). Describe el área de la ramificación por unidad de volumen de colonia como un factor que es influenciado por la corriente.	Cálculo	Chamberlain y Graus, 1975

### 6.5.2 Patrones de la variación morfológica

Se calculó el valor promedio de cada colonia por carácter, a partir de los cinco fragmentos recolectados (Tabla III). Posteriormente se calcularon la media y el error estándar de cada carácter por morfoespecie. Se hicieron transformaciones logarítmicas en los datos para cumplir con los supuestos de normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianzas (prueba de Levene). Un ANOVA de dos vías se utilizó para identificar las diferencias en la variación morfológica de las morfoespecies y las condiciones de flujo de agua (i.e. sitio con baja corriente vs. alta corriente). Se realizaron pruebas *a posteriori* de Tukey con la corrección de Bonferroni cuando se encontró un efecto significativo en el ANOVA. Los patrones de variación morfológica fueron verificados de acuerdo a las diferencias estadísticas encontradas en el ANOVA en los caracteres individuales entre las morfoespecies y mediante la prueba t de *student*.

Para comparar el patrón de variación y probar si las diferencias morfológicas en las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 se mantienen dentro de cada condición ambiental, se realizó un análisis discriminante canónico entre las morfoespecies por sitio (3 morfoespecies  $\times$  2 sitios, dando un total de seis grupos para el análisis). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statistical V. 7 (Statsoft, Tulsa, OK).

### 6.5.3 Modularidad fenotípica

Para determinar si la variación morfológica de las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 está relacionada con diferentes grados de modularidad de la ramificación se siguieron los métodos propuestos por Magwene (2001). Así, la modularidad de los caracteres dentro de las morfoespecies *P. damicornis*, *P. verrucosa* y *P. meandrina* fue analizada entre las condiciones de corriente, utilizando una aproximación gráfica que incorpora pruebas de independencia condicional entre caracteres gráficos (Magwene, 2001). Se calcularon los coeficientes de correlación parcial de tercer orden (CCP) de datos transformados por el logaritmo. Un CCP de tercer orden fue estimado por cada dos variables, controlando las tres variables restantes. Todos los CCP calculados fueron comparados estadísticamente mediante la desviación del borde de exclusión (*edge exclusion deviance*, Magwene 2001) para determinar que caracteres presentaron una coordinación o integración en el modelo. La robustez del borde (*edge strength*) fue

utilizado para detectar las diferencias entre las coordinaciones fuertes y débiles de los caracteres. El modelo gráfico fue construido para cada condición de corriente  $\times$  morfoespecie (seis modelos diferentes en total). Este modelo gráfico permite visualizar las diferencias en la modularidad fenotípica de los caracteres, donde cada carácter es representado por los nodos (círculos) y las líneas representan la coordinación existente entre los caracteres. Así, un mayor grado de coordinación de caracteres es representado por modelos gráficos con un mayor número de líneas y un menor grado de coordinación por nodos aislados (i.e. sin conexión de líneas).

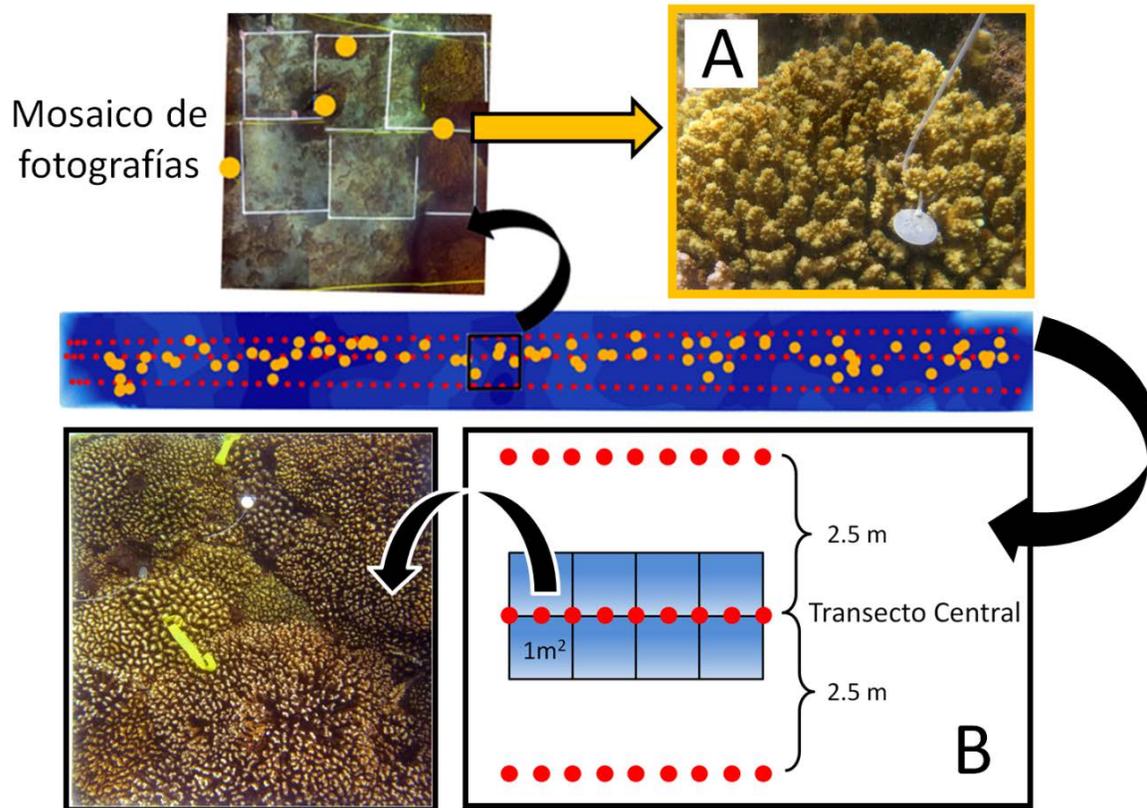
## 6.6 Análisis del paisaje morfológico

El análisis se basó utilizando dos juegos de datos; los datos morfológicos de las diferentes morfoespecies (ver sección 6.5.1) y datos sobre la combinación de las características de paisaje marino (ver sección 6.6.2). Mediante esta aproximación se plantea determinar si existe alguna distribución espacial de las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 en dos sitios al sur del Golfo de California; y demostrar si existe alguna correlación de la variación de los caracteres morfológicos con los diferentes parámetros ambientales (ver sección 6.6.3).

### 6.6.1 Marcaje y georeferenciación de colonias

Las colonias de coral del género *Pocillopora* fueron marcadas en tres sitios al sur del Golfo de California (Tabla I, Figura 7A). La selección de colonias fue dirigida a obtener muestras de la variación morfológica a lo largo de los transectos, tratando de seleccionar el mismo número de morfoespecies (*P. damicornis*, *P. verrucosa*, *P. meandrina*, *P. capitata*, *P. elegans*, *P. effusus*, y *P. eydouxi*), así como morfologías intermedias.

El área de trabajo en cada sitio consistió en un transecto de banda ( $5 \times 60$  m) paralelo a la línea de la costa (áreas =  $300 \text{ m}^2$ ). Se tomaron las coordenadas UTM (datum WGS 1984) del inicio y el final del transecto utilizando un GPS Bushnell Onix350 para georeferenciar las colonias coralinas dentro de cada transecto y las mediciones del paisaje (Figura 7B).



**Figura 7.** Métodos para la obtención de datos del modelo batimétrico y georeferenciación de las colonias coralinas. A) Colonia marcada. B) Esquema de la delimitación del área estudiada en la comunidad coralina. La separación de los transectos laterales fue de 2.5 m. Los puntos rojos representan la posición donde se tomaron los datos de profundidad. Los cuadros azules representan los fotocuadrantes contiguos de 1 m<sup>2</sup> a lo largo del transecto.

Se siguieron dos métodos para obtener la posición geográfica de las colonias marcadas en los transectos de banda. Primero, se realizó en campo un mapa de la ubicación de las colonias contemplando la distancia entre ellas y su ubicación dentro del área de trabajo. Segundo, los cuadrantes contiguos de 1 m<sup>2</sup> fueron fotografiados a lo largo del transecto en cada sitio (Figura 7B) usando una cámara digital (Canon D10 y Canon PowerShot A630, imágenes de 4000 × 3000 píxeles). Posteriormente, se creó un mosaico fotográfico con todas las imágenes tomadas en campo mediante el programa Photoshop CS5. Los mosaicos fotográficos fueron exportados al programa Google Earth y la georeferenciación de las imágenes se corrigió de acuerdo al mapa de campo y a la distancia de los cuadrantes contiguos en el transecto. Las colonias marcadas fueron localizadas en el interior del mosaico fotográfico para ser georeferenciadas. Las coordenadas de cada colonia marcada fueron utilizadas para el análisis del paisaje morfológico.

## 6.6.2 Características del paisaje (*Seascape*)

### 6.6.2.1 Modelo digital batimétrico

Se generó un modelo digital batimétrico para cada sitio (Tabla I) para poder ser utilizados en el análisis del paisaje morfológico. Para poder generar este modelo, se colocaron dos transectos paralelos con una separación de 2.5 m con respecto al transecto central, con una longitud de 60 m. Con la finalidad de obtener información del paisaje, se tomó la profundidad cada 0.5 m y de las colonias marcadas con una computadora de buceo (Suunto, Finland) a lo largo de los transectos (Fig. 6B). Aproximadamente, 450 puntos fueron utilizados para crear el modelo batimétrico por sitio.

Con el fin de poder hacer una comparación entre los sitios y eliminar el sesgo por los cambios del nivel del mar, se utilizó la tabla de mareas de CICESE (<http://oceanografia.cicese.mx/predmar/calmen.php>); y se realizó una corrección de los datos al nivel medio del mar. La base de datos de profundidad de los sitios fue exportada al sistema de información geográfica ArcGis 10 para la elaboración del modelo batimétrico.

El método geoestadístico de Kriging fue utilizado para la elaboración del modelo digital batimétrico. Este método interpola valores desconocidos en puntos no muestreados a partir de observaciones referenciadas espacialmente (Holderegger *et al.*, 2010). Esta característica permite construir mapas de superficies continuas (i. e. patrón de superficies) de la variable de interés. Para crear el modelo digital batimétrico se utilizó la extensión de análisis tridimensional (*3D-analysis*) de ArcGis 10; la interpolación fue realizada mediante el método de Kriging ordinario con el modelo esférico y con un radio de búsqueda de nueve puntos para la interpolación. Una vez obtenido la superficie interpolada, se realizó una clasificación de la superficie para visualizar el modelo con isobatas de 0.25 m.

### 6.6.2.2 Modelo digital de corrientes

Se utilizaron dos métodos para probar las diferencias de la corriente y generar el modelo digital de corrientes entre las comunidades coralinas. El primer método consistió en la disolución y pérdida de peso de moldes de yeso (Figura 8A), el cual proporciona una medida integrada de la corriente (Muus, 1968; Porter *et al.*, 2000). Los moldes se prepararon mezclando 100 g de yeso con 200 ml de agua y fueron vertidos a un molde. Los moldes de yeso se secaron al aire hasta alcanzar un peso constante. Posteriormente, los

moldes fueron pegados en placas de acrílico con silicón y se pesaron (peso inicial). Nueve moldes de 173 g (error estándar  $\pm 3.5$  g) fueron colocados a lo largo de cada transecto de banda y fueron retiradas después de cinco días durante la temporada de invierno (Febrero de 2013). Se calculó la pérdida del peso por día para cada bloque y después de la transformación logarítmica, los valores promedio se compararon entre sitios mediante una ANOVA.

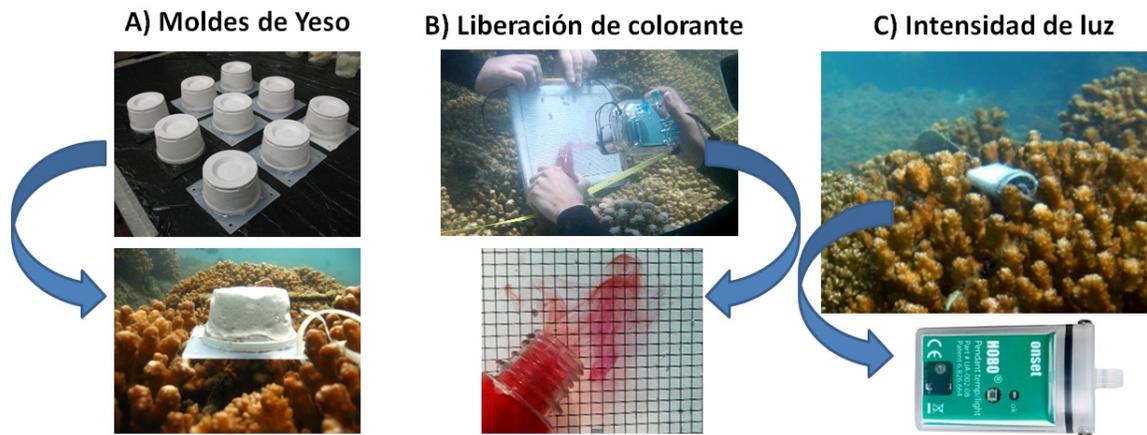
El segundo método consistió en la medición de la corriente mediante la liberación de tinte (Chamberlain y Graus, 1975). Este tinte fue liberado entre 5 y 10 cm por arriba de las colonias marcadas y en cada 0.5 m del transecto central del área de estudio en cada comunidad coralina (misma posición que los datos de profundidad, Figura 7B). Entre 50 y 100 ml de solución de rojo alizarina (0.8 mg/ml) fue liberado mediante una botella de plástico (Figura 8B). Las mediciones de la corriente mediante el tinte fueron tomadas durante las temporadas de verano (junio de 2011) e invierno (febrero de 2013) durante períodos de ciclos de marea similares. Se registraron aproximadamente 150 vídeos digitales por sitio a 30 fotogramas por segundo. Estos videos fueron analizados utilizando el los programas ImageJ V. 1.34 (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>) y MtrackJ (Meijering *et al.*, 2012) para estimar la velocidad de la corriente a través de las colonias de coral (Chamberlain y Graus, 1975). Las distancias en los videos fueron calibrados utilizando una cuadrícula de dimensiones conocidas. Los tiempos fueron estimados utilizando la velocidad de fotogramas de la cámara (Canon PowerShot A630 con *housing*). Después de una transformación logarítmica, el promedio de la corriente entre sitios fue comparada mediante un ANOVA de dos vías (sitio  $\times$  temporada). Se utilizaron pruebas *a posteriori* de Tukey para evaluar las diferencias significativas obtenidas en el ANOVA.

Para crear el modelo digital de corriente se utilizaron los datos de liberación de colorante y se siguió el mismo procedimiento descrito en la sección 6.6.2.1. Una vez obtenido la superficie interpolada, se realizó una clasificación de la superficie para visualizar el modelo en contornos.

### 6.6.2.3 Intensidad de Luz

Para caracterizar la asociación entre profundidad y luz a lo en las comunidades coralinas estudiadas, de seis a ocho sensores (UA-002-64 HOBO *Waterproof Temperature*

*Light Pendant Data Logger*) fueron usados para registrar la intensidad de luz (150-1200 nm). Los sensores fueron colocados a lo largo del transecto central, entre 8 y 10 metros de separación cada uno, y fijados en la parte superior de las colonias marcadas (Figura 8C). Los sensores fueron programados para registrar la intensidad de luz cada 30 minutos; el tiempo que los sensores permanecieron en campo fue de dos a cinco días y dependió de la logística y condiciones ambientales de los sitios. Las mediciones de luz obtenidas por el sensor (unidades LUX) fueron convertidos a  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de acuerdo a Deitzer (1994) para ser comparados con datos reportados en literatura. Pruebas estadísticas de correlación entre profundidad y luz de cada sitio fueron realizados para verificar la asociación relativa entre las variables.



**Figura 8.** Métodos utilizados para obtener la información del paisaje (corriente e intensidad de luz). A) Método de disolución de yeso, B) Método de medición con tinte, C) Ejemplo de colocación de sensor HOBO en colonia de coral para obtener mediciones de intensidad de luz.

### 6.6.3 Análisis estadísticos

La base de datos con la georeferenciación de las colonias y los caracteres morfológicos fue exportada al programa ArcGIS 10 para poder generar los mapas de distribución de morfoespecies analizadas y valores de las variables morfológicas. El análisis se llevó a cabo para cada una de las variables de acuerdo a la posición de las colonias en los transectos de estudio. Se utilizó el programa SAM (*Spatial Analysis in Macroecology*) para construir una matriz de distancias geográficas de las colonias (Rangel *et al.*, 2010). Posteriormente, se realizaron análisis mediante el estadístico de I de Moran

para investigar si las variables morfológicas presentaba alguna autocorrelación espacial, es decir, que los caracteres morfológicos no presentaran una distribución aleatoria en los transectos estudiados. Este estadístico toma valores de -1 a 1; si la autocorrelación es positiva indica que los puntos vecinos muestran valores similares de la variable y si la autocorrelación es negativa indica que los puntos vecinos muestran valores muy diferentes. Si el valor del estadístico no es significativo indica que la variable analizada no tiene una estructuración espacial y por tanto su variación es aleatoria espacialmente. En el Anexo IV se dan ejemplos de cómo varían los gráficos y el estadístico I de Moran de acuerdo a los patrones espaciales de las variables. Una vez identificadas las variables que presentaban alguna asociación espacial, se procedió a realizar un análisis multivariado de autocorrelación para verificar el comportamiento de las variables en los dos sitios de estudio. En este último análisis, el tamaño de los parches morfológicos fue determinado con el primer intervalo de distancia donde el valor del estadístico I de Moran fue igual a 0 (Fortin y Dale, 2005).

Para localizar la existencia de parches de colonias con morfología similar en los transectos, se utilizó el Indicador Local de la Asociación Espacial (LISA por sus siglas en inglés *Local Indicators of Spatial Association*); la obtención de estos indicadores fueron realizados mediante el programa GeoDa (Anselin *et al.*, 2010). LISA permite caracterizar las relaciones entre las colonias coralinas y verificar si cambian a través del espacio para detectar la existencia de agrupaciones espaciales locales. Las colonias de coral que no muestran diferencias significativas con LISA representan colonias con morfología con distribuciones aleatorias. Las colonias coralinas que presentaron diferencias significativas en LISA, representan agrupaciones espaciales de colonias coralinas con características muy parecidas (*hotspots*) o muy diferentes (*coldspots*).

Finalmente, para probar la correlación entre los caracteres morfológicos y las variables ambientales, se realizó un análisis de correlación espacial en el programa SAM y un análisis de correspondencia canónica en el programa XLSTAT V.2009.1.02 (Addinsoft Inc.). Para el análisis de correspondencia canónica, se realizó una prueba de permutación con 1000 iteraciones para probar si los factores generados por el análisis de correspondencia canónica eran significativos.

## 6.7 Plasticidad morfológica

Para determinar si existen evidencias de plasticidad morfológica temporal entre las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 se realizó un seguimiento *in situ* de colonias marcadas en tres sitios al sur del Golfo de California (El Portugués, Isla Gaviotas y Punta Galeras, Tabla I).

### 6.7.1 Seguimiento temporal de la morfología en colonias

Los cambios en la morfología colonial de los corales *Pocillopora* fueron marcados y monitoreados por 39 meses (desde marzo 2011 a junio 2014) en tres localidades en el sur del Golfo de California (Tabla I) que están expuestos a distintas condiciones de corriente. Para ello se marcaron trescientas colonias en el transecto de banda de las comunidades coralinas (ver sección 6.6.1). Las colonias fueron monitoreadas cada tres y/o seis meses, y re-etiquetados anualmente. A pesar de estos esfuerzos, aproximadamente el 16% de las etiquetas se perdieron cada año (representando en total 50% al final del estudio). Todas las colonias restantes fueron monitoreadas e incluidas en este estudio (150 colonias; *P. damicornis* (n = 63), *P. meandrina* (n = 41), *P. verrucosa* (n = 46). La morfología de las colonias marcadas fue monitoreada mediante fotografías *in situ* (D10 Canon y Canon PowerShot A630 con *housing*).

### 6.7.2 Frecuencia de tormentas y datos satelitales

Para verificar la asociación entre condiciones ambientales y cambios morfológicos de las colonias coralinas, se obtuvieron datos ambientales para el período comprendido entre enero de 2010 y junio 2014 a partir de diferentes bases de datos. La frecuencia de las tormentas fue obtenida a partir de presencia y la fuerza de las tormentas. Los datos fueron obtenidos en el sitio de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA) en el sitio del registro histórico de huracanes (<http://csc.noaa.gov/hurricanes/>) y de los reportes de ciclones tropicales del Centro Nacional de Huracanes (<http://www.nhc.noaa.gov/2010epac.shtml>). Utilizando estos datos, una tormenta fue contabilizada si entraba en una zona de 200 km alrededor de la comunidad coralina (Chávez-Romo *et al.*, 2013). Los promedios mensuales de la temperatura superficial (SSTs, °C), radiación fotosintéticamente activa (PAR, Einstenio/m<sup>2</sup>/día) y clorofila a (mg/m<sup>3</sup>)

fueron obtenidos del sistema de datos en línea Giovanni (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/>; Acker y Leptoukh, 2007). Se obtuvieron los promedios mensuales de un área de resolución aproximada de 4 km<sup>2</sup> provenientes de la Bahía de La Paz (24.271°N, 110.354°W).

Para corroborar si la frecuencia de tormentas estuvo asociada con cambios morfológicos en las colonias coralinas utilizadas para la descripción de *P. inflata* (Glynn, 1999), se obtuvieron datos de tormentas entre enero de 1994 y diciembre de 1998 en La Entrega, Oaxaca (sur del Pacífico mexicano) y comparados con los datos observados en el Golfo de California.

### **6.7.3 Cambios en las condiciones ambientales**

El método de detección secuencial de cambio de régimen (Rodionov, 2004) fue utilizado para determinar asociaciones entre cambios del régimen de las condiciones ambientales con cambios morfológicos en las colonias coralinas. Un cambio de régimen es definido como un cambio abrupto o rápido en las condiciones ambientales de un estado relativamente estable a otro (Rodionov y Overland, 2005). Un cambio de las condiciones ambientales es detectado si hay un cambio significativo en el promedio de las variables ambientales. La detección de cambio de las condiciones ambientales y la media ponderada de los regímenes fue calculada utilizando el programa *Sequential Regime Shift Detector* V3.4 (<http://www.climatelogic.com/>). Este método fue ajustado a 12 y 24 meses para detectar cambios abruptos de régimen inter-anales. Valores mayores a tres desviaciones estándar fueron considerados como valores extremos (i.e. 3 en *Huber weight parameter*, ver Rodionov, 2004 para más información). La media ponderada de los regímenes detectados fue utilizada para representar los cambios significativos de las condiciones ambientales.

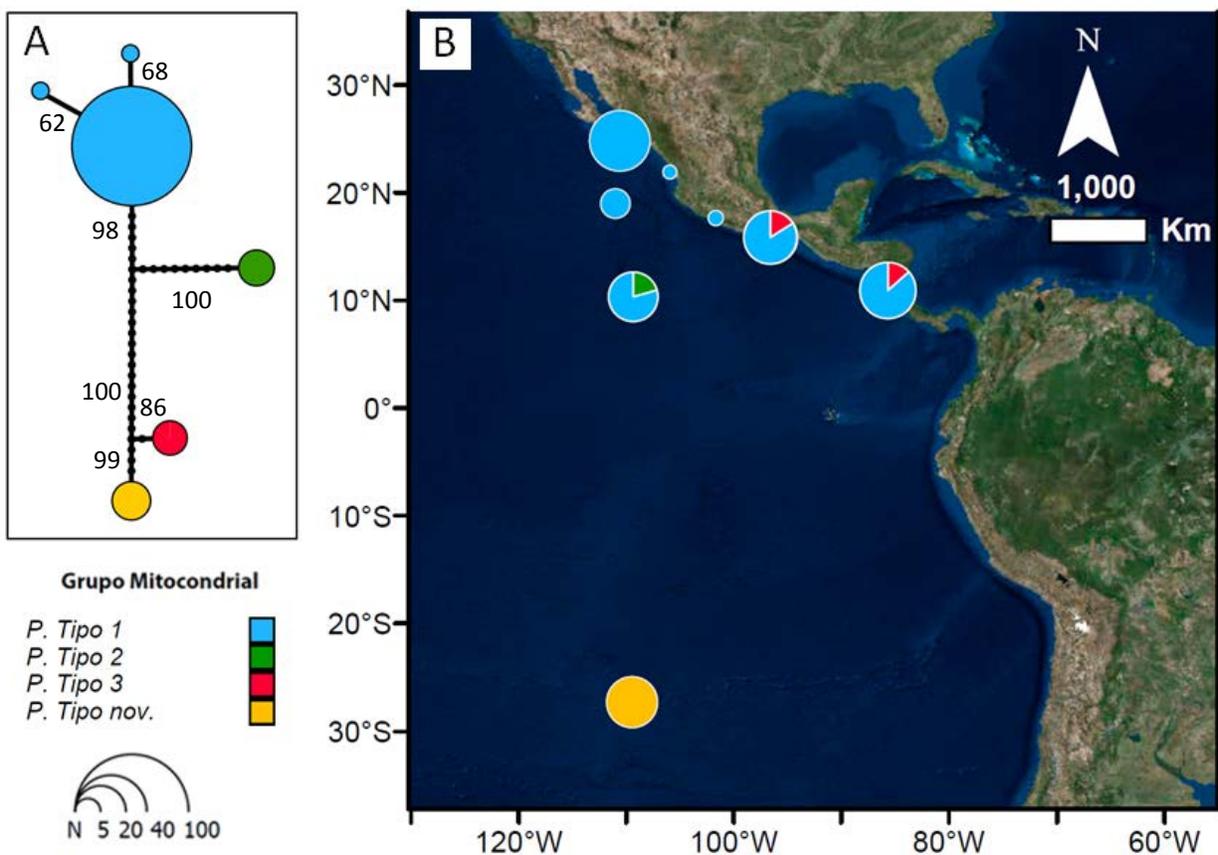
## **7. RESULTADOS**

### **7.1 Análisis genético**

Con el fin de responder el primer objetivo de este estudio, se identificaron los linajes genéticos existentes en el Pacífico Oriental (sección 7.1.1) y se estimó la diversidad genética en cada uno de ellos (sección 7.1.2); para posteriormente realizar una comparación de la variación genética y un análisis filogenético (i.e. mediante inferencia bayesiana y de máxima verosimilitud) de los linajes del género *Pocillopora* (sección 7.1.3).

#### **7.1.1 Linajes genéticos y su distribución en el Pacífico Oriental**

En el presente estudio, cuatro linajes fueron identificados con la congruencia de dos regiones mitocondriales (ORF y CR) y cuatro genes nucleares (HSP70,  $\beta$ -Tubulina, MBS $\alpha$ -CA y ATP- $\beta$ ; Figuras 9; Anexos V–XII). El linaje Tipo 1 fue el más abundante y se distribuyó en todo el Pacífico Oriental, excepto en la Isla de Pascua. El linaje Tipo 2 se encontró solamente en Clipperton. El linaje genético Tipo 3 fue encontrado en Costa Rica y Oaxaca. Un nuevo linaje no reportado previamente en literatura (ver Anexo II) fue identificado en la Isla de Pascua (Tipo *nov.*).



**Figura 9.** Distribución de linajes genéticos en el Pacífico Oriental. A) Relación filogenética de dos regiones mitocondriales concatenadas (ORF y CR). En A la red haplotípica construida mediante el método de máxima verosimilitud. Los números indican los valores de soporte (*bootstrap*). B) Distribución geográfica de los linajes. Los círculos en B representan la frecuencia de cada linaje genético en las muestras analizadas de acuerdo al tamaño de muestra reportado en la Figura 5.

### 7.1.2 Diversidad genética

En general, la diversidad haplotípica y nucleotídica fue mayor en el linaje encontrado en Isla de Pascua (*Pocillopora* Tipo *nov.*) y en el linaje *Pocillopora* Tipo 1 (Tabla V), pero puede estar potencialmente influenciada por el bajo número de muestras analizadas de los linajes Tipo 2 y 3. Los genes nucleares donde se encontraron el mayor número de haplotipos fueron ATP- $\beta$ , MBS $\alpha$ -CA y HSP70 (Anexos VIII–XII). El gen  $\beta$ -Tubulina mostró un haplotipo común para los cuatro linajes y algunos haplotipos exclusivos (Anexo VII). En el gen MBS $\alpha$ -CA solo se encontró un haplotipo compartido entre el linaje *Pocillopora* Tipo 1 y 3, mientras que la mayoría fueron exclusivos de cada linaje genético (Anexo VIII). Con respecto al gen ATP- $\beta$ , cuatro haplotipos del linaje *Pocillopora* Tipo 3 estuvieron relacionados con el linaje de Isla de Pascua (*Pocillopora* Tipo *nov.*), cuatro haplotipos del linaje *Pocillopora* Tipo 2 estuvieron relacionados con el linaje *Pocillopora* Tipo 1 y el linaje de Isla de Pascua, mientras que el resto fueron exclusivos de cada linaje (Anexo IX). El gen HSP70 fue el único que pudo ser comparado con los linajes del Indo-Pacífico (Anexo XII). Este gen presentó haplotipos exclusivos de cada linaje del Pacífico Oriental y solo compartió un haplotipo con la especie *P. verrucosa* del Indo-Pacífico.

Para verificar si los marcadores moleculares utilizados en el presente estudio presentaban alguna desviación de neutralidad, se utilizó la prueba de neutralidad de Tajima; la cual no fue significativa para ningún marcador molecular analizado. Por tanto no hay evidencia de selección para los grupos examinados. Las dos regiones mitocondriales presentaron valores positivos en el estadístico D de Tajima (ORF= 0.194, CR= 0.297), mientras que tres genes nucleares presentaron valores negativos (HSP70 = -0.403, MBS $\alpha$ -CA = -0.716, ATP- $\beta$  = -0.116) y uno nuclear valor positivo ( $\beta$ -Tubulina = 0.028). Así, los valores positivos en los marcadores mitocondriales indican la presencia de haplotipos divergentes producto de un evento de reducción poblacional o selección; mientras que los valores negativos sugieren que podría estar ocurriendo una expansión poblacional en el genoma nuclear de los corales del género *Pocillopora* en el Pacífico Oriental.

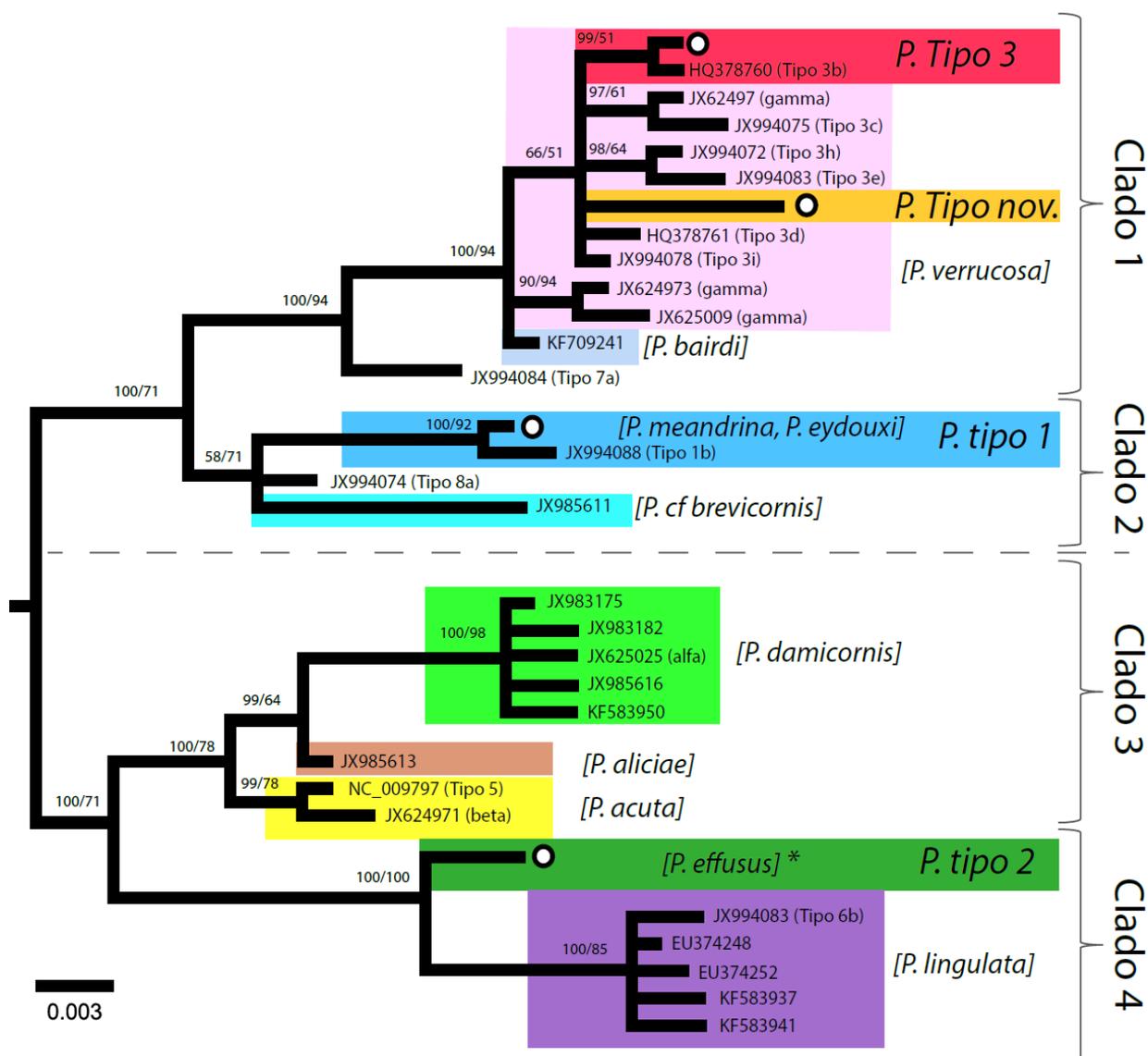
**Tabla V.** Diversidad genética de los linajes *Pocillopora* en el Pacífico Oriental.  $N$  = número de muestras (colonias),  $N_{\text{seq}}$  = número de secuencias,  $H$  = número de haplotipos,  $S$  = número de sitios polimórficos,  $h$  = diversidad haplotípica,  $\pi$  = diversidad nucleotídica. En negrita se resaltan los valores más altos de  $h$  y  $\pi$  por marcador molecular.

<b>Marcador</b>	<b>N</b>	<b><math>N_{\text{seq}}</math></b>	<b><math>H</math></b>	<b><math>S</math></b>	<b><math>h</math></b>	<b><math>\pi</math></b>
<b>HSP70 (1300 pb)</b>						
<i>P. Tipo 1</i>	44	70	10	9	0.703	0.0013
<i>P. Tipo 2</i>	4	4	2	2	0.667	0.0010
<i>P. Tipo 3</i>	2	4	4	4	<b>1</b>	<b>0.0017</b>
<i>P. Tipo nov.</i>	21	35	11	9	<b>0.881</b>	<b>0.0019</b>
<i>Todos</i>	71	113	27	26	0.871	0.0032
<b><math>\beta</math>-Tubulina (238 pb)</b>						
<i>P. Tipo 1</i>	35	61	4	2	<b>0.724</b>	<b>0.0041</b>
<i>P. Tipo 2</i>	4	6	2	2	<b>0.667</b>	<b>0.0056</b>
<i>P. Tipo 3</i>	2	4	2	1	<b>0.667</b>	0.0028
<i>P. Tipo nov.</i>	13	14	2	1	0.264	0.0011
<i>Todos</i>	54	84	6	5	0.740	0.0042
<b>MBS<math>\alpha</math>-CA (270 pb)</b>						
<i>P. Tipo 1</i>	17	30	9	11	<b>0.809</b>	<b>0.0084</b>
<i>P. Tipo 2</i>	4	4	1	—	—	—
<i>P. Tipo 3</i>	3	4	2	1	0.667	0.0024
<i>P. Tipo nov.</i>	4	7	5	4	<b>0.905</b>	<b>0.0070</b>
<i>Todos</i>	28	45	16	16	0.896	0.0106
<b>ATP-<math>\beta</math> (403 pb)</b>						
<i>P. Tipo 1</i>	305	610	78	57	<b>0.886</b>	<b>0.0222</b>
<i>P. Tipo 2</i>	3	6	3	18	0.800	<b>0.0239</b>
<i>P. Tipo 3</i>	21	42	5	17	0.602	0.0131
<i>P. Tipo nov.</i>	66	132	41	41	<b>0.935</b>	0.0210
<i>Todos</i>	395	790	122	78	0.929	0.026

### 7.1.3 Reconstrucción filogenética entre linajes del Pacífico Oriental e Indo-Pacífico

La región mitocondrial ORF presentó 26 sitios polimórficos, una diversidad haplotípica de 0.340 y una diversidad nucleotídica de 0.008. Los métodos de inferencia bayesiana y máxima verosimilitud mostraron esencialmente la misma topología, y solo variaron en el soporte de algunas ramas; la reconstrucción filogenética resolvió con buen soporte estadístico cuatro clados en el género *Pocillopora* (Figura 10).

El clado 1 conformado por dos subclados, uno basal que corresponde al linaje Tipo 7 y otro formado por un grupo complejo descrito por morfología como *P. verrucosa* y *P. bardi*. El grupo *P. verrucosa* incluye al linaje *Pocillopora* Tipo 3, al grupo gamma y al linaje encontrado en Isla de Pascua (Tipo *nov.*)(Anexo II), este último, no fue resuelto (Figura 10, clado 1). El clado 2 estuvo compuesto del linaje *Pocillopora* Tipo 1 (*P. meandrina* y *P. eydouxi*), relacionado con *P. cf. brevicornis* y con el linaje Tipo 8 (Figura 10). El clado 3 incluye a un grupo monofilético de *P. damicornis*, relacionado con *P. aliciae* y *P. acuta*. Por su parte, el clado 4 comprendió al linaje *Pocillopora* Tipo 2 y a un grupo monofilético de *P. lingulata* (Figura 10).



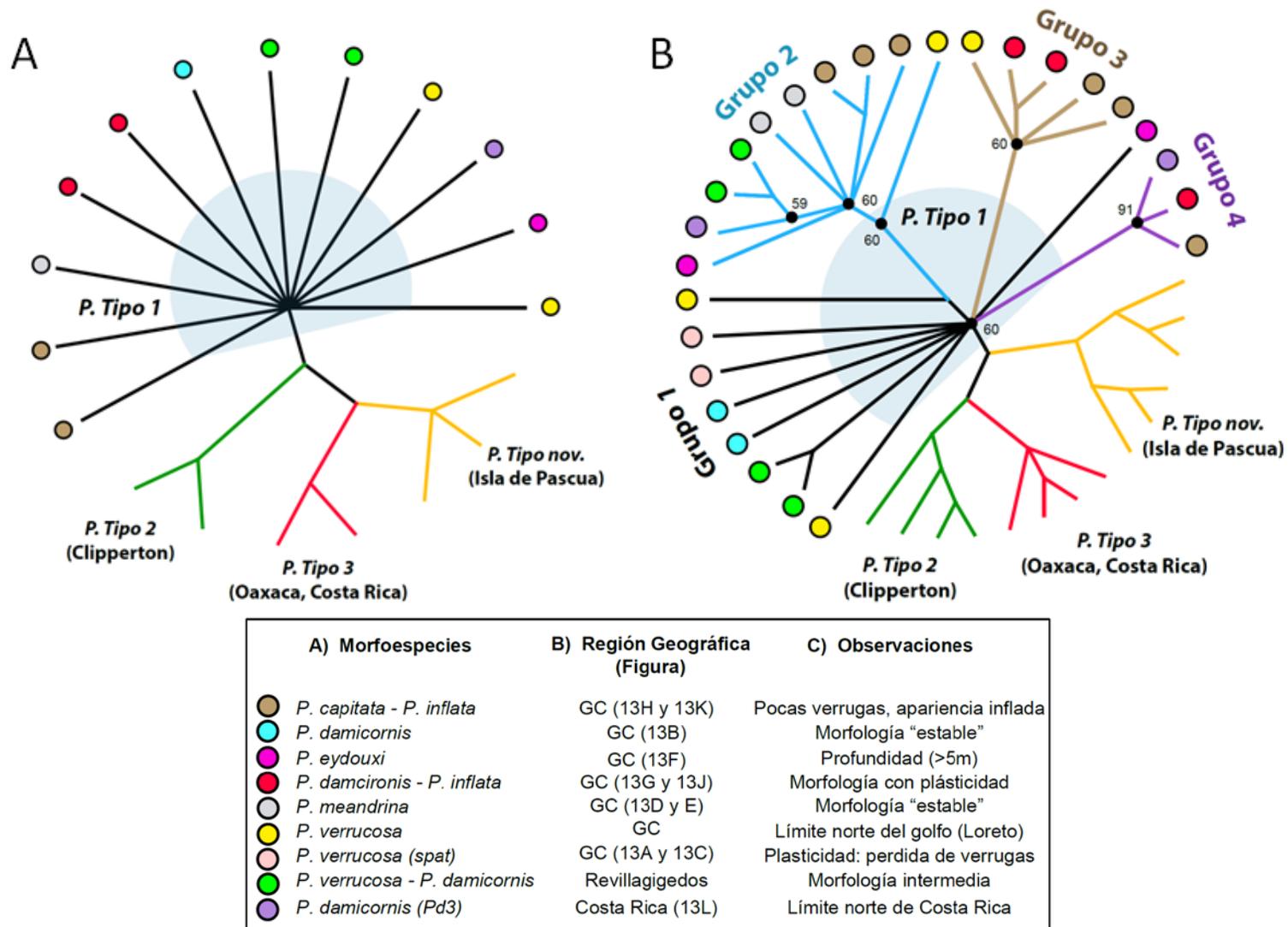
**Figura 10.** Reconstrucción filogenética del género *Pocillopora* utilizando la región mitocondrial ORF. Los círculos blancos indican la ubicación de los cuatro linajes encontrados en el Pacífico Oriental (este estudio). Las etiquetas de las ramas son los números de acceso del banco de genes, en paréntesis ( ) se encuentra nombres de linajes por diferentes autores (ver Anexo II) y en corchetes [ ] se encuentran el nombre de especies propuestas por Schmidt-Roach *et al.* (2014). Los números en los nodos indican los valores de soporte por el método de reconstrucción con inferencias bayesianas (Mr.Bayes) y mediante máxima verosimilitud (GARLI), respectivamente. \*erróneamente asignada como *P. effusus* en literatura (ver sección 8.1.3)

#### 7.1.4 Congruencia morfológica dentro de los linajes genéticos

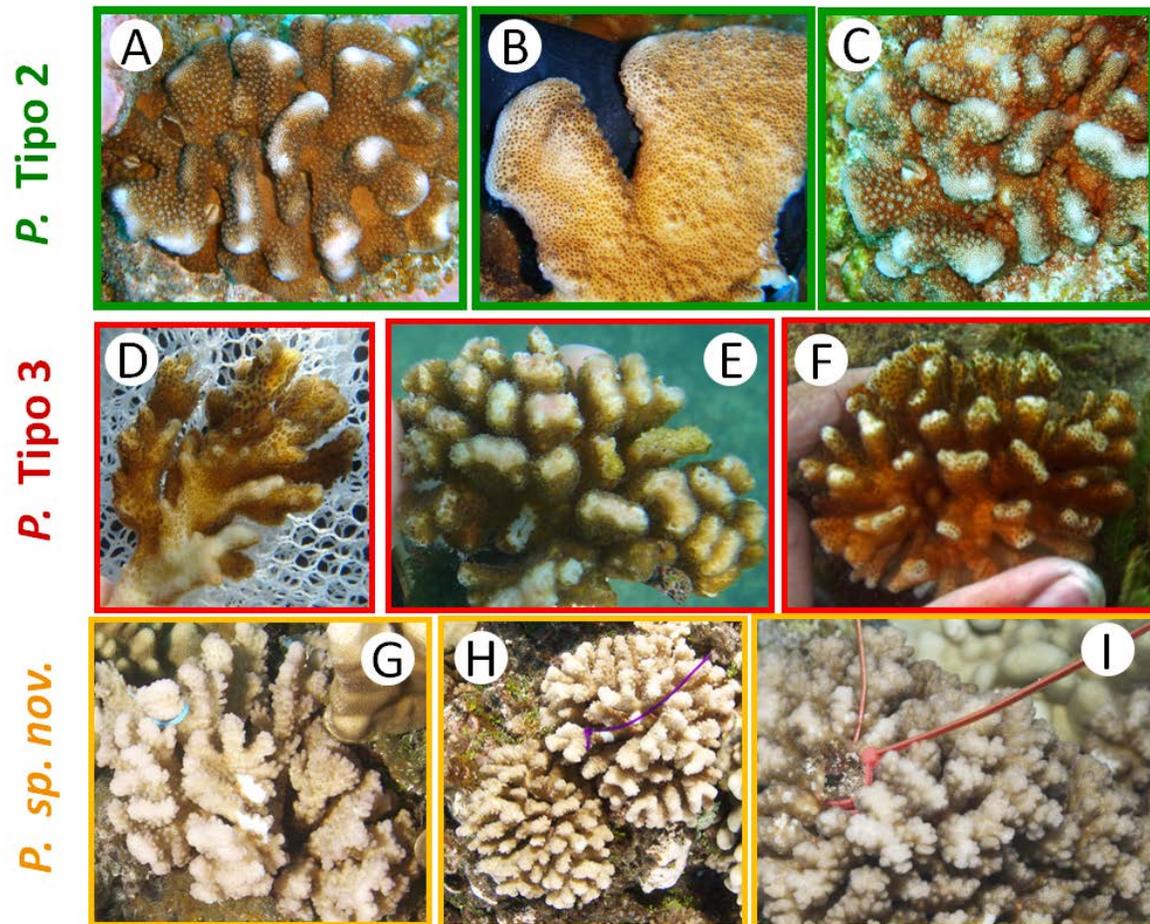
Para determinar la existencia de alguna congruencia morfológica dentro de los linajes genéticos identificados en el Pacífico Oriental; primero, se realizó un análisis filogenético mediante inferencia bayesiana de las dos regiones mitocondriales y los cuatro genes nucleares concatenados. Posteriormente, se verificaron las morfoespecies procedentes en cada grupo genético para confirmar alguna congruencia morfológica.

La reconstrucción filogenética de los genes concatenados fue congruente entre las regiones mitocondriales y genes nucleares (Figura 11), identificando los cuatro linajes genéticos que se encuentran en el Pacífico Oriental. No se encontró una congruencia entre las morfoespecies y los linajes genéticos (Anexos V–XII). Sin embargo, se encontró una mayor frecuencia de morfoespecies dentro de cada linaje de *Pocillopora* Tipo 2, 3 y el encontrado en Isla de Pascua (Tipo *nov.*; Figura 12). El linaje *Pocillopora* Tipo 2 estuvo compuesto por las morfoespecies *P. elegans* y *P. meandrina* (Figura 12A–C). El linaje Tipo 3 estuvo compuesto de la morfoespecie *P. damicornis* con unas ramificaciones espatuladas (Figura 12D–F). El linaje de Isla de Pascua (Tipo *nov.*) estuvo compuesto de las morfoespecies *P. verrucosa* y morfologías intermedias entre *P. verrucosa* y *P. damicornis* (Figura 12G–I).

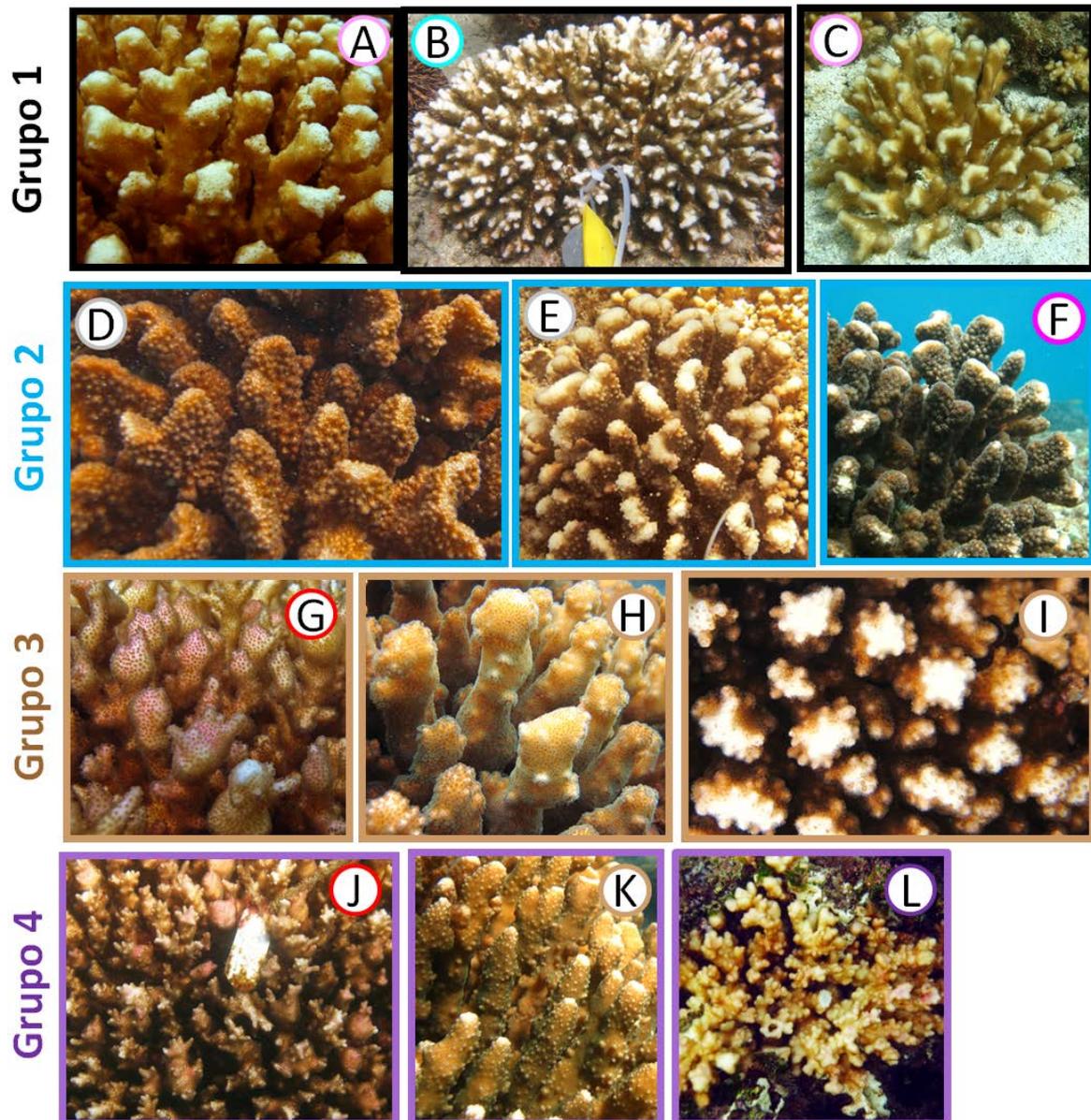
El linaje Tipo 1 fue el más abundante y complejo en el Pacífico Oriental, ya que presentó diferentes morfoespecies (Anexo III). La reconstrucción filogénica de los genes nucleares concatenados evidenció cuatro grupos genéticos dentro del linaje Tipo 1 (Figura 11B). El grupo 1 estuvo compuesto de colonias de la morfoespecie *P. damicornis*, *P. verrucosa* y morfotipos intermedios con una reducción de las verrugas (Figura 13A–C). El grupo 2 fue el más diverso ya que presentó la mayor cantidad de morfoespecies *P. capitata*, *P. damicornis*, *P. verrucosa*, *P. meandrina* y *P. eydouxi* y se caracterizó por presentar verrugas abundantes en las ramificaciones (Figura 13D–F). El grupo 3 y 4 estuvieron compuestos de las morfoespecie *P. damicornis* – *P. inflata* y *P. capitata* (Figura 13G–L), y fueron los que presentaron un cambio morfológico asociado a las condiciones ambientales (ver sección 7.4).



**Figura 11.** Reconstrucción filogenética concatenada mediante inferencia bayesiana a partir de A) dos regiones mitocondriales (CR y ORF) y B) cuatro genes nucleares (ATP- $\beta$ , HSP70,  $\beta$ -Tubulina, MBS $\alpha$ -CA) en el Pacífico Oriental. Valores en los nodos indican el soporte de las ramas (solo los valores < 91 son mostrados). Ramas del linaje *Pocillopora* Tipo 1 están en sombreado azul. GC = Golfo de California.



**Figura 12.** Fotografías *in situ* de las morfoespecies en los linajes genéticos Tipo 2, 3 y *P. Tipo nov.* en el Pacífico Oriental. A = *P. elegans*, B–C = *P. meandrina*, D–F = *P. damicornis*, G–H = *P. verrucosa*, I = morfología intermedia entre *P. damicornis* y *P. verrucosa*. Fotografías tomadas por: Jean-François Flot, Evie Wieters y David Paz.



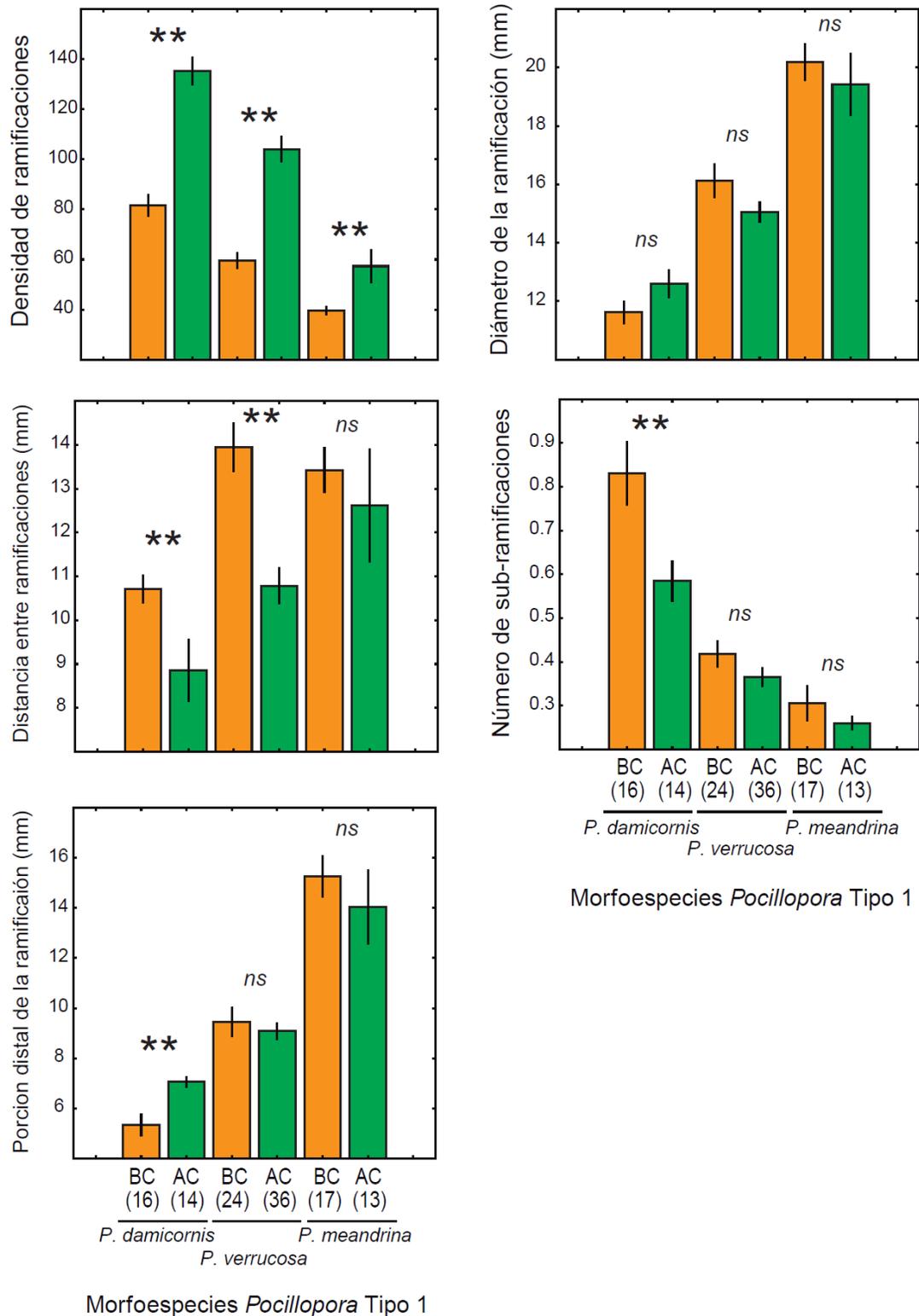
**Figura 13.** Fotografías *in situ* de las morfoespecies representativas de los grupos genéticos encontrados en el linaje *Pocillopora* Tipo 1 en el Pacífico Oriental. A = *P. verrucosa* con reducción de verrugas, B = *P. damicornis*, C = morfología intermedia entre A y B, D–E = *P. meandrina*, F = *P. eydouxi*, G y J = *P. inflata*, H = morfología intermedia entre *P. inflata* (G) y *P. capitata* (K), I = *P. capitata* con verrugas prominentes, K = *P. capitata*, L = morfología intermedia entre *P. damicornis* y *P. verrucosa*. Los colores indican subgrupos genéticos de la Figura 11B. Fotografías tomadas por David Paz.

## 7.2 Análisis morfológico

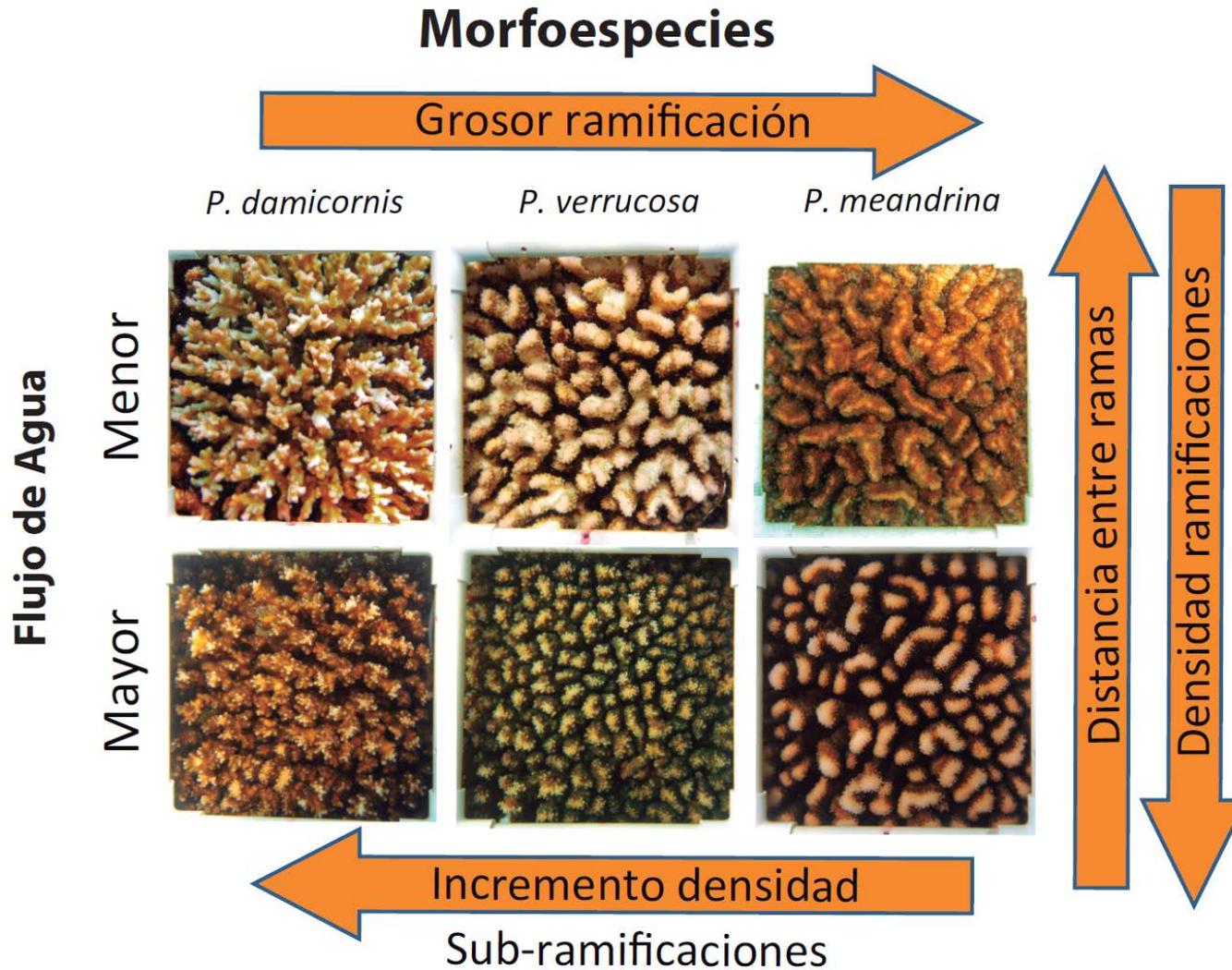
### 7.2.1 Patrones de la variación morfológica

Se encontró un patrón de variación morfológica consistente entre las tres morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 (*P. damicornis*, *P. verrucosa* y *P. meandrina*) en los dos sitios con condiciones contrastantes de corriente (Figura 14 y 15, ver más adelante resultados de corrientes en sección 7.3.1.2). El grosor de la ramificación (diámetro y porción distal de la ramificación) fue menor en *P. damicornis* y mayor en *P. meandrina* (Figura 14 y 15). En contraste, *P. damicornis* mostró los valores más altos de densidad de ramificación y la proporción de sub-ramificaciones, seguidos por *P. verrucosa* y *P. meandrina* (Figura 14 y 15). Este patrón de variación morfológica entre las morfoespecies se mantuvo dentro de cada sitio (Figura 14, Anexo XV). Entre sitios, las morfoespecies presentaron una mayor densidad de ramificaciones en el sitio de alta corriente. En el sitio de baja corriente, *P. damicornis* y *P. verrucosa* tuvieron una mayor distancia entre las ramas (Figuras 14 y 15). En contraste con las otras morfoespecies, *P. damicornis* mostró un mayor engrosamiento de la parte distal de las ramificaciones en el sitio de alta corriente y una mayor proporción de sub-ramificaciones en el sitio de baja corriente (Figuras 14 y 15).

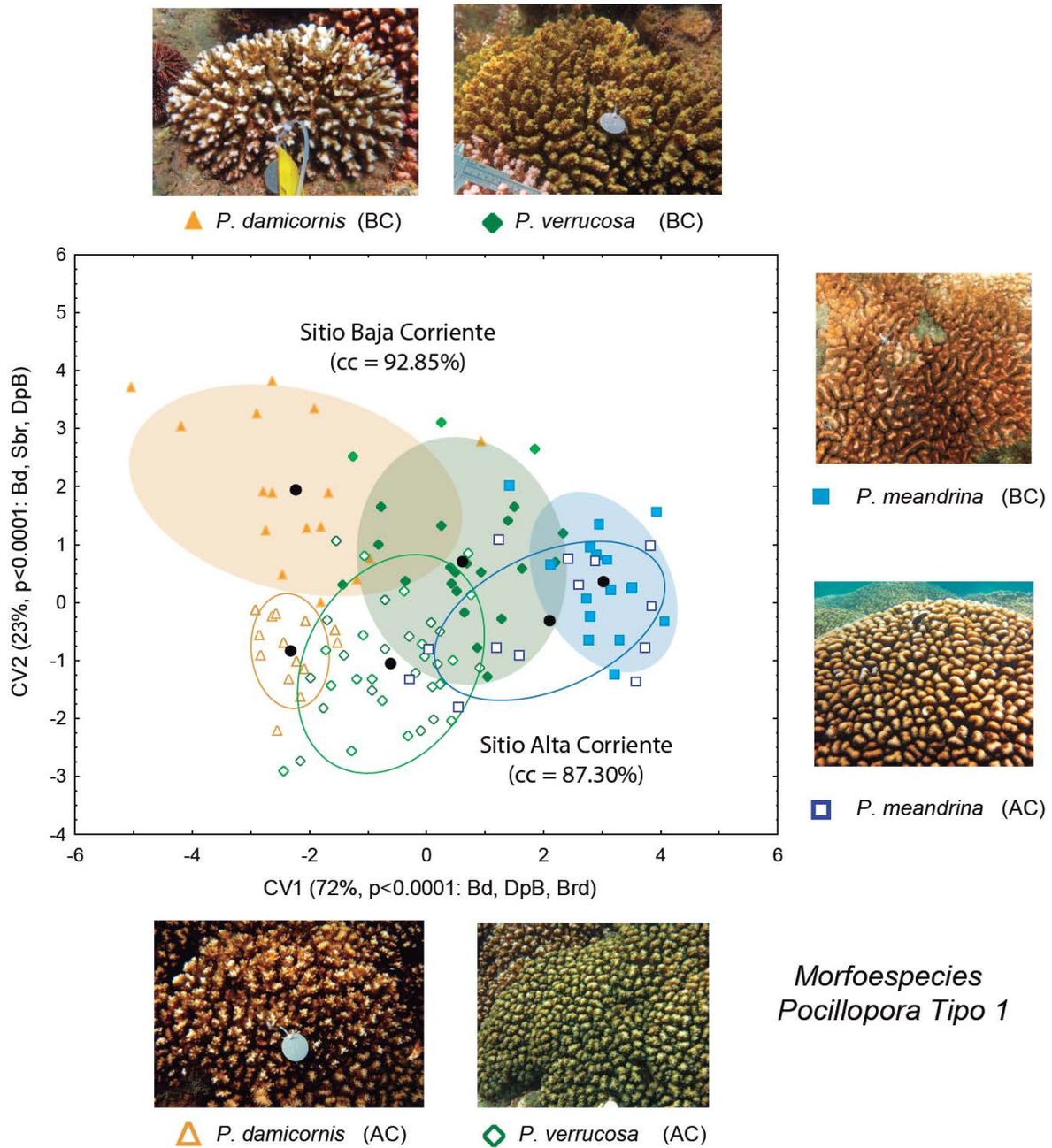
Las tres morfoespecies presentaron diferencias significativas en todos los caracteres (ANOVA,  $p < 0.001$ ) y entre los sitios (ANOVA,  $p < 0.001$ , en la densidad de la ramificación, distancia entre las ramificaciones y proporción de sub-ramificaciones, Figura 14), aunque la interacción entre estos factores no fue significativa (ANOVA sitio  $\times$  morfoespecie,  $p > 0.05$ ). Las morfoespecies mantuvieron sus diferencias dentro y entre los sitios ( $\lambda$  de Wilk = 0.0898,  $F_{(25,406)} = 14.839$ ,  $p < 0.0001$ , Figura 16), excepto en las colonias de *P. meandrina* entre sitios (bajo vs. alta corriente). Esta similitud morfológica de las colonias de *P. meandrina* entre sitios resultó en un bajo porcentaje de correcta clasificación en el sitio de alta corriente (23.07%), mientras que la mayoría de las morfoespecies presentaron una alta clasificación ( $> 68\%$ , Anexo XIV). Un menor porcentaje de correcta clasificación de las morfoespecies se encontró en el lugar de alta corriente (87.30%) en comparación con el sitio de baja corriente (92.85%). Estos resultados indican que las colonias de las diferentes morfoespecies son más similares entre ellas en el sitio de alta que en el de baja corriente (ver dispersión de colonias  $\times$  sitio, Figura 16).



**Figura 14.** Diferencias en caracteres morfológicos (media  $\pm$  ES) entre las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 en el sitio de baja corriente (BC, naranja) y alta corriente (AC, verde). El número de colonias en cada grupo se encuentra en paréntesis. Diferencias significativas en la prueba de *t-student* se indica como \*\*  $p < 0.01$ . ns = no significativo.



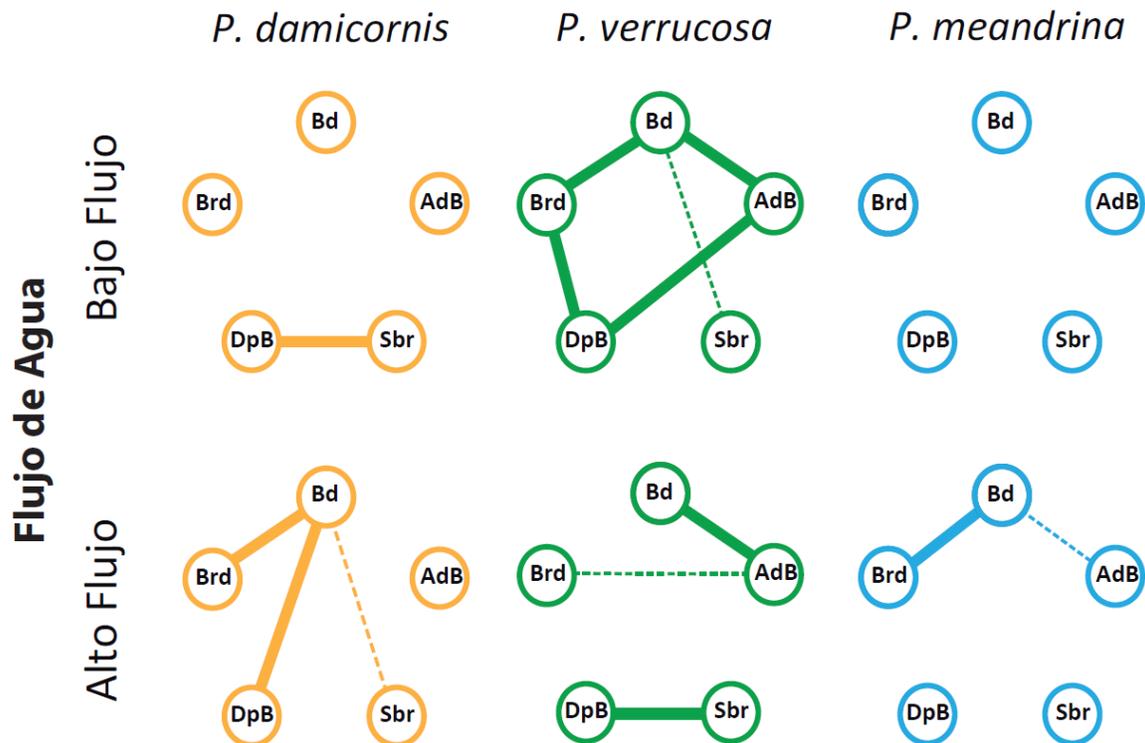
**Figura 15.** Patrones de variación morfológicas entre las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 en diferentes condiciones de corriente. Dirección de las flechas indican un incremento de los valores del carácter.



**Figura 16.** Análisis de discriminante canónico de tres morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 entre el sitio de baja corriente (BC, símbolos sólidos) y alta corriente (AC, símbolos abiertos). Cada símbolo representa una colonia coralina. Abreviaciones de los caracteres como en la Tabla III. cc = porcentaje de correcta clasificación de las colonias en su grupo.

### 7.2.2 Modularidad fenotípica

Las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 (*P. damicornis*, *P. verrucosa* y *P. meandrina*) exhibieron diferentes patrones de modularidad morfológica en los dos sitios expuestos a diferentes condiciones de corriente (Figura 17). El número de caracteres coordinados fue mayor en *P. verrucosa* en ambos sitios, con dos "submódulos" en el lugar de alta corriente. Por su parte, una menor coordinación de caracteres fue encontrada para las morfoespecies *P. meandrina* y *P. damicornis* en el sitio de baja corriente. La densidad de las ramificaciones fue el caracter que presentó una mayor coordinación, mostrando un mayor número de conexiones (i.e. líneas) en cuatro de los seis modelos gráficos (Figura 17). La coordinación entre la densidad de las ramificaciones (Bd), el diámetro y la distancia entre las ramificaciones (Brd y AdB) fue más frecuente entre las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 en el sitio de alta corriente. Estos resultados sugieren que la modularidad de la ramificación, y por tanto la morfología de la ramificación, puede ser modificada por las condiciones de corriente en las comunidades coralinas.



**Figura 17.** Modularidad fenotípica entre las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 en diferentes condiciones de corriente. Los caracteres son representados por los nodos, las líneas sólidas indican una fuerte coordinación entre caracteres y líneas punteadas indican una coordinación débil. La abreviación de los caracteres se describe en la Tabla III.

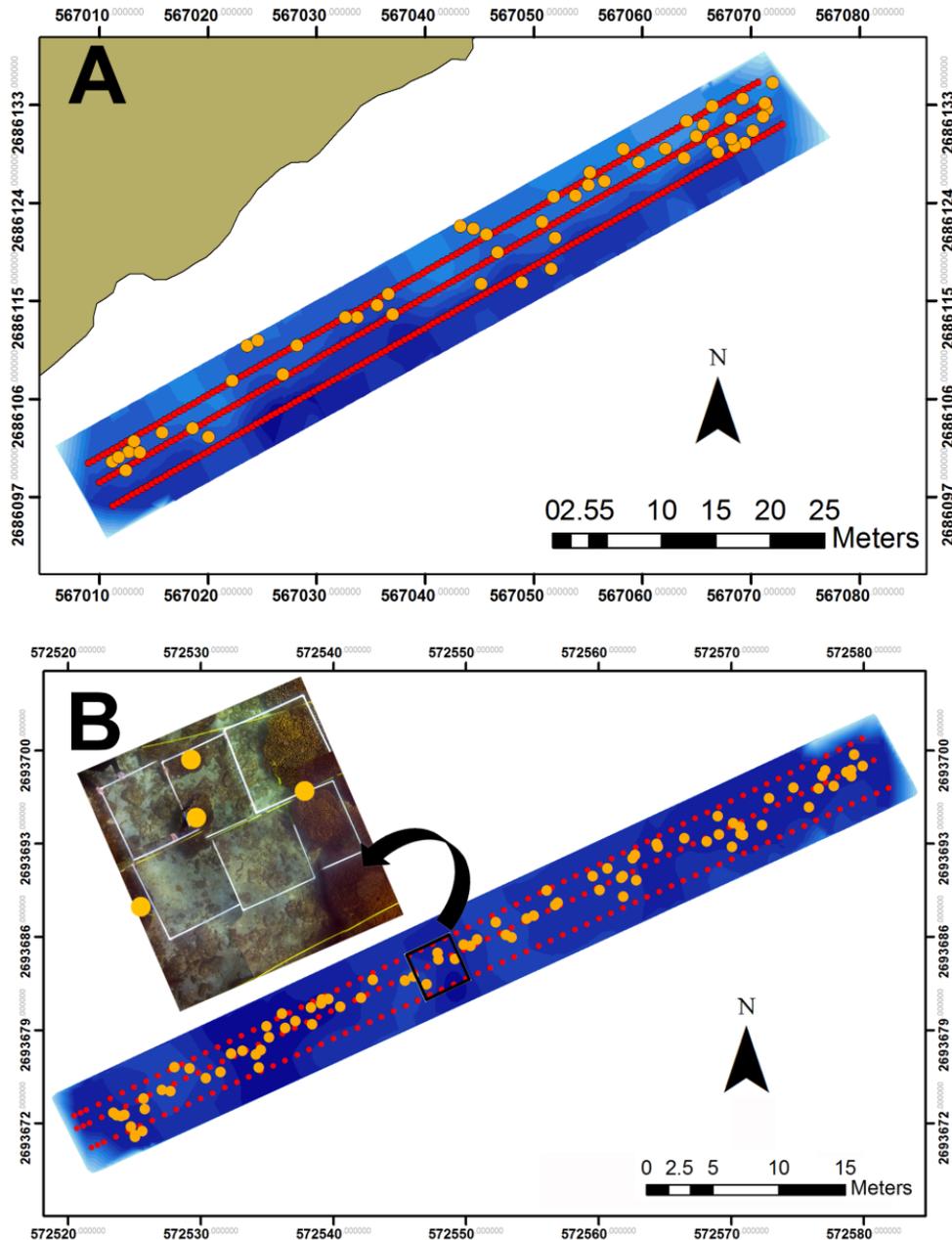
### 7.3 Análisis del paisaje morfológico

Para analizar la morfología a través del paisaje, se requirió de la construcción de modelos digitales batimétricos y de corriente para describir las características del paisaje (sección 7.3.1), con la finalidad de que pudieran ser contrastados con los datos morfológicos mediante análisis estadísticos (sección 7.3.2) para detectar correlación de variables y patrones espaciales. A continuación se describe las características del paisaje.

#### 7.3.1 Características del paisaje

##### 7.3.1.1 Modelo digital batimétrico

Se obtuvo el modelo digital batimétrico en dos comunidades coralinas con condiciones ambientales contrastantes para verificar si estas condiciones influyen en la morfología colonial (Figura 18; Anexo XVI). La comunidad de Isla Gaviotas presentó una mayor heterogeneidad en la profundidad, siendo más somero hacia el lado sureste de la isla y se observó parches de arena y colonias coralinas de *Porites panamensis* y *Pavona gigantea* a lo del área de estudio. Por su parte, la estructura coralina de Punta Galeras fue más homogénea y estuvo compuesta completamente de colonias de *Pocillopora* Tipo 1, aunque se encontraron dos secciones o canales de arena y roca que dividen completamente la estructura arrecifal, y en la cual se encontraron algunas colonias aisladas de este mismo género. La intensidad de luz estuvo asociada significativamente con la profundidad en las comunidades coralinas (Isla Gaviotas  $r = 0.788$ ,  $p < 0.02$ ; Punta Galeras  $r = 0.871$ ,  $p < 0.01$ ), por lo que el modelo digital batimétrico, el cual posee una mayor resolución por la cobertura de datos tomados en el transecto de banda, fue utilizado para contrastar la variación morfológica en los corales *Pocillopora* Tipo 1 asociada a ambas variables ambientales (i.e. profundidad y luz).



### Simbología

● Colonias

• Medida de profundidad

Sistema de Coordinados  
Proyectado: UTM Zona 12N  
Datum: WGS 1984

### Modelo Digital

#### Batimétrico (0.25 m)

0 - 0.25

-0.25 - -0.5

-0.5 - -0.75

-0.75 - -1

-1 - -1.25

-1.25 - -1.5

-1.5 - -1.75

-1.75 - -2

-2 - -2.25

-2.25 - -2.5

-2.5 - -2.75

-2.75 - -3

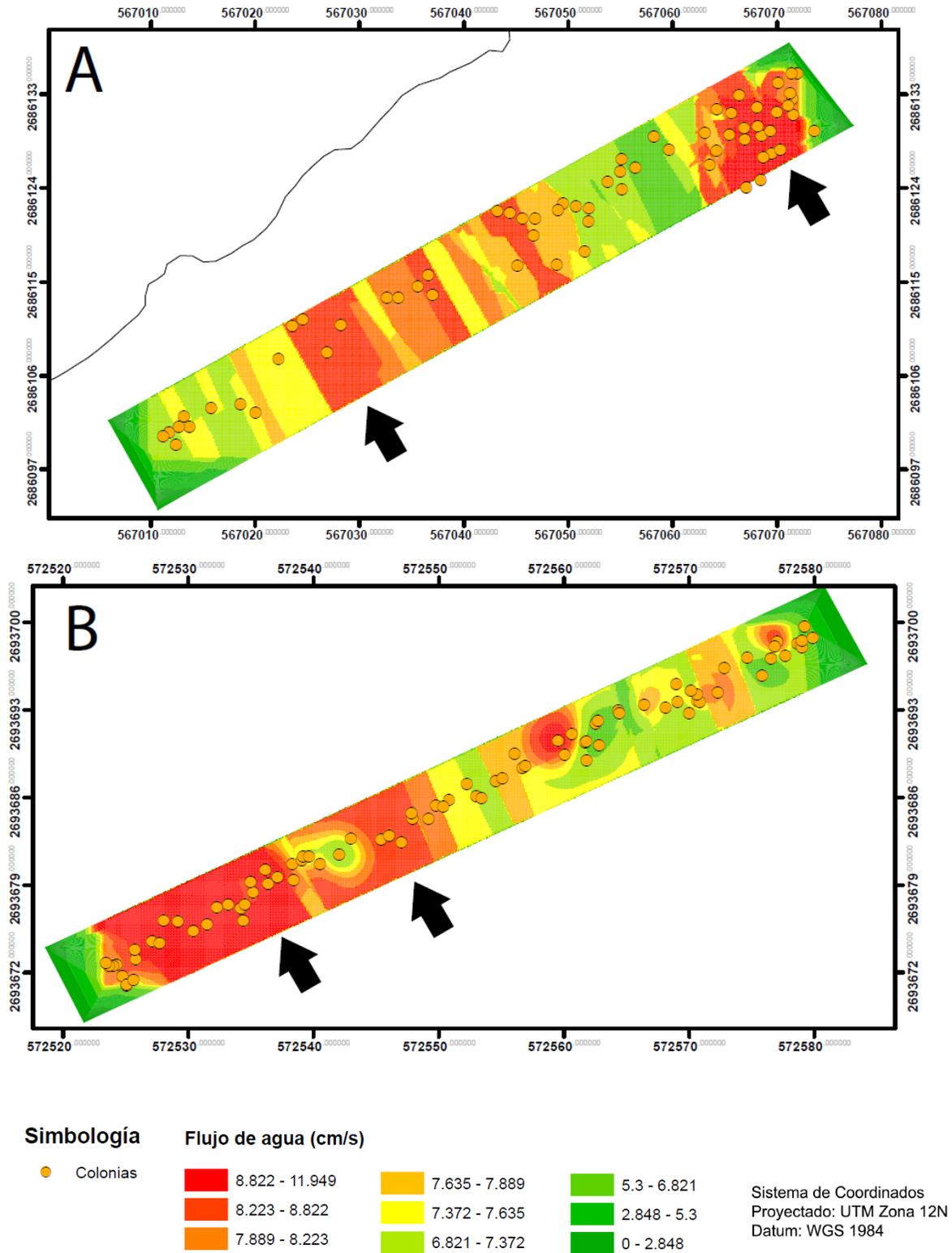
-3 - -3.25

**Figura 18.** Modelo digital batimétrico en las comunidades coralinas estudiadas. (A) Isla Gaviotas. (B) Punta Galeras. Ejemplo de Foto-cuadrantes en (B) para la rectificación de la posición geográfica de las colonias. Intensidad de color en los contornos indican la profundidad en intervalos de 0.25 metros.

### 7.3.1.2 Modelo digital de corriente

Las dos comunidades coralinas mostraron diferencias significativas en las condiciones de corriente (Anexo XVII) mediante ambos métodos; el método de pérdida de peso por día en los bloques de yeso ( $t_{16} = 15.266$ ,  $p < 0.001$ , en invierno) y por el método de liberación de tinte (ANOVA,  $MS = 2.20$ ,  $F_{1, 176} = 71.19$ ,  $p < 0.0001$ ). La pérdida de peso fue casi tres veces mayor en Punta Galeras ( $28.30 \pm 1.21$  g) que en Isla Gaviotas ( $9.68 \pm 0.603$  g). La corriente medida por el método del tinte en Punta Galeras fue significativamente más rápida que en Isla Gaviotas ( $6.84 \pm 0.32$  cm/s vs.  $4.90 \pm 0.36$  cm/s; promedio de mediciones de temporadas de verano y de invierno). La corriente fue diferente entre temporadas (ANOVA;  $MS = 6.65$ ,  $F_{1, 176} = 214.57$ ,  $p < 0.0001$ ); en ambos sitios la corriente de agua durante el invierno fue mayor (ANOVA;  $MS = 1.15$ ,  $F_{1,176} = 37.31$ ,  $p < 0.0001$ ). La mayor diferencia entre los sitios se produjo en el verano, cuando Punta Galeras fue dos veces más rápido en la corriente ( $5.15$  vs.  $2.29$  cm/s; prueba *a posteriori* de Tukey  $p < 0.0001$ ).

En el modelo digital de corrientes (Figura 19), ambos transectos presentaron zonas de alta corriente. En Isla Gaviotas se presentaron dos zonas, una al inicio y otra al final del transecto (indicadas por las flechas, Figura 19A). Por su parte en la comunidad de Punta Galeras, el inicio del transecto mostró una mayor corriente, el cual estuvo asociado a canales de arena que interrumpieron la estructura coralina (Figura 19B).



**Figura 19.** Modelo digital de corrientes en las comunidades coralinas estudiadas. (A) Isla Gaviotas. (B) Punta Galeras. Los contornos de color indican la intensidad de la corriente. Las fechas indican las zonas de mayor corriente.

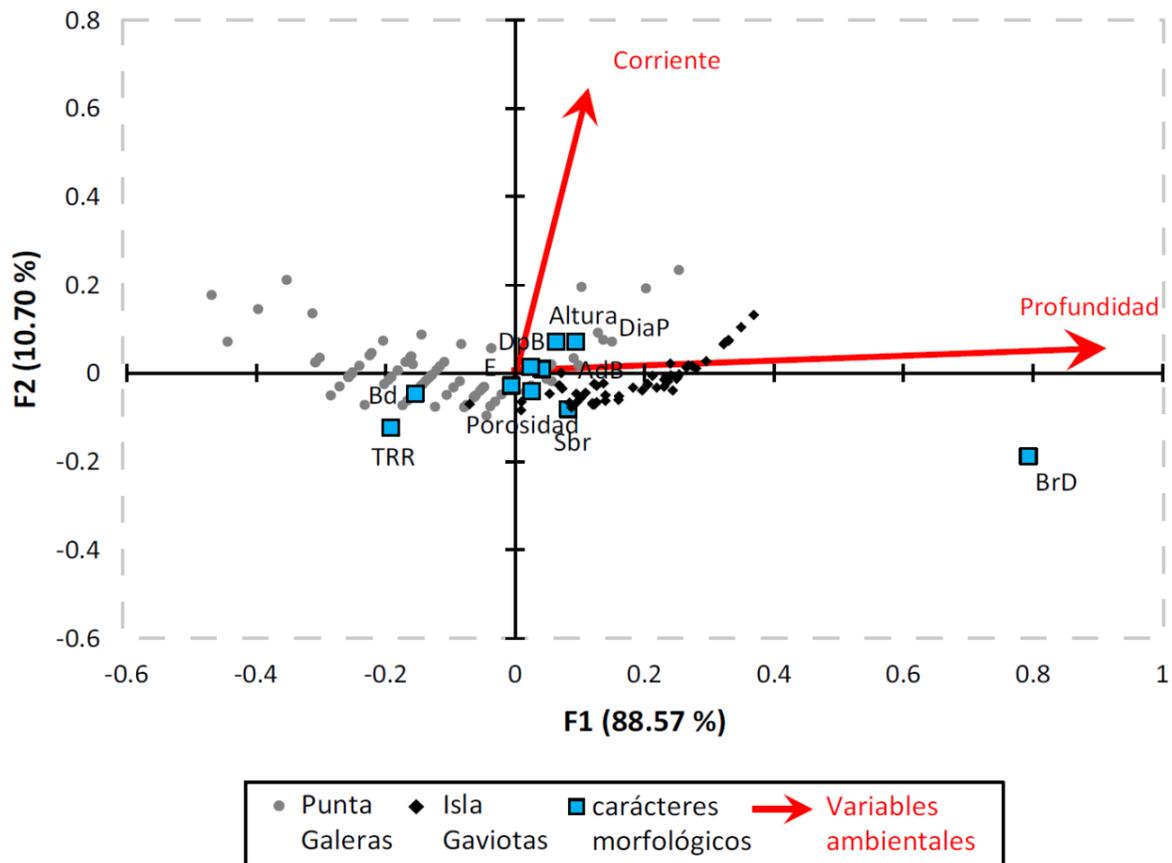
### 7.3.2 Análisis estadísticos

#### 7.3.2.1 Correlación entre variables ambientales y caracteres morfológicos

El análisis de correspondencia canónica indicó una correlación significativa entre los caracteres morfológicos y las variables ambientales ( $p < 0.001$ ). Dos factores explicaron el 99.27% de la variación observada de los transectos estudiados en las comunidades coralinas (Figura 20). La profundidad y la intensidad de luz estuvieron más relacionadas con la variación de las colonias en Isla Gaviotas y con el diámetro de las ramificaciones en ambos transectos. Mientras que la corriente, la densidad de las ramificaciones, y el tamaño relativo de las ramificaciones estuvieron asociados con la variación de las colonias coralinas en Punta Galeras (Figura 20).

El análisis de correlación espacial entre los caracteres morfológicos y variables ambientales mostró una correlación significativa en ocho caracteres (Tabla VI). En Isla Gaviotas, se encontró el mayor número de caracteres morfológicos correlacionados espacialmente con las condiciones ambientales en el área de estudio. Las colonias que se encontraron en secciones someras del transecto fueron más grandes y con una menor densidad de las ramificaciones (i.e. colonias de *P. meandrina*, Figura 18 y 20). Las colonias coralinas expuestas a una menor corriente tuvieron ramificaciones más separadas y con terminaciones más angostas (i.e. colonias de *P. damicornis*, Figura 19 y 20).

Por su parte en Punta Galeras, un mayor tamaño de las colonias estuvo asociado al aumento de la corriente y la profundidad, las cuales estuvieron ubicadas en los canales de arena que dividen la estructura coralina (Tabla VI, Figuras 18–20). En secciones más someras del transecto, la densidad de las ramificaciones fue menor con un aumento en el tamaño relativo de la ramificación (Figura 20). Una mayor cantidad de las subramificaciones de las colonias estuvo asociada a condiciones de menor corriente y luz (Tabla VI, Figura 20).



**Figura 20.** Análisis de correspondencia canónica entre variables ambientales y caracteres morfológico en dos transectos ubicados en comunidades coralinas al sur del Golfo de California. Las abreviaciones de los caracteres se encuentran en las Tablas III y IV.

**Tabla VI.** Correlación espacial significativa entre variables ambientales y los caracteres morfológicos.

Caracteres morfológicos	Isla Gaviotas		Punta Galeras	
	r	valor p	r	valor p
<i>Corriente</i>				
Diámetro promedio de la colonia	-0.351	0.004	0.270	0.012
Altura	-0.373	0.001	—	—
Esfericidad	-0.568	0.001	—	—
Porosidad	-0.484	0.001	—	—
Tamaño relativo de la ramificación	0.292	0.021	—	—
Porción distal de la ramificación	-0.396	0.001	—	—
Proporción de las Sub-ramificaciones	—	—	-0.232	0.024
<i>Profundidad</i>				
Diámetro promedio de la colonia	—	—	0.350	0.007
Altura	0.313	0.044	—	—
Tamaño relativo de la ramificación	—	—	-0.248	0.020
Densidad de la ramificaciones	-0.438	0.006	0.255	0.035
<i>Intensidad de Luz</i>				
Proporción de las Sub-ramificaciones	—	—	-0.162	0.040

### 7.3.2.2 Patrones espaciales

En total se encontraron seis caracteres morfológicos que fueron significativos en el estadístico I de Moran dentro de los transectos estudiados de las comunidades coralinas. Estos caracteres morfológicos poseen una variación que está relacionada con la posición espacial de las colonias en los transectos. La porosidad de la colonia y el diámetro promedio de las ramificaciones presentaron valores significativos del estadístico I de Moran en ambas comunidades (Anexo XVIII). En Punta Galeras, los caracteres significativos fueron la altura y el grado de esfericidad de las colonias; mientras que en Isla Gaviotas fueron la densidad de las ramificaciones y el número de sub-ramificaciones. Estos

caracteres morfológicos presentaron un gradiente en su variación dentro de los transectos, patrón espacial que se caracteriza por tener valores positivos del estadístico I de Moran a poca distancia y valores negativos a distancias largas (Anexo XVIII). Los análisis también evidenciaron que los caracteres morfológicos (grado de esfericidad y porosidad en Punta Galeras y densidad de la ramificación y número de sub-ramificaciones en Isla Gaviotas) varían de acuerdo a una distribución en parches; patrón con valores positivos y negativos en el estadístico I de Moran (Anexo IV y XVIII).

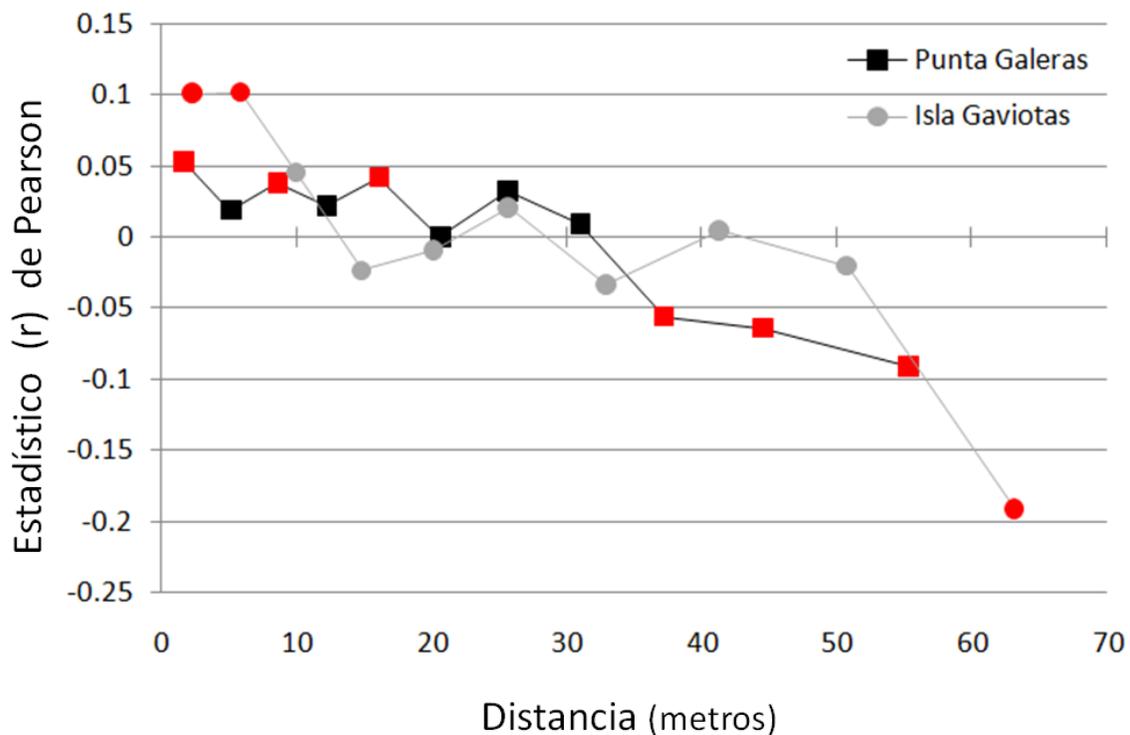
El análisis espacial multivariado evidenció el patrón global que poseen las colonias coralinas en los sitios estudiados (Figura 21). En ambos transectos existe una tendencia a presentar un gradiente en los caracteres morfológicos con presencia de parches con características morfológicas similares (i.e. parches morfológicos). En Punta Galeras, se encontró un patrón espacial uniforme (ver ejemplo en Anexo IV) donde los parches se encuentran compuestos de colonias con morfologías similares que se encuentran a cortas distancias (aproximadamente 5 metros); esto es indicado por los primeros tres valores significativos en el estadístico I de Moran (Figura 21). Además estos parches están ordenados en conjuntos con diferentes morfologías que tienen una separación aproximada de 20 metros; esto es indicado por el sexto intervalo de distancia donde el estadístico I de Moran tuvo el valor de 0 (Figura 21, ver Anexo XVIII). Por su parte, en Isla Gaviotas se encontró un patrón espacial de parche (ver ejemplo en Anexo IV) donde hay parches grandes de colonias con morfología similar de aproximadamente 15 metros y que se encuentran al inicio y al final del transecto; indicado por valores significativos del estadístico I de Moran (Figura 21).

El Indicador local de asociación espacial permitió detectar los parches de las colonias coralinas con una asociación morfológica similar (*hotspot*) o parches donde las colonias vecinas poseen características morfológicas muy diferentes (*coldspot*, Figura 22). Colonias con morfología que no tienen una asociación espacial (i.e. distribución espacial aleatoria) no son mostradas.

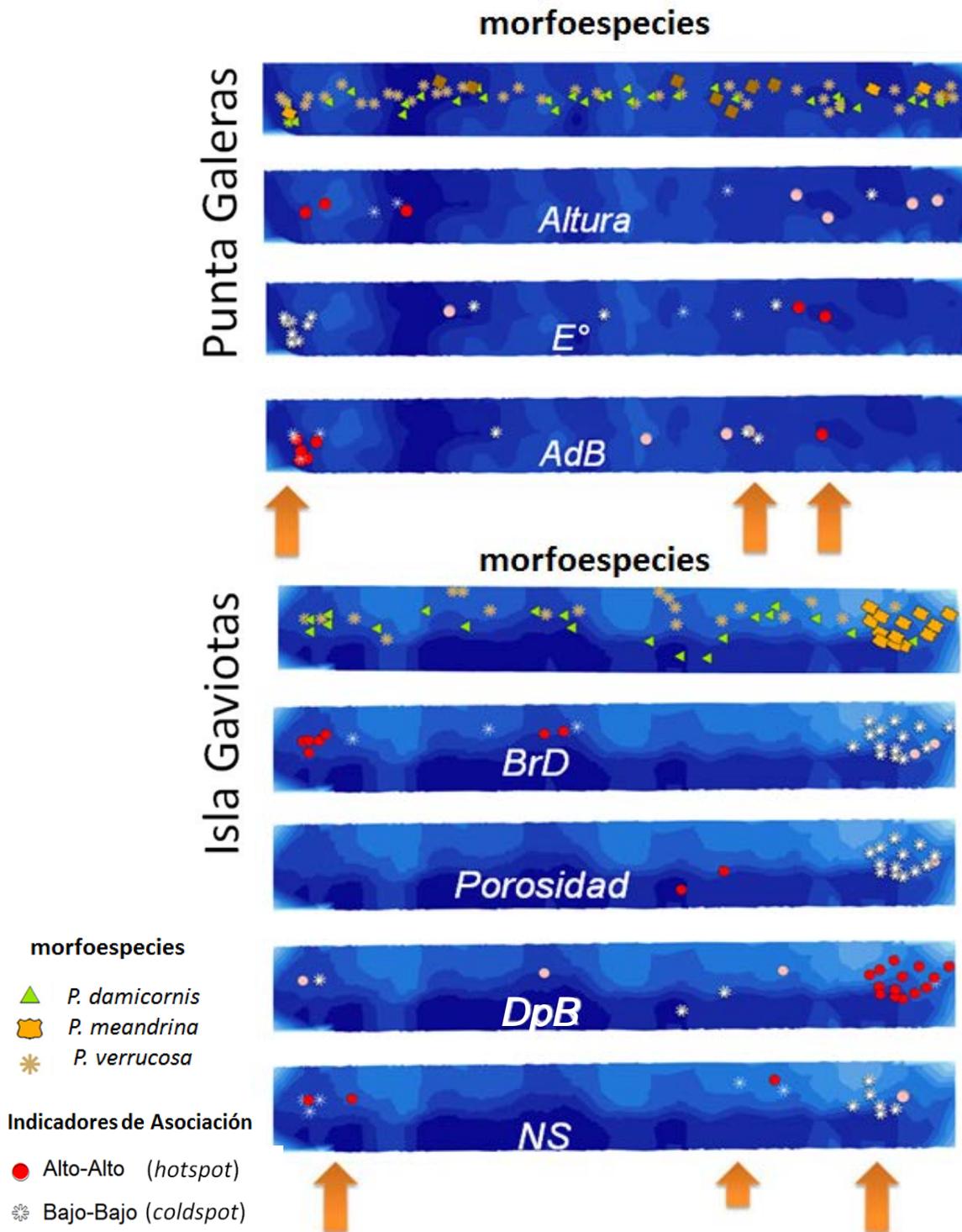
En Punta Galeras tres principales zonas fueron detectadas que poseen una asociación espacial (i.e. indicado por flechas en Figura 22). Las colonias que presentaron características morfológicas similares (*hotspots*) en la altura de la colonia y en el diámetro promedio de las ramificaciones (AdB). Asimismo, colonias en estas zonas presentaron

valores muy diferentes (*coldspots*) en el diámetro promedio de las ramificaciones (AdB) y en el grado de esfericidad de la colonia ( $E^\circ$ , Figura 22).

En Isla Gaviotas, las zonas donde se distribuyen colonias con asociación morfológica espacial se encontraron principalmente al inicio y al final del transecto (Figura 22). Al inicio del transecto la asociación morfológica espacial estuvo compuesto de colonias con alta densidad de ramificaciones (i.e. *P. damicornis* y *P. verrucosa* Tipo 1), mientras que al final del transecto las colonias presentaron pocas ramificaciones y con un diámetro de ramificación mayor (i.e. *P. meandrina* Tipo 1).



**Figura 21.** Análisis espacial multivariado por transecto de los caracteres morfológicos significativos en el estadístico  $r$  de Pearson. Los valores significativos del estadístico se encuentran marcados en rojo. El tamaño de los parches morfológicos son determinado con el primer intervalo de distancia donde el valor del estadístico  $I$  de Moran es igual a 0 (Fortin y Dale, 2005).



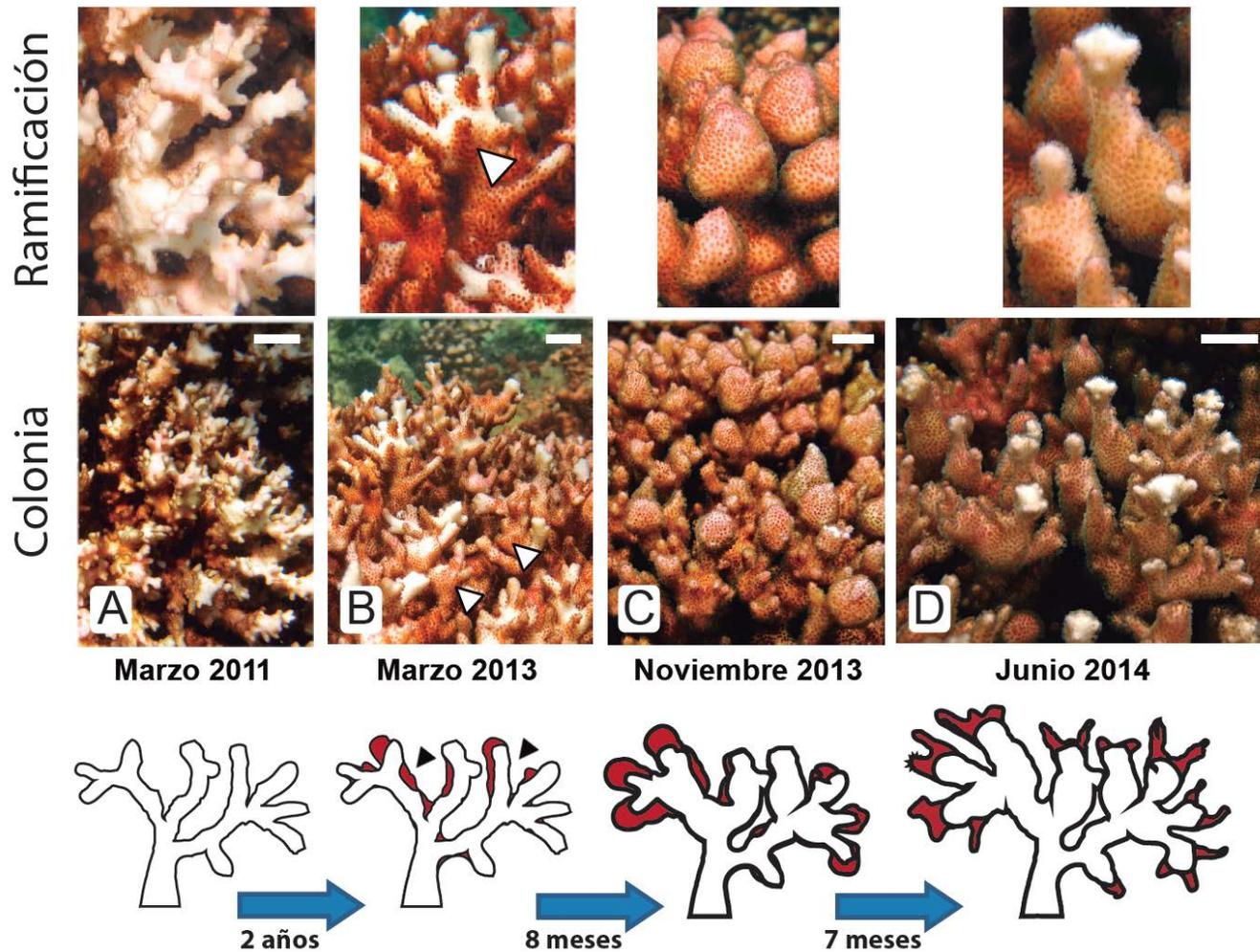
**Figura 22.** Indicador local de la asociación espacial (LISA) de los caracteres morfológicos significativos por sitio en las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1. Las flechas indican las zonas del transecto donde varios caracteres morfológicos mostraron diferencias significativas. Las abreviaciones de los caracteres se encuentran en las Tablas III y IV.

## 7.4 Plasticidad morfológica

Para abordar la hipótesis de plasticidad morfológica temporal entre las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1, esta sección incluyó un un seguimiento *in situ* de la morfología de las colonias marcadas en tres sitios al sur del Gofu de California (Tabla I) y un análisis comparativo de este cambio con los cambios en las condiciones ambientales.

### 7.4.1 Plasticidad morfológica entre las morfoespecies

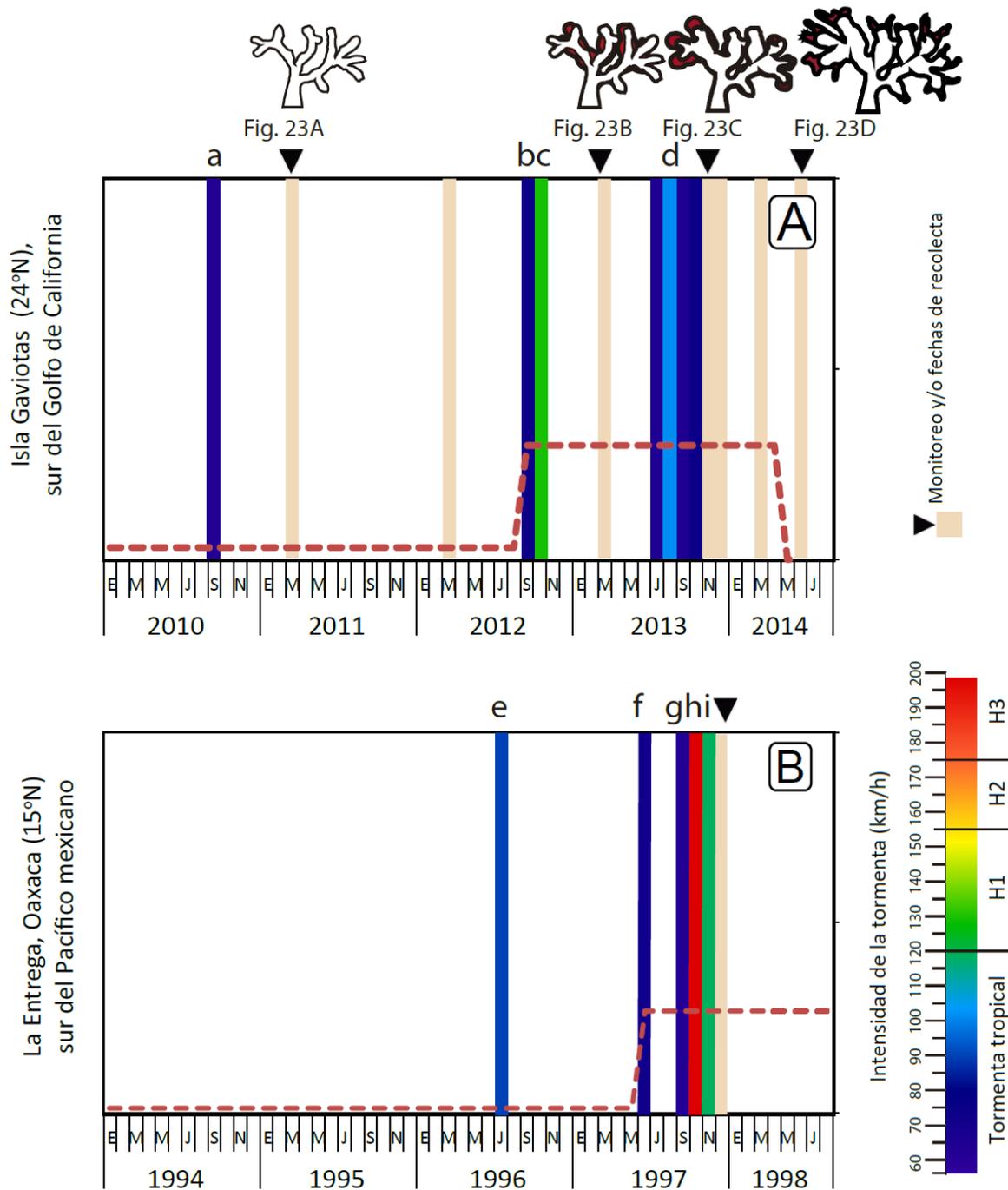
Durante los dos primeros años del estudio de seguimiento, no se observaron grandes cambios morfológicos en las colonias marcadas. En marzo de 2013, 35 de las 63 colonias de *P. damicornis* Tipo 1 mostraron signos de un crecimiento “inflado” (“*swollen node growth*”, <1.5 cm de ancho) en la bifurcación de las ramificaciones en Isla Gaviotas (Figura 23A-B). A inicios de noviembre de 2013, estas 35 colonias habían cambiado de ser la morfoespecie *P. damicornis* a *P. inflata* (Figura 23C). Estos cambios fueron evidentes tanto a nivel de la ramificación como en la forma colonial en la forma “inflada” (“*swollen*”) de la parte terminal de las ramificaciones (Anexo XIX). La mayor parte de las colonias se distribuyeron en un área pequeña, de aproximadamente 200 m<sup>2</sup> de un área monitoreada de 1300 m<sup>2</sup> en la comunidad coralina de Isla Gaviotas. Con la excepción de una colonia de Punta Galeras (Anexo XIX–C), no se observaron signos de cambios morfológicos en las colonias marcadas u otras colonias en las comunidades coralinas de El Portugués o Punta Galeras durante los *monitoreos* realizados entre Noviembre de 2013 y Febrero de 2014. La proporción de colonias que cambiaron y las que no sufrieron cambios en noviembre de 2013 fue significativamente mayor en Isla Gaviotas en comparación con los otros sitios ( $X^2 = 43.79$ , d.f. = 2,  $p < 0.001$ ), y coincidió con el sitio expuesto a menor condiciones de corriente de las comunidades coralinas estudiadas. Siete meses después del cambio morfológico, las colonias de la morfoespecie *P. inflata* comenzaron a recuperar su morfología original de *P. damicornis* (Figura 23D). Este cambio morfológico regresivo ocurrió mediante el crecimiento de pequeñas sub-ramificaciones o extensiones esqueléticas en las partes más distales de las ramificaciones infladas.



**Figura 23.** Seguimiento de colonia mostrando el cambio de la morfoespecie *P. damicornis* (A-B) a *P. inflata* (C) ambos dentro del linaje *Pocillopora* Tipo 1. Misma colonia regresando a su morfología inicial de *P. damicornis* (D). El esquema de abajo ilustra los cambios morfológicos en la parte terminal de las ramificaciones “infladas”. Flechas en B indican crecimiento de nodos inflados, carácter diagnóstico para la identificación de la morfoespecie *P. inflata* (Glynn, 1999). Escala = 1 cm.

#### 7.4.2 Cambio de condiciones ambientales

Se detectó una alta frecuencia de tormentas y alta concentración de clorofila-*a* entre 2012 y 2013 en el sur del Golfo de California ( $P < 0.0001$ , Figura 24A, Anexo XXI-A). Las colonias de la morfoespecie *P. inflata* se observaron por primera vez justo después de dos tormentas fuertes que coincidieron con una disminución de la concentración de clorofila-*a* en noviembre de 2013. No se detectaron cambios significativos en las temperaturas superficiales del mar o en la radiación fotosintéticamente activa (PAR, Einsteinios/m<sup>2</sup>/día; Anexo XX-B-C). También se detectó un aumento similar de la frecuencia de las tormentas en el sur del Pacífico mexicano en el otoño de 1997 (Figura 24B), seis meses antes de las recolecciones utilizadas por Glynn (1999) para la descripción original de *P. inflata*.



**Figura 24.** Frecuencia de tormentas (A) en el sur del Golfo de California desde 2010 hasta 2013, y (B) en el sur del Pacífico mexicano (sitio de recolecta de Glynn 1999) desde 1994 hasta 1997. Las barras de colores indican las fechas de monitoreo y la incidencia y la intensidad de las tormentas. Las flechas indican cuando las fotos de la Figura 23 fueron tomadas en A y cuando se hicieron las recolectas de Glynn 1999 en B. Las diferentes tormentas son indicadas con letras (a–i) y el nombre e información están en el Anexo XXI. Las líneas discontinuas indican el valor de las medias ponderadas y representan un cambio en las frecuencias de tormenta significativa ( $p < 0.0001$ ).

## 8. DISCUSIÓN

A continuación se discuten los principales resultados de acuerdo los cinco objetivos planteados en el presente estudio. Para resolver el primer objetivo, se discute la variación genética y el análisis filogenético resultante del complejo de especies del género *Pocillopora* del Pacífico Oriental y las especies del Indo-Pacífico (secciones 8.1.1 y 8.1.2). Para abordar el segundo objetivo, se discute los resultados del análisis filogenético concatenado en relación con la congruencia de las morfoespecies dentro de los linajes genéticos (sección 8.1.3).

Los siguientes objetivos fueron enfocados en el estudio de la alta variación morfológica existente en el linaje genético de *Pocillopora* Tipo 1 y su correlación con las condiciones ambientales. El tercer objetivo fue discutido mediante el patrón de variación morfológica de tres morfoespecies (*P. damicornis*, *P. verrucosa* y *P. meandrina*) en relación con las condiciones de corriente y la modularidad de la ramificación (sección 8.2). Para abordar el cuarto objetivo, se discuten los resultados obtenidos de la aproximación del paisaje morfológico, los cuales incluyen la detección de patrones espaciales y la correlación de variables morfológicas y ambientales (sección 8.3). Para el quinto objetivo, se discuten la evidencia de un evento de plasticidad morfológica entre las morfoespecies *P. damicornis* y *P. inflata*, el cual estuvo asociado a cambios en las condiciones ambientales (sección 8.4). Finalmente, se discute el significado de las evidencias encontradas para el complejo de especies del género *Pocillopora* en el Pacífico Oriental y futuras direcciones de estudio (sección 8.5).

### 8.1 Análisis genético

#### 8.1.1 Diversidad genética de los linajes y su distribución en el Pacífico Oriental

En este estudio, se identificaron cuatro linajes genéticos bien definidos con dos regiones mitocondriales (ORF y CR) y cuatro genes nucleares (HSP70,  $\beta$ -Tubulina, MBS $\alpha$ -CA y ATP- $\beta$ ; Figura 11). Tres de estos linajes (Tipo 1, 2 y 3) fueron previamente reportados en el Pacífico Oriental con ayuda de un marcador mitocondrial (ORF) y dos marcadores nucleares (ITS-2 y 7 loci microsatélites)(Pinzón y LaJeunesse, 2011). En particular, el linaje Tipo 2 fue reportado previamente en Clipperton (Flot *et al.*, 2010) mediante las regiones mitocondriales (ORF y CR) y dos marcadores nucleares (ITS-2 y

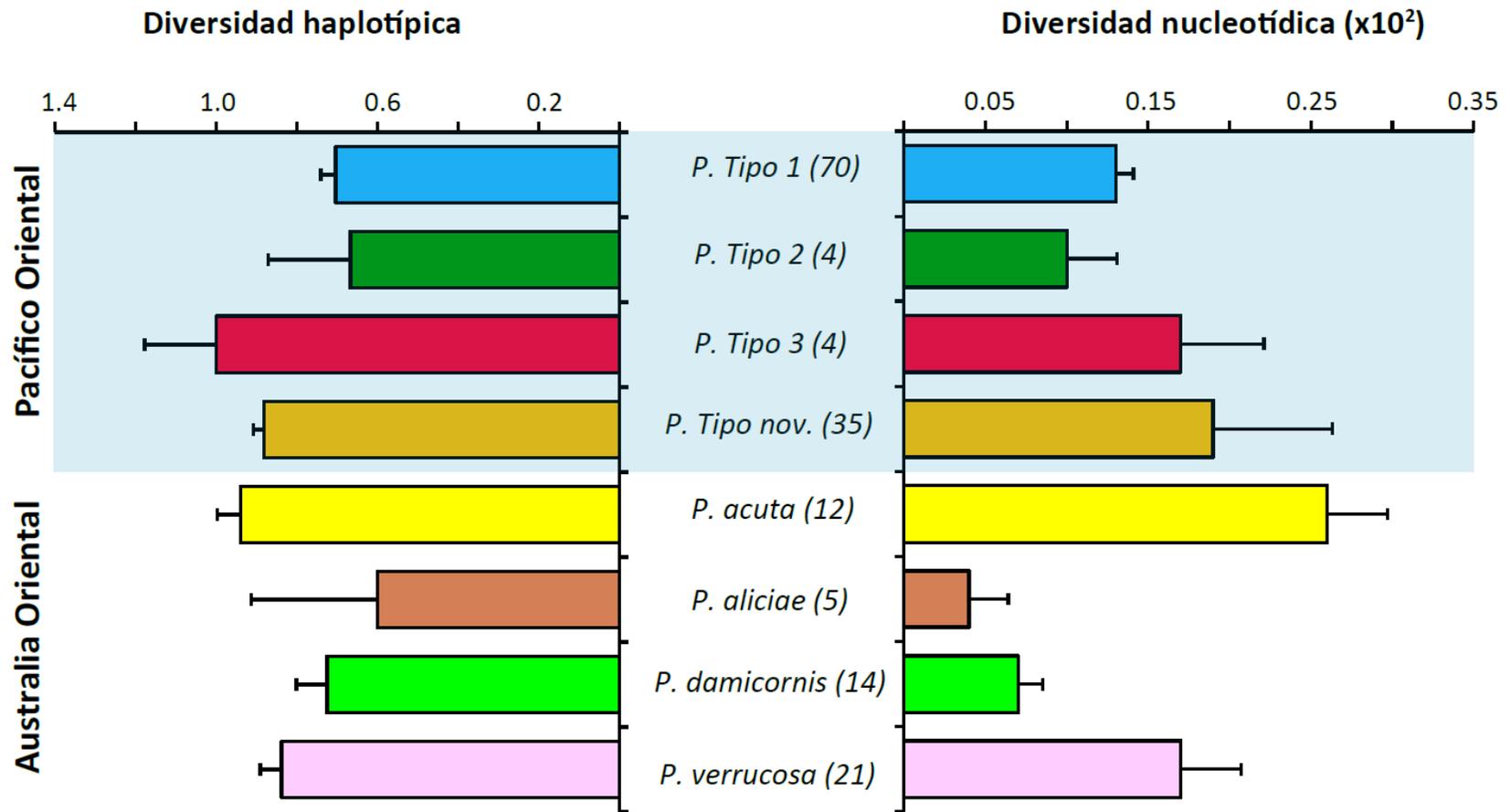
ATP- $\beta$ ). El cuarto linaje que se distribuye en el Pacífico Oriental y reportado por primera vez en este estudio fue exclusivo de la Isla de Pascua (Tipo *nov.*). El linaje de Isla de Pascua y el linaje Tipo 2, parecen ser linajes endémicos de estas islas oceánicas. En este estudio no se encontró el linaje Tipo 2 en Isla Socorro (Archipiélago de Revillagigedo), aunque se observaron haplotipos en común del linaje *Pocillopora* Tipo 1 del gen ATP- $\beta$  entre el Golfo de California, Archipiélago de Revillagigedo y Clipperton (Anexo X). Estos resultados sugieren que el linaje Tipo 2 y el linaje de Isla de Pascua podrían encontrarse aislados del resto del Pacífico Oriental.

El linaje Tipo 1 posee una amplia distribución en el Indo-Pacífico (Pinzón y LaJeunesse, 2011; Pinzón *et al.*, 2013; Schmidt-Roach *et al.*, 2013a; Marti-Puig *et al.*, 2014), y en el Pacífico Oriental es el linaje más abundante (Figura 9). Este linaje no fue encontrado en Isla de Pascua por lo que es probable que se deba a un aislamiento de esta isla (Glynn *et al.*, 2007; Baums *et al.*, 2012). Factores como circulación de corrientes y/o diferentes modos de reproducción (expulsadores de gametos vs. incubadores) y el tiempo de duración de las larvas en la columna de agua han sido sugeridos en diferentes géneros de coral como principales causas de aislamiento y ruptura del flujo genético en el Pacífico Oriental (Glynn y Ault, 2000; Glynn *et al.*, 2007; Baums *et al.*, 2012; Pinzón *et al.*, 2013; Boulay *et al.*, 2014). Sin embargo, se desconoce el modo reproductivo y aspectos generales sobre la reproducción de estos linajes en Clipperton y en la Isla de Pascua, lo cual dificulta determinar las posibles causas del aislamiento y divergencia entre estas regiones.

Por su parte, el linaje genético Tipo 3 fue reportado previamente en Panamá y en las islas de Galápagos (Pinzón y LaJeunesse, 2011; Cunning *et al.*, 2013; Baums *et al.*, 2014). En el presente estudio este linaje fue encontrado en Costa Rica y Oaxaca, lo que representa una extensión de su distribución de aproximadamente 2000 km hacia el norte. Este linaje genético parece tener una mayor abundancia en el Golfo de Panamá (Pinzón y LaJeunesse, 2011; Cunning *et al.*, 2013) y tiende a disminuir su abundancia hacia el norte. Sin embargo se requiere un muestreo más intensivo para determinar con precisión el gradiente latitudinal en la abundancia de este linaje genético. En Costa Rica, este linaje fue encontrado únicamente en Bahía Culebra en un parche de una docena de colonias pequeñas (<15 cm de diámetro) que se encontraban en una comunidad coralina muerta y cubierta por algas, posiblemente debido a efectos combinados de blanqueamiento, exposición a marea roja y

exceso de sedimentación causado por construcción de un complejo turístico (Jiménez, 2001; Jiménez *et al.*, 2001). Debido a que este linaje solo fue encontrado en una comunidad coralina y estuvo ausente al norte y sur de Costa Rica, es posible que haya sufrido extinciones locales y la población de esta comunidad sea la única sobreviviente. Por lo tanto es urgente el seguimiento de la condición de esta comunidad coralina para saber el futuro del linaje genético Tipo 3 en Costa Rica. En Oaxaca, este linaje fue encontrado en varios sitios en Bahías de Huatulco, pero en una baja abundancia y se desconoce si se posee una distribución más norteña.

El gen nuclear HSP70 fue utilizado para hacer la comparación de diversidad genética entre linajes genéticos del género *Pocillopora* entre el Pacífico Oriental y el Indo-Pacífico, debido a que de los genes nucleares ensayados en este estudio, solo el HSP70 ha sido utilizado en estudios en el Indo-Pacífico y a que cada haplotipo mitocondrial corresponde a un linaje genético distinto. Así, los valores de diversidad genética de los linajes del Pacífico Oriental fueron muy similares a los estimados para los linajes del Indo-Pacífico (Figura 25, Tabla V). El linaje Tipo 1 junto al linaje de Isla de Pascua (Tipo *nov.*) presentaron la mayor diversidad haplotípica y nucleotídica en el Pacífico Oriental (Figura 25, Tabla V). De acuerdo a estos resultados y a los valores del estadístico D de Tajima (Tajima, 1989)(ver sección 7.1.2); se sugiere en este estudio que los linajes genéticos del género *Pocillopora* en el Pacífico Oriental provienen de un evento de reducción poblacional o producto de evento de selección balanceadora detectado en dos regiones del genoma mitocondrial (i.e. valores positivos en estadístico indicativo de la presencia de haplotipos muy divergentes) y a una reciente expansión poblacional en el genoma nuclear (i.e. valores negativos indicativo de exceso de haplotipos poco divergentes).



**Figura 25.** Comparación de la diversidad haplotípica y nucleotídica del gen HSP70 entre los linajes genéticos del Pacífico Oriental y del Indo-Pacífico (las estimaciones fueron realizadas con las secuencias obtenidas del banco de genes procedente del estudio de Schmidt-Roach *et al.*, 2014). El número de muestras se encuentran en paréntesis.

### 8.1.2 Reconstrucción filogenética entre linajes del Pacífico Oriental e Indo-Pacífico

La reconstrucción filogenética del género *Pocillopora* a partir de la región mitocondrial ORF y las secuencias obtenidas del banco de genes reveló cuatro clados (Figura 10). En el Clado 1, se ubicaron el linaje *Pocillopora* Tipo 3 que fue encontrado en Costa Rica y Oaxaca, y el nuevo linaje encontrado en Isla de Pascua (*Pocillopora* Tipo *nov.*). Estos linajes se ubicaron dentro de un grupo descrito como *P. verrucosa* (Schmidt-Roach *et al.*, 2014) o linaje *Pocillopora* Tipo 3 (Pinzón *et al.*, 2013). Este clado previamente descrito para el Indo-Pacífico está compuesto de 10 subtipos (i.e. Tipo 3 a-j). Estos subtipos corresponden a diferentes haplotipos de la región ORF con cambios menores a cinco bases nitrogenadas (Pinzón *et al.*, 2013). Varios de estos haplotipos mitocondriales son endémicos en el océano Índico (Anexo I y II). El linaje encontrado en Isla de Pascua presentó cuatro bases nitrogenadas diferentes al Tipo 3 y 3b encontrados en las Islas de Galápagos y Golfo de Panamá (Pinzón *et al.*, 2013). El linaje encontrado en Isla de Pascua (*Pocillopora* Tipo *nov.*) no fue resuelto y debido a la diferencia en longitud de la rama y a la ausencia de otros haplotipos unidos a este, representa un linaje con mayor divergencia genética dentro del clado 1 (Figura 10). En este mismo clado, esta relacionado con *P. bairdi* encontrado en Australia (Schmidt-Roach *et al.*, 2014) y basalmente con el linaje Tipo 7 que se distribuye en el océano Índico (Figura 10, clado 1). El clado 2 está relacionado con el clado 1 en una parte más basal del árbol (Figura 10). Este clado estuvo compuesto del linaje *Pocillopora* Tipo 1, relacionado con *P. cf. brevicornis* y con el linaje Tipo 8 (Figura 10), los cuales se encuentran en Australia y Taiwán, respectivamente (Schmidt-Roach *et al.*, 2014; Pinzón *et al.*, 2013).

El los clados 3 y 4, incluye en la parte más ancestral a un grupo monofilético de *P. acuta*, *P. aliciae* y *P. damicornis* (Clado 3, Figura 10). *P. acuta* se encuentra ampliamente distribuido por todo el Indo-Pacífico, mientras que *P. damicornis* en Taiwán, Australia y Hawaii (Schmidt-Roach *et al.*, 2014; Pinzón *et al.*, 2013). Por su parte, *P. aliciae*, solo se ha encontrado en la parte sur de Australia (Schmidt-Roach *et al.*, 2014). Por su parte, el clado 4 comprendió al linaje *Pocillopora* Tipo 2 encontrado en Clipperton y a un grupo monofilético de *P. lingulata* que parece ser endémico de Hawaii (Pinzón *et al.*, 2013; Marti-Puig *et al.*, 2014; Schmidt-Roach *et al.*, 2014).

Con base al análisis filogenético de la región ORF, los cuatro linajes genéticos que se encuentran en el Pacífico Oriental poseen una gran divergencia genética, a excepción del linaje *Pocillopora* Tipo 3 y el linaje Tipo *nov.* de Isla de Pascua que se encontraron en el mismo clado 1. Los dos grandes grupos detectados en este análisis se caracterizan por presentar modos reproductivos diferentes. Por ejemplo, los clados 1 y 2 se reproducen por la expulsión de gametos al medio (Baird *et al.*, 2009; Schmidt-Roach *et al.*, 2012). Por su parte, *P. acuta*, *P. aliciae* y *P. damicornis* son grupo que tiene la capacidad de alternar su modo reproductivo de incubar las larvas y expulsar gametos al medio (Baird *et al.*, 2009; Schmidt-Roach *et al.*, 2012). En el Pacífico Oriental, solo se ha reportado la reproducción de expulsión de gametos al medio en Panamá (donde se distribuye el linaje *Pocillopora* Tipo 1 y 3) y se ha observado el desarrollo de gametos en el Golfo de California (linaje *Pocillopora* Tipo 1)(Chávez-Romo *et al.*, 2013). Con respecto a la reproducción del resto de los linajes no se tiene evidencias reproductivas.

### 8.1.3 Congruencia morfológica dentro de los linajes genéticos

Para verificar la congruencia morfológica dentro de lo linajes genéticos, primero se discuten los resultados del análisis filogenético entre las regiones mitocondriales y genes nucleares concatenados; y posteriormente se abordan la existencia morfologías dentro de cada linaje genético.

La reconstrucción filogenética mostró una congruencia en la identificación de los cuatro linajes entre los genes concatenados mitocondriales y nucleares en el Pacífico Oriental (Figura 11); pero con ligeras diferencias entre las relaciones entre ellos. Las dos regiones mitocondriales concatenadas relacionaron al linaje de Isla de Pascua (Tipo *nov.*) con el linaje Tipo 3, dejando al linaje Tipo 2 como un linaje más ancestral (Figura 11A). Mientras que la reconstrucción filogenética a partir de los genes nucleares dejó al linaje de Isla de Pascua (Tipo *nov.*) como ancestral y relacionó al linaje Tipo 3 con el Tipo 2 (Figura 11B). La diferencia entre estas reconstrucciones filogenéticas pueden deberse a que las regiones mitocondriales en corales poseen tasas mutacionales más lentas que los genes nucleares y tienden a segregarse antes del evento de especiación (Shearer *et al.*, 2002; Hellberg, 2006). En el género *Pocillopora* se reportaron haplotipos de genes nucleares (ITS-2 y HSP70) que solo fueron observados dentro de algún linaje mitocondrial (ORF y

CR) (Flot *et al.*, 2010; Pinzón y LaJeunesse, 2011; Schmidt-Roach *et al.*, 2013a; Marti-Puig *et al.*, 2014). Esto fue observado también en el presente estudio entre haplotipos mitocondriales (ORF y CR) y de genes nucleares (HSP70,  $\beta$ -Tubulina y MBS $\alpha$ -CA) utilizados por primera vez en el género *Pocillopora* en el Pacífico Oriental (Anexos V–XII; Figura 11).

En general, se ha reportado una incongruencia entre las morfoespecies y grupos filogenéticos obtenidos a partir de marcadores moleculares en los corales del género *Pocillopora* (Flot *et al.*, 2010; Pinzón y LaJeunesse, 2011) y otros géneros de corales escleractinios (Eytan *et al.*, 2009; Stat *et al.*, 2012). Aunque los resultados de algunos estudios utilizando marcadores mitocondriales (ORF y CR) y nucleares (HSP70 y ITS-2) parecen coincidir con diferentes morfoespecies en Australia y África (Souter, 2010; Schmidt-Roach *et al.*, 2012; Schmidt-Roach *et al.*, 2013b, 2014), existe un debate sobre la validez taxonómica de las morfoespecies debido a la amplia variación morfológica existente en cada linaje genético (Pinzón *et al.*, 2013; Marti-Puig *et al.*, 2014). La principal razón radica en que hay linajes genéticos (i.e. Tipo 3) que si bien en la región del Indo-Pacífico pueden corresponder a la morfoespecie *P. verrucosa*, este mismo linaje genético puede presentar otras morfoespecies como *P. damicornis* en el Pacífico Oriental (Pinzón *et al.*, 2013). La presencia de diferentes morfoespecies puede estar asociado a las condiciones ambientales donde se distribuyen estos linajes genéticos (Todd, 2008; Marti-Puig *et al.*, 2014). Así diferentes estudios sugieren la necesidad de utilizar diferentes marcadores moleculares en combinación con el análisis morfológicos para comprender la variación existente en cada linaje por región (Budd *et al.*, 2010; Stat *et al.*, 2012).

En el presente estudio, diferentes morfoespecies pertenecieron a diferentes linajes genéticos en el Pacífico Oriental (Anexos VI–VIII, XI–XII), especialmente en el linaje Tipo 1 donde se observaron una alta variación morfológica (Anexo III). A pesar de esto, también se observó una mayor frecuencia de morfoespecies dentro de los linajes Tipo 2, 3 y Tipo *nov.* de Isla de Pascua (Figura 12).

En el linaje Tipo 2 se detectaron las morfoespecies *P. elegans*, *P. meandrina* y algunas colonias con alta similitud a *P. verrucosa* (Figura 12A–C). La diferencia principal entre las morfoespecies de *P. elegans* y *P. meandrina* es la apariencia uniforme de las verrugas en *P. elegans* y ramificaciones más onduladas y anchas en *P. meandrina* (Veron,

2000; Glynn *et al.*, 2007). En estudios genéticos previos erróneamente se ha asignado el linaje genético Tipo 2 a la morfoespecie *P. effusus* (Pinzón y LaJeunesse, 2011; Pinzón *et al.*, 2013; Schmidt-Roach *et al.*, 2013a, 2014). La confusión radica en que esta morfoespecie fue descrita originalmente como una especie endémica de Clipperton (Veron, 2002), aunque posteriormente fue reportada en el Pacífico Mexicano (Reyes-Bonilla *et al.*, 2005). Estudios genéticos posteriores, al identificar la existencia del linaje Tipo 2 como endémico de Clipperton hicieron la asociación errónea con la morfoespecie *P. effusus* sin verificar que las muestras provenían en realidad de la morfoespecie *P. damicornis* (Pinzón y LaJeunesse, 2011; Pinzón *et al.*, 2013); esta asignación se ha mantenido en estudios posteriores (Schmidt-Roach *et al.*, 2013a, 2014). De hecho, muestras de la morfoespecie de *P. effusus* fueron analizadas en Clipperton, Golfo de California, Oaxaca y Costa Rica pero pertenecieron al linaje Tipo 1 (Anexos VI–VIII, XI–XII). Así, no hay evidencias de una congruencia morfológica entre la morfoespecie *P. effusus* y el linaje genético *Pocillopora* Tipo 2.

Por su parte, el linaje Tipo 3 estuvo compuesto principalmente de la morfoespecie *P. damicornis* con unas ramificaciones espatuladas en Costa Rica y Oaxaca (Figura 12D–F); aunque colonias parecidas a las morfoespecies *P. damicornis* – *P. inflata* también fueron observadas en Oaxaca. En estudios previos, diferentes morfoespecies han sido reportadas para este linaje (*P. damicornis*, *P. capitata*, *P. elegans*, *P. eydouxi*) en Panamá y en la Isla de Galápagos (Pinzón y LaJeunesse, 2011; Pinzón *et al.*, 2013; Baums *et al.*, 2014). Debido a las evidencias de plasticidad morfológica entre morfoespecies encontradas en este estudio (ver sección 7.4), un cambio morfológico entre morfoespecies *P. damicornis* – *P. inflata* y posiblemente entre otras morfoespecies asociado al cambio de las condiciones ambientales podría ocurrir también en este linaje, contribuyendo así a la confusión entre morfoespecies.

El linaje de Isla de Pascua (Tipo *nov.*) estuvo compuesto de las morfoespecies *P. verrucosa* y un morfotipo intermedios entre *P. verrucosa* y *P. damicornis* (Figura 12G–I). Previamente se ha reportado a las morfoespecies *P. verrucosa*, *P. eydouxi*, *P. damicornis*, *P. meandrina*, *P. lingulata* y *P. danae* en la Isla de Pascua (Glynn *et al.*, 2007). En el presente estudio solo se identificó un linaje (Tipo *nov.*) en esta isla, y por las características geográficas y los resultados filogenéticos de este linaje es posible que se sea endémico y que pueda presentar variantes morfológicas en respuesta a las condiciones ambientales. Se

recomienda realizar estudios detallados sobre la variación de la morfología a través del paisaje en este linaje para comprobar una relación de las características morfológicas con las condiciones ambientales y verificar la presencia de otro linaje mitocondrial, lo cual es posible debido a la topología no resuelta en la reconstrucción filogenética de la región ORF mitocondrial (Figura 10).

La reconstrucción filogenética de los genes nucleares concatenados detectó 4 subgrupos genéticos en el linaje Tipo 1 (Figura 11B). En el subgrupo 1, se estuvieron las morfoespecies *P. damicornis* y *P. verrucosa* que se caracterizaron por tener una reducción de las verrugas (Figura 13A–C). Los subgrupos 3 y 4 incluyeron a las colonias de *P. damicornis* que cambiaron su morfología a *P. inflata* (Figura 13G, 13J, ver sección 7.4.1) y colonias de *P. capitata* que mostraron reducción de verrugas y signos de inflación de las ramificaciones (Figura 13H, 13K), pero que no cambiaron durante el cambio de las condiciones ambientales en Octubre de 2013 (ver sección 7.4.1). El subgrupo 2 se caracterizó por presentar el mayor número de morfoespecies (*P. capitata*, *P. meandrina*, *P. eydouxi* e intermedios de *P. damicornis* y *P. verrucosa*) con verrugas bien desarrolladas en las ramificaciones (Figura 13D–F). Es importante señalar que en el análisis filogenético de genes nucleares concatenados se encontraron ramas no resultas dentro del subgrupo 1 (morfoespecie *P. verrucosa*, Figura 11B). Además varias de las relaciones evolutivas de los subgrupos presentaron valores bajos de soporte, lo cual puede ser un efecto de falta de haplotipos (i.e. grupos parafiléticos), por lo que es necesario aumentar el número de muestra para verificar este análisis y resolver las ramas en el árbol. De cualquier forma, los resultados con los genes nucleares concatenados son las primeras evidencias que muestran una diferenciación genética dentro del linaje Tipo 1 que posee cierta asociación con las morfoespecies. Estudios previos no pudieron resolver la presencia de subgrupos al interior del linaje Tipo 1 debido posiblemente a diferentes causas: 1) no se utilizaron todos los genes ensayados aquí (Flot *et al.*, 2010; Pinzón y LaJeunesse, 2011); 2) al reciente diseño de oligonucleótidos para el gen MBS $\alpha$ -CA (Wirshing y Baker, 2014); 3) utilización de pocas muestras y/o la ausencia de estos grupos en Australia Oriental y Hawaii (Schmidt-Roach *et al.*, 2013a; Marti-Puig *et al.*, 2014); o 4) a la combinación de todas ellas.

## 8.2 Análisis morfológico: Patrones de variación morfológica y modularidad

Se encontraron diferencias entre las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 relacionadas con los patrones de variación morfológica y modularidad de la ramificación en dos comunidades coralinas (Figuras 15 y 17). Una comparación directa entre los resultados obtenidos en este estudio y otros estudiados con las mismas u otras morfoespecies (Powers, 1970; Powers y Rohlf, 1972; Cantera *et al.*, 1989; Budd, 1990) no puede ser realizada debido a que en los estudios previos no se realizaron identificaciones de los linajes genéticos y a que en las islas de Galápagos existen dos linajes genéticos (Tipo 1 y 3; Pinzón y LaJeunesse, 2011) y en Hawaii cinco (Tipo 1, 3a, 5, 6, y 9; Pinzón *et al.*, 2013; Marti-Puig *et al.*, 2014). Además, varios linajes genéticos muestran la morfología “*P. damicornis*”, “*P. verrucosa*”, y “*P. meandrina*” a lo largo del Indo-Pacífico (Schmidt-Roach *et al.*, 2012; Pinzón *et al.*, 2013; Marti-Puig *et al.*, 2014). Por lo que futuros estudios morfológicos, reproductivos, y ecológicos deben de incluir la identidad del linaje genético para asegurar que se realicen comparaciones dentro y entre los linajes genéticos correspondientes y evitar errores en la interpretación de los resultados que solo incrementan la incertidumbre.

Las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 (*P. damicornis*, *P. verrucosa* y *P. meandrina*) fueron más similares entre sí en el sitio de alta corriente que el sitio de baja corriente. Las morfoespecies mostraron un mayor traslape morfológico y coordinación de los caracteres en el lugar de alta corriente (Figuras 16 y 17). Esta similitud de la morfología bajo condiciones de mayor corriente se ha reportado en otros organismos marinos, incluyendo macroalgas (Stewart y Carpenter, 2003; Roberson y Coyer, 2004), corales (Kaandorp, 1999; Filatov *et al.*, 2010) y peces (Langerhans *et al.*, 2003). Esta alta similitud morfológica no parece estar relacionada con la diferenciación genética entre los individuos en el lugar de alta corriente revelada por los marcadores genéticos neutrales. De hecho, los loci microsátélites (Pinzón *et al.*, 2012) en el sitio de alta corriente (Punta Galeras) mostraron que la comunidad se compone de colonias genéticamente diferentes, mientras que el sitio de baja corriente (Isla Gaviotas) está dominada por clones con amplia distribución en la comunidad coralina. Estos resultados contrastan con los resultados de Aranceta-Garza *et al.* (2012), quienes encontraron una mayor clonalidad de *Pocillopora verrucosa* en áreas de alta corriente y expuestas a la fragmentación por influencia de

huracanes. Los resultados del análisis morfológico en el presente estudio sugieren que las condiciones ambientales locales pueden desencadenar respuestas morfológicas en los corales *Pocillopora* Tipo 1, además de las diferencias genéticas subyacentes (un programa poligenético) entre las morfoespecies, demostrado parcialmente en este estudio con marcadores nucleares, a pesar de que comparten el mismo ADN mitocondrial (*Pocillopora* Tipo 1).

El patrón en la variación morfológica y las diferencias en la modularidad de la ramificación de los corales *Pocillopora* Tipo 1 estuvieron asociados con las diferencias en las condiciones de corriente (Figuras 16 y 17). Por ejemplo, las colonias de Isla Gaviotas expuestas a baja corriente tuvieron una menor densidad de ramificaciones y una mayor separación de sus ramificaciones; mientras que en el sitio de alta corriente (Punta Galeras) las colonias poseen una alta densidad de las ramificaciones y una menor separación de las ramificaciones. Patrones similares de la separación de las ramificaciones en relación con las condiciones de corriente se han descrito en otros corales ramificados (*Acropora*, *Madracis*, *Seriatopora*, *Stylophora*, y *Pocillopora*) (Kaandorp, 1999; Kaniewska *et al.*, 2008; Filatov *et al.*, 2010). Así, las diferencias en la densidad y la distancia entre las ramificaciones podrían ser el resultado de modificaciones morfológicas debidas a las necesidades fisiológicas y mecánicas en los corales. Por ejemplo, las ramificaciones en los corales *Pocillopora* son gruesas y compactas en hábitats expuestos a condiciones de alta corriente y las ramificaciones son más delgadas y más amplias en condiciones de baja corriente (Kaandorp, 1999; Nakamura y Yamasaki, 2006). Estas modificaciones han sido sugeridas como respuestas morfológicas para disminuir la fricción y evitar la fragmentación en condiciones de alta corriente (Chamberlain y Graus, 1975; Kaandorp, 1999). En condiciones de baja corriente, las ramificaciones delgadas con una amplia separación inducen turbulencia, mejorando de este modo el transporte de nutrientes (Chamberlain y Graus, 1975; Kaandorp, 1999; Einbinder *et al.*, 2009; Filatov *et al.*, 2010).

Aunque los patrones de variación morfológicas son evidentes en la densidad y en la distancia de las ramificaciones, estos caracteres no estuvieron coordinados en todas las morfoespecies (detectado sólo en tres de los seis modelos gráficos, Figura 17). Esto indica que cambios morfológicos alternativos pueden ocurrir, contribuyendo así a la diversidad y complejidad morfológica en los corales *Pocillopora* Tipo 1. Los cambios en la plasticidad

fenotípica modular dependen en gran medida de la combinación espacio-temporal de las condiciones ambientales que afectan el desarrollo del organismo y las respuestas plásticas en cada nivel modular (Huber *et al.*, 2004). Por lo tanto, las respuestas coordinadas de los caracteres en cada uno de los niveles modulares (i.e. pólipo, ramificación y colonia) serán modificados para ajustar el fenotipo adecuado para enfrentar las condiciones ambientales locales (de Kroon *et al.*, 2005). Estas respuestas plásticas en cada nivel modular y las interacciones de los caracteres dentro y entre los módulos agregan una complejidad exponencial en la configuración morfológica final de la colonia coralina. Estos resultados representan la primera evidencia de que la modularidad en la ramificación de los corales escleractinios puede modificarse por diferentes condiciones ambientales y en particular por corriente como fue evidenciado en este estudio.

Las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 mostraron patrones morfológicos adicionales en el grosor de la ramificación (diámetro y porción distal de la ramificación) y en la densidad de las ramificaciones (Figura 15). Los corales variaron desde una morfoespecie *P. damicornis*, que presenta las ramificaciones más delgadas con una mayor densidad de ramificaciones, a *P. verrucosa*, y luego a una morfología de *P. meandrina* que presenta ramificaciones más gruesas y con menor densidad de las mismas (Figura 15). Cambios similares en el grosor de las ramificaciones han sido reportados en corales de la familia Pocilloporidae expuestos a diferentes condiciones de corriente, donde las ramificaciones delgadas se desarrollaron en condiciones de baja corriente y las ramificaciones más gruesas en condiciones de alta corriente (Nakamura y Yamasaki, 2006). En este estudio, se esperaba encontrar diferencias en el espesor de ramificación entre los sitios. Sin embargo, se encontraron diferencias en el grosor de ramificación principalmente entre las morfoespecies dentro de los sitios (relacionadas con las diferencias en la modularidad de estos caracteres y asociado espacialmente a las condiciones ambientales en diferentes zonas de la comunidad coralina, ver más adelante). La morfoespecie *P. damicornis* fue la única que presentó diferencias significativas en la porción distal de las ramificaciones entre los sitios (Figura 14). Esta diferencia estuvo relacionada con la diferencia en la coordinación de caracteres entre sitios (Figura 17). Estos resultados indican que la diferenciación morfológica entre las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 está relacionada con esta diferencia en la modularidad de la ramificación.

La diferenciación entre las morfoespecies se mantuvo en cada sitio a pesar de que las condiciones ambientales producen cambios en la morfología colonial. Resultados similares fueron encontrados en el octocoral *Eunicea flexuosa*, el cual mediante trasplantes recíprocos a diferentes profundidades demostró que dos morfotipos (uno típico de aguas someras y otro de profundidad), fueron capaces de alterar su morfología y parecerse más a los morfotipos nativos, pero sin presentar traslape en los caracteres morfológicos (Prada *et al.*, 2008). Esta diferenciación en la plasticidad morfológica resultó en la presencia de dos linajes genéticos que correspondieron a los morfotipos estudiados. En este estudio, se evidenció una relación entre subgrupos genéticos determinados con secuencias de genes nucleares y la morfología colonial en el Golfo de California. Así una respuesta del programa genético subyacente a las condiciones ambientales externas, podría limitar o relajar la expresión del fenotipo en estos corales (Ghalambor *et al.*, 2007).

En octocorales (Sánchez y Lasker, 2003; Sánchez *et al.*, 2007) y plantas (de Kroon *et al.*, 2005) la coordinación caracteres puede cambiar a través de gradientes ambientales dentro de cada nivel modular, teniendo un cambio significativo en la morfología global del organismo. El estudio de la variación de caracteres y la modularidad de la ramificación en corales escleractinios puede proporcionar ideas cruciales en la variación de la expresión de fenotipos por efectos del aumento de coordinación o relajación de los caracteres. Por ello, es necesario hacer cambios en la interpretación morfológica coralina para comprender de una mejor manera la diversidad morfológica de los corales escleractinios. Este cambio debe dirigirse desde la perspectiva de la variación gradual en toda la colonia (Verón y Pichon, 1976) por efectos del ambiente hacia la comprensión de la variación morfológica como un producto de diferentes respuestas e interacciones a nivel modular (de Kroon *et al.*, 2005). Este cambio de concepto y apreciación de la variación morfológica podrá mejorar la comprensión de la complejidad que rige a estos organismos coloniales. Nuevas aproximaciones que combinen los datos morfológicos, genómicos y datos ambientales son necesarios para determinar los factores subyacentes que se encuentran involucrados en la variación del fenotipo, y la influencia de las condiciones ambientales en la modulación de la plasticidad fenotípica en los corales escleractinios.

### 8.3 Análisis del paisaje morfológico

La incorporación de la información de la variación morfológica, la posición espacial de las colonias coralinas, y las condiciones ambientales (profundidad-luz y corriente) hace de este análisis una nueva aproximación metodológica nunca antes abordada para el estudio de la variación morfológica en corales escleractinios.

El análisis del paisaje morfológico mostró que las colonias coralinas estuvieron asociadas a efectos combinados de corriente y profundidad-intensidad de luz (Figura 20, Tabla VI). El análisis de correlación espacial y análisis de correspondencia canónica entre caracteres morfológicos y condiciones ambientales mostraron que en Isla Gaviotas las colonias coralinas poseen modificaciones de las ramificaciones (i.e. mayor separación de las ramificaciones y mayor porosidad); que han sido reportadas como adaptaciones hidromecánicas que le permiten tener un mayor flujo de agua hacia el interior de las colonias (Chamberlain y Graus, 1975; Reidenbach *et al.*, 2006; Shaish *et al.*, 2007; Stefani *et al.*, 2008; Einbinder *et al.*, 2009). Así, la baja corriente fue la variable más importante para determinar la distribución de las colonias en diferentes zonas del transecto en Isla Gaviotas; mientras que la diferencia de profundidad-intensidad de luz tuvo un mayor efecto para diferenciar las colonias provenientes de diferentes sitios (Isla Gaviotas vs. Punta Galeras, Figura 20). Aunque estudios previos que involucran trasplantes (Todd, 2008), experimentación con colonias coralinas y manipulación de intensidades de corriente (Nakamura y Yamasaki, 2006; Reidenbach *et al.*, 2006) y simulación del crecimiento (Filatov *et al.*, 2010; Chindapol *et al.*, 2013) han señalado que la corriente y la intensidad de luz son los principales factores que pueden afectar la variación morfológica de los corales escleractinios; el presente estudio es el primero en demostrar que la características morfológicas de los corales *Pocillopora* Tipo 1 están asociadas espacialmente a los parámetros ambientales. ¿Cómo pueden influir los parámetros ambientales sobre la variación morfológica de los corales? Hay varias hipótesis que pueden explicar los resultados obtenidos en este estudio. Por ejemplo, la corriente (i.e. el flujo del agua) influye en la capacidad de los pólipos para capturar partículas (Sebens *et al.*, 1998), o bien en el intercambio de gases (Sebens *et al.*, 2003; Finelli *et al.*, 2007), o en las tasas de absorción de nutrientes (Falter *et al.*, 2004), que a su vez afecta a la respiración, fotosíntesis, crecimiento (Finelli *et al.*, 2007; Mass *et al.*, 2010; Schutter *et al.*, 2011), y también podría

determinar la susceptibilidad al blanqueamiento coralino (Nakamura y Yamasaki, 2005). Por su parte, la luz es captada por las zooxantelas (microalgas simbiotes de los corales), las cuales proporcionan energía metabólica extra para el crecimiento coralino (Iglesias-Prieto *et al.*, 2003). En el Golfo de California, los corales *Pocillopora* Tipo 1 se distribuyen en ambientes someros (de 1 a 8 m), pero la diferencia de sólo unos pocos metros conduce a un cambio significativo de la irradiación (Iglesias-Prieto *et al.*, 2004), que es uno de los factores que contribuye a la modificación de las ramificaciones en los corales en el Golfo de California; como se ha observado en otros estudios en corales de la familia Pocilloporidae (Kaniewska *et al.*, 2008; Einbinder *et al.*, 2009). Modificaciones similares en la morfología de la ramificación debidos a efectos combinados de parámetros ambientales como difusión de nutrientes y de intensidad de luz han sido obtenidos en simulaciones de crecimiento en colonias del género *Madracis* (Filatov *et al.*, 2010). La variación de las morfologías coralinas en este género es semejante a los cambios encontrados en las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 estudiadas. Así, estas variaciones morfológicas pueden estar asociadas a la interacción de las variaciones microambientales de corriente y requerimientos fisiológicos de las colonias de coral (*tradeoff* entre obtención de energía mediante luz vs. alimentación influenciada por la corriente).

La combinación del análisis univariado y multivariado (Figuras 21–22, Anexo XVIII) mostraron que existe una distribución de colonias en parches con características morfológicas similares (i.e. parches morfológicos) con una variación de gradiente en los transectos estudiados (Anexos III). Los caracteres que tuvieron esta distribución fueron la porosidad de la colonia y el diámetro de las ramificaciones (Anexo XVII), los cuales han sido reportados en literatura por ser modificados de acuerdo a la condición de la corriente imperante (Chamberlain y Graus, 1975; Nakamura y Yamasaki, 2006; Einbinde *et al.*, 2009). Los resultados del análisis multivariado y LISA muestran una asociación morfológica de las colonias en diferentes zonas de los transectos (Figuras 21–22). En Punta Galeras se encontraron varios parches de colonias con características morfológicas similares y diferentes de aproximadamente 5 metros (i.e. *hotspots* y *coldspots*), mientras que en Isla Gaviotas los parches fueron más grandes (aproximadamente 15 metros) y ubicados al inicio y final del transecto (Figura 21). El tamaño de los parches morfológicos encontrados en el presente estudio coinciden con una alta abundancia de colonias de origen

sexual en Punta Galeras y la alta abundancia de colonias clones en Isla Gaviotas (Pettay *et al.*, 2012). La variación morfológica de las colonias de origen clonal se esperaría que fueran más similares, por su composición genética, que dos colonias con un origen sexual que comprenden entidades genéticas distintas.

#### **8.4 Plasticidad morfológica**

En este estudio se reportó la observación directa de un cambio del esqueleto coralino entre las morfoespecies *Pocillopora damicornis* y *P. inflata* pertenecientes al linaje Tipo 1, el cual estuvo asociado a un cambio abrupto de las condiciones ambientales en el sur del Golfo de California. Las características de la morfología de la ramificación, baja abundancia, y distribución en pequeños parches de los corales que tuvieron un cambio morfológico en este estudio, estuvieron de acuerdo con la descripción de la especie y las características ecológicas de *P. inflata* (Glynn, 1999; Glynn y Ault, 2000). Cambios similares entre estas morfologías pudieron haber pasado desapercibidos en estudios previos debido al pequeño tamaño del "crecimiento inflado" (<1.5 cm de grosor) durante la transición entre morfologías encontrado en el presente estudio (Figura 23B). Además, el tiempo relativamente corto de recuperación morfológica de este coral (comenzando a volver a su forma original después de ocho meses, Figura 24D) puede explicar por qué *P. inflata* se ha observado en algunos sitios y ha desaparecido en los monitoreos de años posteriores (Glynn, 1999). Los resultados del seguimiento morfológico mostraron que algunas colonias de coral pueden mantener su morfología durante largos períodos (colonias sin cambios durante más de tres años, Anexo XIX), mientras que otras en la misma comunidad coralina presentan cambios morfológicos rápidos y notables en el nivel de la ramificación y de la colonia en períodos cortos (i.e. 8 meses). Si se producen otros eventos de plasticidad morfológica entre morfoespecies a lo largo del Pacífico Oriental, éstos eventos podrían ser responsables de las marcadas diferencias de abundancias temporales entre morfoespecies señalados en estudios previos (Guzmán y Cortés, 2001).

Con base a las observaciones de la plasticidad morfológica entre las morfoespecies *P. damicornis* y *P. inflata* al sur del Golfo de California obtenidas en este estudio, es pertinente preguntarse si en la descripción original de *P. inflata* en el sur del Pacífico mexicano hubo una influencia similar de las condiciones ambientales que ponga en duda la

veracidad de la especie descrita. Al revisar la frecuencia de huracanes se detectó un aumento significativo de las tormentas en el otoño de 1997 en el sur del Pacífico Mexicano y en el otoño de 2013 en el Golfo de California (Figura 24). Las observaciones *in situ* indicaron que se produjo un cambio morfológico inicial de "crecimiento inflado" en marzo de 2013, tal vez en respuesta a las tormentas de otoño de 2012 (un año antes al cambio morfológico de *P. damicornis* a *P. inflata* observado en este estudio). Del mismo modo, una tormenta impactó en la costa suroeste de México, un año antes de las recolectas de Glynn (1999) (en verano de 1996, Figura 24B). Estos datos sugieren que la morfoespecie *P. inflata* podría ser un morfotipo resultado de la respuesta plástica del coral ante las tormentas que ocurrieron durante los periodos de verano y otoño de dos años anteriores. Sin embargo, otros disparadores ambientales podrían desencadenar una respuesta similar de la morfología. Por ejemplo, *P. inflata* fue reportada en las Islas Galápagos por primera vez durante un período de recuperación de los corales ante las perturbaciones producidas por el evento ENSO 1982-1983 (Glynn, 1999).

Es importante señalar que la respuesta del engrosamiento inflado de las ramificaciones no se encontró en todos los morfotipos, ni en todos los sitios estudiados, pero fue más frecuente en la comunidad coralina de Isla Gaviotas que cuenta con las condiciones de corriente más baja de los sitios donde se realizó el seguimiento (Anexo XVII) y con una alta frecuencia de colonias de origen clonal (Pettay *et al.*, 2012). Esto podría indicar que los corales que se distribuyen en hábitats de baja corriente son más susceptibles a la plasticidad morfológica, quizás debido al aumento de la corriente durante las tormentas y/o a la alta fragmentación por estos eventos meteorológicos, propiciando una alta cantidad de colonias clonales. Respuestas morfológicas similares ante el estímulo de alta corriente se ha reportado previamente. Por ejemplo, los fragmentos trasplantados de *P. damicornis* comenzaron a desarrollar ramificaciones más gruesas e infladas después de 9 meses de un alto flujo constante (20 cm/s) (Nakamura y Yamasaki, 2006). *P. verrucosa* también desarrolló ramas cortas pero infladas después de dos años bajo una corriente mayor (Mass *et al.*, 2011). En contraste con los estudios experimentales (Nakamura y Yamasaki, 2006; Mass *et al.*, 2011), donde se proporciona un flujo de agua constante, las observaciones del presente estudio indican que 1) la respuesta del cambio morfológico produciendo ramificaciones infladas y cortas no se produce necesariamente en todas las

colonias en condiciones naturales y 2) cambios similares en la morfología puede ser disparados por estímulos repetidos de alta corriente causados por la frecuencia de diversos fenómenos meteorológicos y/o oceanográficos.

Por otra parte, la asociación del coral con diferentes clados de algas simbioses puede conferir una ventaja fisiológica bajo cambios ambientales o durante condiciones de estrés (Mieog *et al.*, 2009; LaJeunesse *et al.*, 2010). Aunque en este estudio no se verificó el clado del simbiote, estudios previos en el Golfo de California muestran que las morfoespecies *Pocillopora* Tipo 1 muestran una asociación con dos clados *Symbiodinium* (C1b-c y D1, Pettay *et al.*, 2011; McGinley *et al.*, 2012). Futuros estudios son necesarios para probar si los cambios en la combinación hospedero-simbiote podrían estar relacionados con la plasticidad morfológica aquí encontrada. El seguimiento morfológico *in situ* brindó una observación directa de los cambios entre dos morfoespecies en condiciones naturales.

### **8.5 Significando de las evidencias y futuras direcciones de estudio**

Las evidencias morfológicas en relación con las condiciones ambientales fueron obtenidas principalmente en diferentes morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 en el Golfo de California. Estas evidencias apoyan la hipótesis de que las morfoespecies corresponden a un patrón de la variación morfológica y no necesariamente representan especies nominales reconocidas por la taxonomía tradicional. Además muestran que la variación morfológica está relacionada con el grado de coordinación de caracteres (i.e. modularidad) al menos a nivel ramificación, a la respuesta de las condiciones ambientales, a diferencias en el programa genómico del organismo (debido a diversos genes que tienen implicaciones sobre esos caracteres morfológicos), y a una asociación con los marcadores nucleares utilizados. Otras evidencias, como las diferencias en la distribución de las morfoespecies *Pocillopora* Tipo 1 (Paz-García *et al.*, 2012; Figura 22), cambios en la morfología de la ramificación y de la colonia entre morfoespecies a corto plazo (ver sección 7.4), y la correlación entre los caracteres morfológicos y variables ambientales (ver sección 7.3.2.1) apoyan esta hipótesis. Si bien las condiciones ambientales son importantes para modelar la variación morfológica de los corales *Pocillopora* del linaje Tipo 1, y quizás de los otros linajes distribuidos en el Pacífico Oriental, es importante señalar que el genoma

(i.e. genes implicados en el cambio morfológico) y la interacción con el ambiente juegan una parte importante dirigiendo la configuración final de los organismos (Ghalambor *et al.*, 2007; Wada y Sewall, 2014).

Por su parte, las evidencias moleculares evidenciaron la existencia de cuatro linajes genéticos en el género *Pocillopora* bien definidos con marcadores nucleares y mitocondriales en el Pacífico Oriental, que pueden ser consideradas como especies distintas bajo el concepto filogenético de especie (Anexo I). Estos resultados tienen un gran impacto en la apreciación de la diversidad coralina existente en este género, reduciendo el número de especies que previamente se conocían en la región (Glynn y Ault, 2000; Reyes-Bonilla *et al.*, 2005; Glynn *et al.*, 2007). Además, el análisis genético también evidenció la presencia de cuatro subgrupos en el interior del linaje Tipo 1, los cuales poseen cierta congruencia con la morfología coralina (ver sección 7.1.4). Así, grupos genéticos crípticos, podrían existir en el interior de los linajes, donde mecanismos genéticos subyacentes podrían estar trabajando para generar la diversidad morfológica encontrada.

Otro punto a considerar es que los linajes genéticos del género *Pocillopora* en el Pacífico Oriental podrían tener otro “ritmo de vida” comparados con los corales de este mismo género del Indo-Pacífico. En el Pacífico Oriental, los corales *Pocillopora* se encuentran bajo condiciones de estrés, lo que provoca que existan periodos anuales de reproducción y periodos de ausencia de ella (Rodríguez-Troncoso *et al.*, 2011; Chávez-Romo *et al.*, 2013). Estos corales ramificados poseen la capacidad de reproducirse asexualmente por fragmentación (Highsmith, 1982; Aranceta-Garza *et al.*, 2012; Pinzón *et al.*, 2012; Chávez-Romo *et al.*, 2013), por lo que los tiempos generacionales y posibles eventos de hibridación que faciliten la especiación sean menos frecuentes comparados con el mismo género y otros géneros coralinos en el Indo-Pacífico e incluso en el Pacífico Oriental (Glynn y Ault, 2000; Baird *et al.*, 2009).

Las comunidades coralinas del Pacífico Oriental se encuentran expuestas a fluctuaciones ambientales consideradas de las más extremas en el mundo para el desarrollo coralino, y la importancia del estudio de estas comunidades radica en que presentan condiciones muy similares a las que predice el cambio climático global (Halfar *et al.*, 2005; Manzello *et al.*, 2008). Sin embargo, la comprensión de los patrones de variación genética y morfológica en los corales del Pacífico Oriental ha comenzado recientemente (Flot *et al.*,

2010; Pinzón y LaJeunesse 2011; Baums *et al.*, 2012; Paz-García *et al.*, 2012a; Saavedra-Sotelo *et al.*, 2013; Boulay *et al.*, 2014, este estudio). Específicamente en el género *Pocillopora*, solo algunos estudios morfológicos cuantitativos han intentado respaldar la variación encontrada en los linajes genéticos (Schmidt-Roach *et al.*, 2014; este estudio) y se han propuesto las micro-estructuras del coralite como posibles caracteres taxonómicos para distinguir linajes genéticos (Marti-Puig *et al.*, 2014; Schmidt-Roach *et al.*, 2014). Estudios utilizando aproximaciones del paisaje morfológico y genético pueden aportar información para ayudar a la comprensión de la variación existente en este grupo, especialmente en aquellas regiones como Panamá y Hawaii donde varios linajes co-existen. El estudio de otras regiones, como las islas oceánicas de Isla de Coco, Isla Malpelo, y la región sur del Pacífico Oriental (Ecuador y Norte de Perú) son necesarias para comprender mejor la relaciones biogeográficas y evolutivas de este grupo. Además de realizar estudios que estén dirigidos a determinar los genes que están implicados en la variación morfológica.

## 9. CONCLUSIONES

- Se identificaron tres linajes genéticos en el género *Pocillopora* (Tipo 1, 2 y 3) previamente reportados, y un nuevo linaje exclusivo para la Isla de Pascua (*Pocillopora* Tipo *nov.*) mediante la congruencia de los marcadores nucleares y mitocondriales. Los cuales pueden ser considerados como especies diferentes bajo el concepto filogenético de especie.
- El análisis filogenético mostró que el linaje de Isla de Pascua (*Pocillopora* Tipo *nov.*) está relacionado con el linaje Tipo 3 pero es necesario un mayor número de muestras (i.e. haplotipos) para establecer en detalle las relaciones filogenéticas.
- Los linajes genéticos Tipo 2 de Clipperton y Tipo *nov.* de Isla de Pascua solo fueron encontrados en estas islas oceánicas y debido a la divergencia genética que presentan y a que no han sido detectados en otros lugares del Pacífico Oriental o Indo-Pacífico es posible que se traten de linajes endémicos.
- El linaje Tipo 3 fue encontrado en Costa Rica y Oaxaca, representando una extensión de su distribución de 2000 km hacia el norte.
- Se observó una mayor frecuencia de morfoespecies dentro de los linajes Tipo 2 (*P. elegans* y *P. meandrina*), Tipo 3 (*P. damicornis* morfotipo con ramificaciones espatuladas) y Tipo *nov.* de Isla de Pascua (*P. damicornis* y *P. verrucosa*); sin embargo esta congruencia morfológica dentro de los linajes genéticos debe de ser corroborada.

- Se detectó la presencia de cuatro grupos genéticos mediante los genes nucleares concatenados en el interior del linaje Tipo 1, los cuales presentaron cierta congruencia con la morfología coralina. Esto apoya la existencia de grupos crípticos y mecanismos genéticos subyacentes que podrían estar dirigiendo la variación morfológica de las morfoespecies en interacción con las condiciones ambientales.
- Las morfoespecies *P. damicornis*, *P. verrucosa* y *P. meandrina* del linaje Tipo 1 corresponden a un patrón de la variación morfológica relacionada con la modularidad de la ramificación (i.e. grado de coordinación de caracteres), a la respuesta de las condiciones ambientales, y posibles diferencias en el programa genético subyacente del organismo.
- La aproximación del paisaje morfológico evidenció una distribución espacial de las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 y una correlación con los parámetros ambientales. La corriente fue la variable más importante para determinar la distribución de las colonias en diferentes zonas del transecto en Isla Gaviotas; mientras que la diferencia de profundidad-intensidad de luz tuvo un mayor efecto para diferenciar las colonias provenientes de diferentes sitios (Isla Gaviotas vs. Punta Galeras).
- Se documentó un evento de plasticidad morfológica temporal en el linaje genético *Pocillopora* Tipo 1 entre las morfoespecies *P. damicornis* y *P. inflata* que estuvo relacionado con cambios en la frecuencia de tormentas y disminución de la concentración de la clorofila *a*; lo que podrían explicar, en parte, la confusión taxonómica y la amplia variación morfológica encontrada en el género *Pocillopora*.

## 10. REFERENCIAS

- Acker, J.G., G. Leptoukh. 2007. Online analysis enhances use of NASA Earth Science Data. *Eos, Trans Am Geophys Union*. 88:14.
- Anselin L., I. Syabri, Y. Kho. 2010. *GeoDa: an introduction to spatial data analysis*. General Assembly. Vienna, Austria. 9324 p.
- Aranceta-Garza, F., E.F. Balart, H. Reyes-Bonilla, P. Cruz-Hernández. 2012. Effect of tropical storms on sexual and asexual reproduction in coral *Pocillopora verrucosa* subpopulations in the Gulf of California. *Coral Reefs*. 31:1157–1167.
- Baird, A.H., J.R. Guest, B.L. Willis. 2009. Systematic and biogeographical patterns in the reproductive biology of scleractinian corals. *Ann Rev Ecol Evol Systematics*. 40:551–571.
- Baums, I.B., J.N. Boulay, N.R. Polato, M.E. Hellberg. 2012. No gene flow across the eastern Pacific barrier in the reef-building coral *Porites lobata*. *Mol Ecol*. 21:5418–33.
- Baums, I.B., M.D. Durante, A.A. Laing, J. Feingold, T. Smith, A. Bruckner, J. Monteiro. 2014. Marginal coral populations: the densest known aggregation of *Pocillopora* in the Galápagos Archipelago is of asexual origin. *Front Mar Sci*. 1:59.
- Benzoni, F., F. Stefani, M. Pichon, P. Galli. 2010. The name game: morpho-molecular species boundaries in the genus *Psammocora* (Cnidaria, Scleractinia). *Zool J Linn Soc*. 160:421–456.
- Best, M.B., G.J. Boekschoten, A. Oosterbaan. 1984. Species concept and ecomorph variation in living and fossil scleractinia. *Palaeontogr Am*. 54:70–79.
- Boulay, J.N., M.E. Hellberg, J. Cortés, I.B. Baums. 2014. Unrecognized coral species diversity masks differences in functional ecology. *Proc R Soc B*. 281: 20131580.
- Brown, B.E., R. Hewit, M.D. Tissier. 1983. The nature and construction of skeletal spines in *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). *Coral Reefs*. 2:81–89.
- Budd, A.F., F.L.D. Nunes, E. Weil, J.M. Pandolfi. 2011. Polymorphism in a common Atlantic reef coral (*Montastraea cavernosa*) and its long-term evolutionary implications. *Evol Ecol*. 26:265–290.
- Budd, A.F., J.M. Pandolfi. 2010. Evolutionary novelty is concentrated at the edge of coral species distributions. *Science*. 328:1558–1561.

- Budd, A.F., S.L. Romano, N.D. Smith, M.S. Barbeitos. 2010. Rethinking the phylogeny of scleractinian corals: a review of morphological and molecular data. *Integr Comp Biol.* 50:411–27.
- Budd, A.F. 1990. Longterm patterns of morphological variation within and among species of reef-corals and their relationship to sexual reproduction. *Syst Bot.* 15:150–165.
- Cantera, J.R., H. von Prahl, J.C. Escobar, E. Peña. 1989. Sistemática de los corales del género *Pocillopora* del pacífico colombiano utilizando taxonomía numérica. *Rev Biol Trop.* 37:23–28.
- Carlson, D.B., A.F. Budd. 2002. Incipient speciation across a depth gradient in a scleractinian coral? *Evolution.* 56:2227–2242.
- Chávez-Romo, H.E., D.A. Paz-García, F. Correa-Sandoval, H. Reyes-Bonilla, A. López-Pérez, P. Medina-Rosas. 2013. Difference in reproductive strategies of two scleractinian corals (branch vs massive) along the west coast of Mexico. *Cienc Mar.* 39:387–400.
- Chindapol, N., J.A. Kaandorp, C. Cronemberger, T. Mass, A. Genin. 2013. Modelling growth and form of the scleractinian coral *Pocillopora verrucosa* and the influence of hydrodynamics. *PLoS Comput Biol.* 9: e1002849.
- Combosch, D.J., H.M. Guzman, H. Schuhmacher, S.V. Vollmer. 2008. Interspecific hybridization and restricted trans-Pacific gene flow in the tropical eastern Pacific *Pocillopora*. *Mol Ecol.* 17:1304–12.
- Cunning, R., P.W. Glynn, A.C. Baker. 2013. Flexible associations between *Pocillopora* corals and *Symbiodinium* limit utility of symbiosis ecology in defining species. *Coral Reefs.* 32:795–801.
- De Kroon, H., H. Huber, J.F. Stuefer, J.M. van Groenendael. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytol.* 166:73–82.
- De Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Syst Biol* 56:879–886.
- Deitzer, G. 1994. Spectral comparisons of sunlight and different lamps. En: Tibbitts, T.W. (Ed.) *International lighting incontrolled environments workshop.* NASA-CP-95-3309, EUA. 199p.

- Einbinder, S., T. Mass, E. Brokovich, Z. Dubinsky, J. Erez, D. Tchernov. 2009. Changes in morphology and diet of the coral *Stylophora pistillata* along a depth gradient. *Mar Ecol Prog Ser.* 381:167–174.
- Falter, J.L., M.J. Atkinson, M.A. Merrifield. 2004. Mass-transfer limitation of nutrient uptake by a wave-dominated reef flat community. *Limnol Oceanogr.* 49:1820–1831.
- Filatov, M.V., J.A. Kaandorp, M. Postma, R. van Liere, K.J. Kruszyński, M.J.A. Vermeij, G.J. Streekstra, R.P.M. Bak. 2010. A comparison between coral colonies of the genus *Madracis* and simulated forms. *Proc Biol Sci.* 277:3555–61.
- Finelli, C., B. Helmuth, N. Pentcheff, D. Wethey. 2007. Intracolony variability in photosynthesis by corals is affected by water flow: role of oxygen flux. *Mar Ecol Prog Ser.* 349:103–110.
- Flot, J-F., J. Blanchot, L. Charpy, C. Cruaud, W.Y. Licuanan, Y. Nakano, C. Payri, S. Tillier. 2011. Incongruence between morphotypes and genetically delimited species in the coral genus *Stylophora*: phenotypic plasticity, morphological convergence, morphological stasis or interspecific hybridization? *BMC Ecology.* 11:22.
- Flot, J-F., A. Couloux, S. Tillier. 2010. Haplowebs as a graphical tool for delimiting species: a revival of Doyle’s “field for recombination” approach and its application to the coral genus *Pocillopora* in Clipperton. *BMC Evol Biol.* 10:372.
- Flot, J-F., H. Magalon, C. Cruaud, A. Couloux, S. Tillier. 2008. Patterns of genetic structure among Hawaiian corals of the genus *Pocillopora* yield clusters of individuals that are compatible with morphology. *C R Biol.* 331:239–47.
- Flot, J-F., S. Tillier. 2007. The mitochondrial genome of *Pocillopora* (Cnidaria: Scleractinia) contains two variable regions: the putative D-loop and a novel ORF of unknown function. *Gene.* 401: 80–7.
- Forsman, Z.H., D.J. Barshis, C.L. Hunter, R.J. Toonen. 2009. Shape-shifting corals: molecular markers show morphology is evolutionarily plastic in *Porites*. *BMC Evol Biol.* 9:45.
- Forsman, Z.H., G.T. Concepcion, R.D. Haverkort, R.W. Shaw, J.E. Maragos, R.J. Toonen. 2010. Ecomorph or endangered coral? DNA and microstructure reveal hawaiian species complexes: *Montipora dilatata/flabellata/turgescens* & *M. patula/verrilli*. *PloS one.* 5:e15021.

- Foster, A. 1985. Variation within coral colonies and its importance for interpreting fossil species. *J Paleont.* 56:1359–1381.
- Fukami, H., A.F. Budd, D.R. Levitan, J. Jara, R. Kersanach, N. Knowlton. 2004. Geographic differences in species boundaries among members of the *Montastraea annularis* complex based on molecular and morphological markers. *Evolution.* 58:324–37.
- Fukami, H., C.A. Chen, A.F. Budd, A. Collins, C. Wallace, Y-Y. Chuang, C. Chen, C-F. Dai, K. Iwao, C. Sheppard, N. Knowlton. 2008. Mitochondrial and nuclear genes suggest that stony corals are monophyletic but most families of stony corals are not (Order Scleractinia, Class Anthozoa, Phylum Cnidaria). *PloS one.* 3:e3222.
- Ghalambor, C.K., J.K. McKay, S.P. Carroll, D.N. Reznick. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct Ecol.* 21:394–407.
- Glynn, P.W., J.S. Ault. 2000. A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs.* 19: 1–23.
- Glynn, P.W., G.M. Wellington, B. Riegl, D.B. Olson, E. Borneman, E.A. Wieters. 2007. Diversity and biogeography of the scleractinian coral fauna of easter island (Rapa Nui). *Pac Sci.* 61:67–90.
- Glynn, P.W. 1999. *Pocillopora inflata*, a new species of scleractinian coral (Cnidaria: Anthozoa) from the tropical eastern Pacific. *Pac Sci.* 53:168–180.
- Halfar, J., L. Godinez-Orta, B. Riegl, J.E. Valdez-Holguin, J.M. Borges. 2005. Living on the edge: high-latitude *Porites* carbonate production under temperate eutrophic conditions. *Coral Reefs.* 24:582–592.
- Highsmith, R. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. *Mar Ecol Prog Ser.* 7:207–226.
- Holderegger, R., D. Buehler, F. Gugerli, S. Manel. 2010. Landscape genetics of plants. *Trends Plant Sci.* 15:675–83.
- Hoogenboom, M.O., S.R. Connolly, K.R.N. Anthony. 2008. Interactions between morphological and physiological plasticity optimize energy acquisition in corals. *Ecology.* 89:1144–54.

- Huber, H., N.C. Kane, M.S. Heschel, E.J. von Wettberg, J. Banta, A-M. Leuck, J. Schmitt. 2004. Frequency and microenvironmental pattern of selection on plastic shade-avoidance traits in a natural population of *Impatiens capensis*. *Amer Nat.* 163:548–63.
- Hughes, T.P., A.H. Baird, D.R. Bellwood, M. Card, S.R. Connolly, C. Folke, R. Grosberg, O. Hoegh-Guldberg, J.B.C. Jackson, J. Kleypas, J.M. Lough, P. Marshall, M. Nyström, S.R. Palumbi, J.M. Pandolfi, B. Rosen, J. Roughgarden. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science.* 301:929–33.
- Huson, D.H., D.C. Richter, C. Rausch, T. DeZulian, M. Franz, R. Rupp. 2007. Dendroscope: An interactive viewer for large phylogenetic trees. *BMC Bioinformatics.* 8:460.
- Iglesias-Prieto, R., V.H. Beltrán, T.C. LaJeunesse, H. Reyes-Bonilla, P.E. Thomé. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proc Biol Sci.* 271:1757–63.
- Jiménez, C., J. Cortés, A. León, E. Ruíz. 2001. Coral bleaching and mortality associated with the 1997-98 El Niño in an upwelling environment in the eastern Pacific (Gulf of Papagayo, Costa Rica). *Bull Mar Sci.* 69:151–169.
- Jiménez, C. 2001. Arrecifes y ambientes coralinos de Bahía Culebra, Pacífico de Costa Rica: aspectos biológicos, económico-recreativos y de manejo. *Rev Biol Trop.* 49:215–231.
- Kaandorp, J.A. 1999. Morphological analysis of growth forms of branching marine sessile organisms along environmental gradients. *Mar Biol.* 134:295–306.
- Kaniewska, P., K.R.N. Anthony, O. Hoegh-Guldberg. 2008. Variation in colony geometry modulates internal light levels in branching corals, *Acropora humilis* and *Stylophora pistillata*. *Mar Biol.* 155:649–660.
- Ketchum, J.T., H. Reyes-Bonilla. 2001. Taxonomía y distribución de los corales hermatípicos (Scleractinia) del Archipiélago de Revillagigedo, México. *Rev Biol Trop.* 49:803–848.
- Kleypas, J.A., J.W. McManus, L.A.B. Meñez. 1999. Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? *Integr Comp Biol.* 39:146–159.

- LaJeunesse, T.C., R. Smith, M. Walther, J. Pinzón, D.T. Pettay, M. McGinley, M. Aschaffenburg M, P. Medina-Rosas, A.L. Cupul-Magaña, A.L. Pérez, H. Reyes-Bonilla, M.E. Warner. 2010. Host-symbiont recombination versus natural selection in the response of coral-dinoflagellate symbioses to environmental disturbance. *Proc Biol Sci.* 277:2925–34.
- Lang, J.C. 1984. Whatever works: the variable importance of skeletal and of non-skeletal characters in scleractinian taxonomy. *Palaeontogr Am.* 54:18–44.
- Langerhans, R.B., C.A. Layman, A.K. Langerhans, T.J. Dewitt. 2003. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biol J Linn Soc.* 80:689–698.
- Little, M., T. Seehaus. 1988. Comparative analysis of tubulin sequences. *Comp. Biochem. Physiol. B: Biochem. Mol Biol.* 90:655–70.
- López-Pérez, R.A., A.F. Budd, F. Correa-sandoval. 2003. The taxonomic status of *Porites sverdrupi*, an endemic coral of the Gulf of California. *Cienc Mar.* 29:677–691.
- López-Pérez, R.A. 2012. Late Miocene to Pleistocene Reef Corals in the Gulf of California. *Bull Amer Paleont.* 383:1–78.
- Manel, S., M.K. Schwartz, G. Luikart, P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *TREE.* 18:189–197.
- Manzello, D.P., J.A. Kleypas, D.A. Budd, C.M. Eakin, P.W. Glynn, C. Langdon. 2008. Poorly cemented coral reefs of the eastern tropical Pacific: possible insights into reef development in a high-CO<sub>2</sub> world. *PNAS.* 105: 10450–5.
- Marti-Puig, P., Z.H. Forsman, R.D. Haverkort-Yeh, I.S. Knapp, J.E. Maragos, R.J. Toonen. 2014. Extreme phenotypic polymorphism in the coral genus *Pocillopora*; micro-morphology corresponds to mitochondrial groups, while colony morphology does not. *Bull Mar Sci.* 90:211–231.
- Mass, T., A. Genin. 2008. Environmental *versus* intrinsic determination of colony symmetry in the coral *Pocillopora verrucosa*. *Mar Ecol Prog Ser* 369:131–137.
- Mass, T., A. Genin, U. Shavit, M. Grinstein, D. Tchernov. 2010. Flow enhances photosynthesis in marine benthic autotrophs by increasing the efflux of oxygen from the organism to the water. *PNAS.* 107:2527–2531.

- Mayden, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. En: Claridge, M.F., Dawah H.A., Wilson, M.R. (eds.) *Species: The units of diversity*, Chapman and Hall. London, Inglaterra. 423p.
- Miller, M.A., W. Pfeiffer, T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proc Gat Comp Envir Workshop*. 1:1–8.
- Nakamura, T., H. Yamasaki. 2005. Requirement of water-flow for sustainable growth of Pocilloporid corals during high temperature periods. *Mar Poll Bull*. 50:1115–20.
- Nakamura, T., H. Yamasaki. 2006. Morphological changes of pocilloporid corals exposed to water flow. *Proc 10th Inter Coral Reef Symp*. 1:872–875.
- Ow, Y.X., P.A. Todd. 2010. Light-induced morphological plasticity in the scleractinian coral *Goniastrea pectinata* and its functional significance. *Coral Reefs*. 29:797–808.
- Paz-García, D.A., H.E. Chávez-Romo, F. Correa-Sandoval, H. Reyes-Bonilla, R.A. López-Pérez, P. Medina-Rosas, M.P. Hernández-Cortés. 2012a. Genetic connectivity patterns of corals *Pocillopora damicornis* and *Porites panamensis* (Anthozoa: Scleractinia) along the west coast of Mexico. *Pac Sci*. 66:43–61.
- Paz-García, D.A., E.F. Balart, F.J. García-de-Léon. 2012b. Cold water bleaching of *Pocillopora* in the Gulf of California. *Proc 12th Int Coral Reef Symp*. 9A Coral bleaching and climate change:9–13.
- Pinzón, J.H., T.C. LaJeunesse. 2011. Species delimitation of common reef corals in the genus *Pocillopora* using nucleotide sequence phylogenies, population genetics and symbiosis ecology. *Mol Ecol*. 20:311–25.
- Pinzón, J.H., H. Reyes-Bonilla, I.B. Baums, T.C. LaJeunesse. 2012. Contrasting clonal structure among *Pocillopora* (Scleractinia) communities at two environmentally distinct sites in the Gulf of California. *Coral Reefs*. 31:765–777.
- Pinzón, J.H., E. Sampayo, E. Cox, L.J. Chauka, C.A. Chen, C.R. Voolstra, T.C. LaJeunesse. 2013. Blind to morphology: genetics identifies several widespread ecologically common species and few endemics among Indo-Pacific cauliflower corals (*Pocillopora*, Scleractinia). *J Biogeogr*. 40:1595–1608.
- Posada, D. 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging. *Mol Biol Evol*. 25:1253–1256.

- Powers, D. 1970. A numerical taxonomic study of hawaiian reef corals. *Pac Sci.* 24:180–186.
- Powers, D.A., F.J. Rohlf. 1972. A numerical taxonomic study of caribbean and hawaiian reef coral. *Syst Zool.* 21:53–64.
- Prada, C., N.V. Schizas, P.M. Yoshioka. 2008. Phenotypic plasticity or speciation? A case from a clonal marine organism. *BMC Evol Biol.* 8:47.
- Ramos-Silva, P., J. Kaandorp, L. Huisman, B. Marie, I. Zanella-Cléon, N. Guichard, D.J. Miller, F. Marin. 2013. The skeletal proteome of the coral *Acropora millepora*: the evolution of calcification by co-option and domain shuffling. *Mol Biol Evol.* 30:2099–2112.
- Rappas, M., H. Niwa, X. Zhang. 2004. Mechanisms of ATPases-a multi-disciplinary approach. *Curr Protein Pept Sci.* 5:89–105.
- Reidenbach, M.A., J.R. Koseff, S.G. Monismith, J.V. Steinbuck, A. Genin. 2006. The effects of waves and morphology on mass transfer within branched reef corals. *Limnol Oceanog.* 51:1134–1141.
- Reyes-Bonilla, H., L.E. Calderón-Aguilera, G. Cruz-Piñón, P. Medina-Rosas, R.A. López-Pérez, M.D. Herrero-Pérez, G.E. Leyte-Morales, A.L. Cupul-Magaña, J.D. Carriquiry-Beltrán. 2005. Atlas de los corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico Mexicano. CICESE, CONABIO, CONACYT, DBM/UABCS, CUC/UdeG, Umar, Guadalajara. México. 124p.
- Reyes-Bonilla, H. 1992. New records for hermatypic corals (Anthozoa: Scleractinia) in the Gulf of California, Mexico, with an historical and biogeographical discussion. *J Nat Hist.* 26:1163–1175.
- Riginos, C., L. Liggins. 2013. Seascape genetics: populations, individuals, and genes marooned and adrift. *Geography Compass.* 7:197–216.
- Rodionov, S., J. Overland. 2005. Application of a sequential regime shift detection method to the Bering sea ecosystem. *ICES J Mar Sci.* 62:328–332.
- Rodionov, S.N. 2004. A sequential algorithm for testing climate regime shifts. *Geophys Res Lett.* 31:L09204.
- Rodriguez-Ramirez, A, F.A. Zapata. 2011. An atypical corallum morphology in a species of *Pocillopora*. *Coral Reefs.* 31:253–253.

- Rodríguez-Troncoso, A.P., E. Carpizo-Ituarte, G.E. Leyte-Morales, G. Chi-Barragán, O. Tapia-Vázquez. 2011. Sexual reproduction of three coral species from the Mexican south Pacific. *Mar Biol.* 158:2673–2683.
- Ronquist, R., J.P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics.* 19:1572–1574.
- Ryaland, J.S., G.F. Warner. 1986. Growth and form in modular animals: ideas on the size and arrangement of zooids. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 313:53–76.
- Saavedra-Sotelo, N.C., L.E. Calderon-Aguilera, H. Reyes-Bonilla, D.A. Paz-García, R.A. López-Pérez, A. Cupul-Magaña, J.A. Cruz-Barraza, A. Rocha-Olivares. 2013. Testing the genetic predictions of a biogeographical model in a dominant endemic eastern Pacific coral (*Porites panamensis*) using a genetic seascape approach. *Ecol Evol.* 3:4070–4091.
- Sánchez, J.A., C. Aguilar, D. Dorado, N. Manriquez. 2007. Phenotypic plasticity and morphological integration in a marine modular invertebrate. *BMC Evol Biol.* 7:122.
- Sánchez, J.A., H.R. Lasker. 2003. Patterns of morphological integration in marine modular organisms: supra-module organization in branching octocoral colonies. *Proc Biol Sci.* 270:2039–2044.
- Schmidt-Roach, S., P. Lundgren, K.J. Miller, G. Gerlach, M.E. Noreen, N. Andreakis. 2013a. Assessing hidden species diversity in the coral *Pocillopora damicornis* from Eastern Australia. *Coral Reefs.* 32:161–172.
- Schmidt-Roach, S., K.J. Miller, N. Andreakis. 2013b. *Pocillopora aliciae*: a new species of scleractinian coral (Scleractinia, Pocilloporidae) from subtropical Eastern Australia. *Zootaxa.* 3626:576.
- Schmidt-Roach, S., K.J. Miller, P. Lundgren, N. Andreakis. 2014. With eyes wide open: a revision of species within and closely related to the *Pocillopora damicornis* species complex (Scleractinia; Pocilloporidae) using morphology and genetics. *Zool J Linn Soc* 170:1–33.
- Schmidt-Roach, S., K.J. Miller, E. Woolsey, G. Gerlach, A.H. Baird. 2012. Broadcast spawning by *Pocillopora* species on the Great Barrier Reef. *PLoS one.* 7:e50847.

- Schutter, M., S. Kranenbarg, R.H. Wijffels, J. Verreth, R. Osinga. 2011. Modification of light utilization for skeletal growth by water flow in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*. *Mar Biol.* 158:769–777.
- Sebens, K.P., S.P. Grace, B. Helmuth, E.J. Maney, J.S. Miles. 1998. Water flow and prey capture by three scleractinian corals, *Madracis mirabilis*, *Montastrea cavernosa* and *Porites porites*, in a field enclosure. *Mar Biol.* 131:347–360.
- Shaish, L., A. Abelson, B. Rinkevich. 2007. How plastic can phenotypic plasticity be? The branching coral *Stylophora pistillata* as a model system. *PloS one.* 2:e644.
- Snell, T., D. Foltz, P. Sammarco. 1998. Variation in morphology vs conservation of a mitochondrial gene in *Montastraea cavernosa* (Cnidaria, Scleractinia). *Gulf Mex Sci.* 2:188–195.
- Souter, P. 2010. Hidden genetic diversity in a key model species of coral. *Mar Biol.* 157:875–885.
- Stat, M., A.C. Baker, D.G. Bourne, A.M.S. Correa, Z. Forsman, M.J. Huggett, X. Pochon, D. Skillings, R.J. Toonen, M.J.H. van Oppen, R.D. Gates. 2012. Molecular delineation of species in the coral holobiont. *Adv Mar Biol.* 63:1–65.
- Storfer, A., M.A. Murphy, J.S. Evans, C.S. Goldberg, S. Robinson, S.F. Spear, R. Dezzani, E. Delmelle, L. Vierling, L.P. Waits. 2007. Putting the “landscape” in landscape genetics. *Heredity.* 98:128–42.
- Sukumaran, J., M.T. Holder. 2010. DendroPy: a Python library for phylogenetic computing. *Bioinformatics.* 26:1569–1571.
- Tajima, F. (1989) Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics.* 123:585–595.
- Titlyanov, E.A. 1991. Light adaptation and production characteristics of branches differing by age and illumination of the hermatypic coral *Pocillopora verrucosa*. *Symbiosis.* 10:249–260.
- Todd, P. A. 2008. Morphological plasticity in scleractinian corals. *Biol Rev.* 83:315–337.
- Veron, J.E.N., M. Pichon. 1976. Scleractinia of eastern Australia, part I. Families Thamnasteridae, Astrocoeniidae, Pocilloporidae. *Aust Inst Mar Sci. Monograph Series.* 1:1–86.

- Veron, J.E.N. 1995. Corals in space and time: biogeography and evolution of the scleractinia. Aust Inst Mar Sci. Townsville, Australia. 325p.
- Veron, J.E.N. 2000. Corals of the World. Aust Inst Mar Sci. Townsville, Australia. 1382p.
- Veron, J.E.N. 2002. New species described in Corals of the World. Aust Inst Mar Sci, Monograph Series 11:1–206.
- Veron, J.E.N. 2013. Overview of the taxonomy of zooxanthellate Scleractinia. Zool J Linn Soc. 169:485–508.
- Wada, H., K.B. Sewall. 2014. Introduction to the symposium-uniting evolutionary and physiological approaches to understanding phenotypic plasticity. Integr Comp Biol. 54:774–82.
- Weil, E., N. Knowlton. 1994. A multi-character analysis of the caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander, 1786) and its two sibling species, *M. faveolata* (Ellis and Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). Bull Mar Sci. 55:151–175.
- Wirshing, H.H., A.C. Baker. 2014. Molecular evolution of calcification genes in morphologically similar but phylogenetically unrelated scleractinian corals. Mol Phylog Evol 77:281–95.
- Wörheide, G., L.S. Epp, L. Macis. 2008. Deep genetic divergences among Indo-Pacific populations of the coral reef sponge *Leucetta chagosensis* (Leucettidae): founder effects, vicariance, or both? BMC Evol Biol. 8:24.
- Ziegler, M., C.M. Roder, C. Büchel, C.R. Voolstra. 2014. Limits to physiological plasticity of the coral *Pocillopora verrucosa* from the central Red Sea. Coral Reefs. 33(4):1115–1129.
- Zwickl, D.J. 2006. Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Ph.D. dissertation. The University of Texas, EUA. 325p.

## 11. ANEXOS

### Anexo I. Resumen de principales conceptos de especie (modificado de De Queiroz, 2007).

Concepto de especie	Definición	Problemas del concepto	Referencias
Biológico	Grupos de poblaciones (que actualmente o que potencialmente) se encuentran aisladas reproductivamente de otro grupos similares y que pueden producir descendientes viables y fértiles.	No aplica a especies asexuales. Aplica a especies que coexisten en el tiempo y no es claro con la relación entre poblaciones recientes y ancestrales.	Wright, 1940; Mayr, 1942; Dobzhansky, 1950
Ecológico	Linaje que ocupa un determinado nicho o zona de adaptación el cual es diferente de otros linajes en su área de distribución y que evoluciona de manera independiente de otros linajes fuera de su rango geográfico.	Las poblaciones locales de especies ampliamente distribuidas ocupan nichos que son semejantes pero no exactamente iguales y además pueden enfrentar presiones de selección diferentes. Por tanto, estas poblaciones locales deberían ser consideradas como especies diferentes, incluyendo aquellas poblaciones de especies simpátricas que ocupan nichos muy similares.	van Valen, 1976; Anderson, 1990
Evolutivo	Linaje (secuencia de ancestros y descendientes) de poblaciones u organismos que tiene sus propias tendencias evolutivas.	Las especies no son las únicas entidades biológicas que evolucionan, también lo hacen las moléculas, poblaciones específicas, y todos los grupos monofiléticos independientemente de su jerarquía.	Simpson, 1951; Wiley, 1978; Mayden, 1997
Filogenético	Grupo de organismos monofiléticos (ancestro y sus descendientes) inferidos por poseer caracteres compartidos. Los caracteres pueden ser diagnósticos, derivados y coalescencia exclusiva (todos los alelos de un gen son descendientes de un alelo ancestral común no compartido con otros grupos).	En ocasiones no hay evidencia disponible sobre el estado monofilético de un grupo. La categorización de las especies depende del método de análisis empleado.	Rosen, 1979; Donoghue, 1985; Mischler, 1985; Baum y Shaw, 1995; Avise y Ball, 1990

## Anexo I. continuación. . .

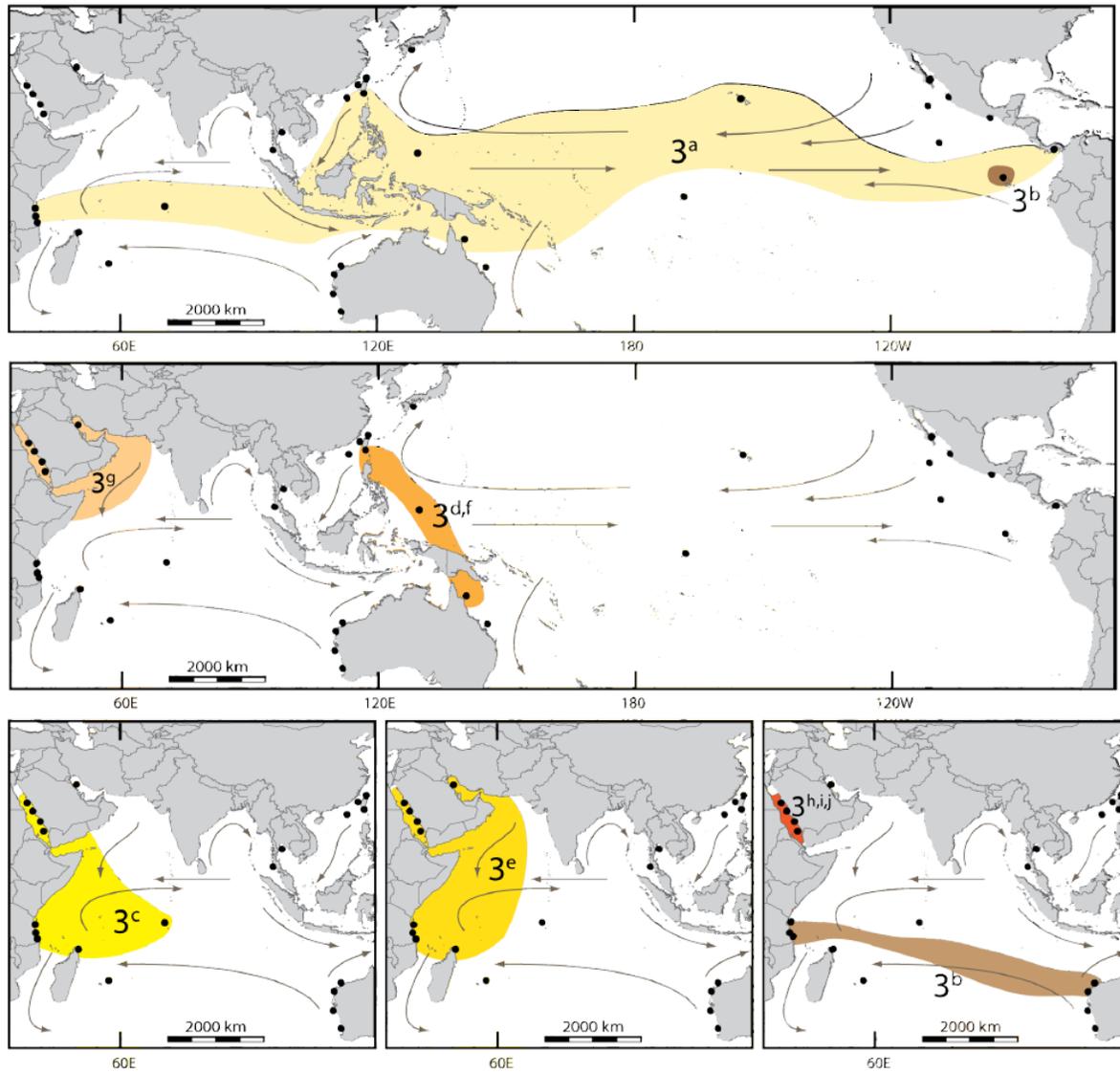
Morfológico	Grupos que son distintos consistentemente por métodos ordinarios.	La existencia de la variación fenotípica relacionada con el sexo, la edad, temporalidad, gradientes ambientales, la ubicación geográfica, etc. Además de similitud morfológica debida a la evolución convergente donde especies hermanas (indistinguibles morfológicamente) que no intercambian material genético pero co-existen espacial y temporalmente.	Cronquist, 1978
Fenético	Grupo ( <i>cluster</i> ) que se diferencia de otros mediante diferencias cuantitativas.	Además de los problemas señalados en el concepto morfológico. Dependerá del método de agrupamiento y de la dispersión o traslape de los datos.	Michener, 1970; Sokal y Crovello, 1970; Sneath y Sokal, 1973
Unificado	Linajes delimitados por líneas de evidencias que pueden ser utilizadas para separar y que divergen de un linaje a otro.	Todos los datos o evidencias poseen una misma importancia aun cuando el origen de la diferenciación de cada evidencia puede diferir en procesos de su historia evolutiva (i.e. diferentes tasas mutacionales entre genes mitocondriales y nucleares, diferentes procesos en la aparición de caracteres morfológicos).	de Queiroz 2007

**Anexo II.** Lista de linajes genéticos identificados a partir de marcadores mitocondriales (ORF y CR) y su equivalencia de nombre utilizados por distintos autores.

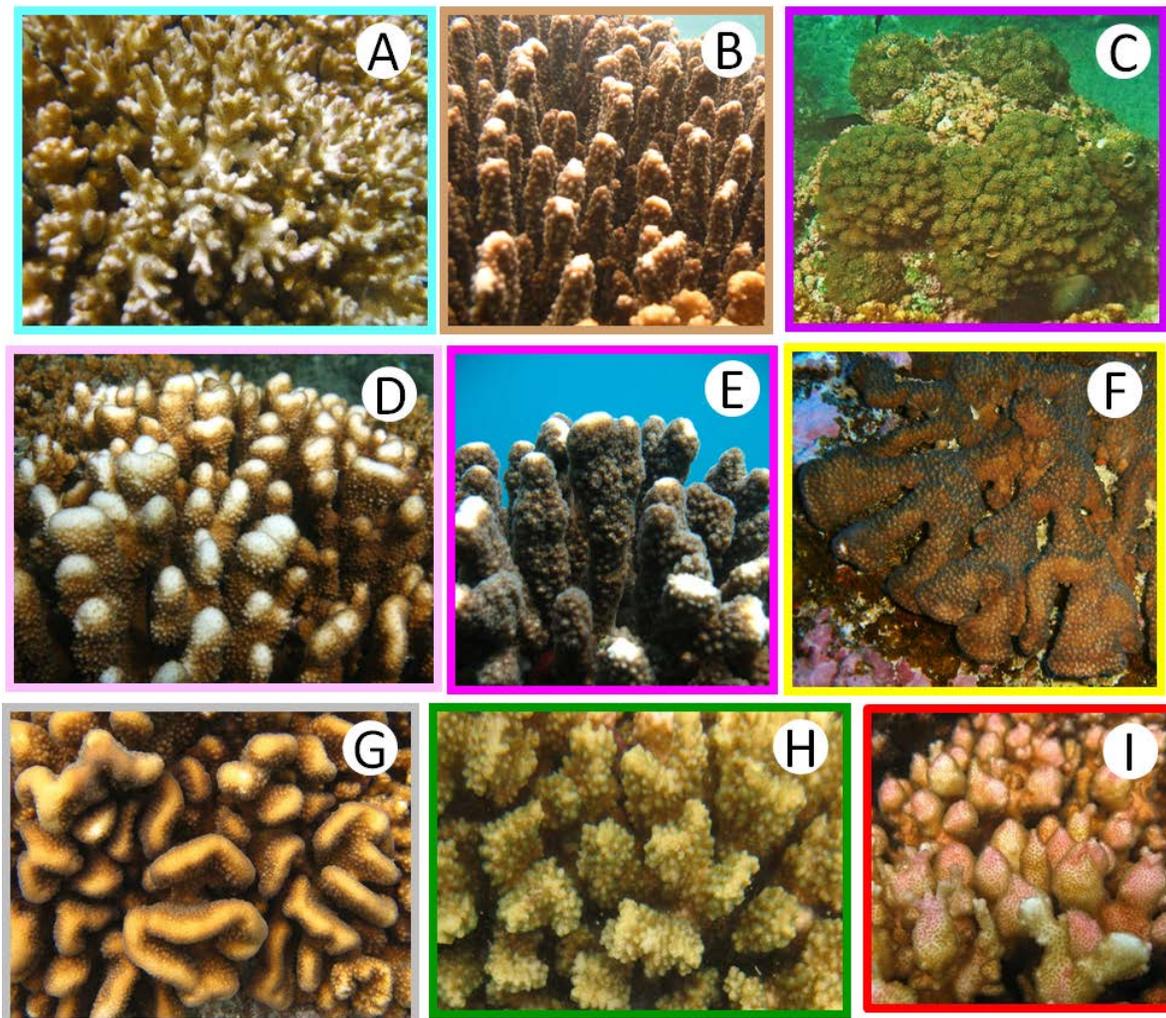
<b>Linaje genético en Pocillopora</b>	Flot y Tillier 2007; Flot <i>et al.</i> , 2008; 2010	Pinzón y LaJeunesse 2011; Pinzón <i>et al.</i> , 2013	Schmidt-Roach <i>et al.</i> , 2013; 2014	Marti-Puig <i>et al.</i> , 2014	Souter, 2010	Este estudio
<b>Tipo 1</b>	<i>P. eydouxi</i> <i>P. meandrina</i> <i>P. sp. A</i>	Tipo 1	<i>P. meandrina</i> <i>P. eydouxi</i> Clado 3	Clado IIb	—	Tipo 1
<b>Tipo 2</b>	<i>P. sp. B</i>	Tipo 2	<i>P. cf. effusus</i> Clado 5	Clado IIIa	—	Tipo 2
<b>Tipo 3*</b>	<i>P. molokensis</i> [= Tipo 3a]	Tipo 3a-j	Tipo $\gamma$ <i>P. verrucosa</i> Clado 2	Clado IIa	<i>P. damicornis</i> Tipo NF [= Tipo 3c]	Tipo 3, [= Tipo 3a]
<b>Tipo 4</b>	<i>P. damicornis</i> Tipo A	Tipo 4a, 4b, 4c	Tipo $\alpha$ , Clado 1 <i>P. damicornis</i>	Clado Ib	—	—
<b>Tipo 5</b>	<i>P. damicornis</i> <i>P. damicornis</i> Tipo B	Tipo 5a	Tipo $\beta$ , <i>P. acuta</i> Clado 1	Clado Ia	<i>P. damicornis</i> Tipo F	—
<b>Tipo 6</b>	<i>P. ligulata</i>	Tipo 6a, 6b	<i>P. ligulata</i> Clado 5	Clado IIIb	—	—
<b>Tipo 7</b>	—	Tipo 7a	Clado 2	—	—	—
<b><i>P. aliciae</i></b>	—	—	Tipo $\delta$ , <i>P. aliciae</i>	—	—	—
<b><i>P. bairdi</i></b>	—	Tipo 3d	<i>P. bairdi</i>	—	—	—
<b><i>P. cf brevicornis</i></b>	—	Tipo 8 (?)	Tipo $\epsilon$ <i>P. cf brevicornis</i>	—	—	—
<b><i>P. Tipo nov.</i></b>	—	—	—	—	—	<i>P. Tipo nov.</i>

Observaciones: \* = Este linaje está disperso por todo el Indo-Pacífico. Pinzón *et al.* (2013) describió 10 subgrupos y los nombro con subíndices (a-j). Equivalencias están en corchetes [ ]. Distribución geográfica de subgrupos del linaje Tipo 3 se presentan en Anexo III.

**Anexo III.** Distribución de los subgrupos del linaje *Pocillopora* Tipo 3 en el Indo-Pacífico (tomado de Pinzón *et al.* 2013).

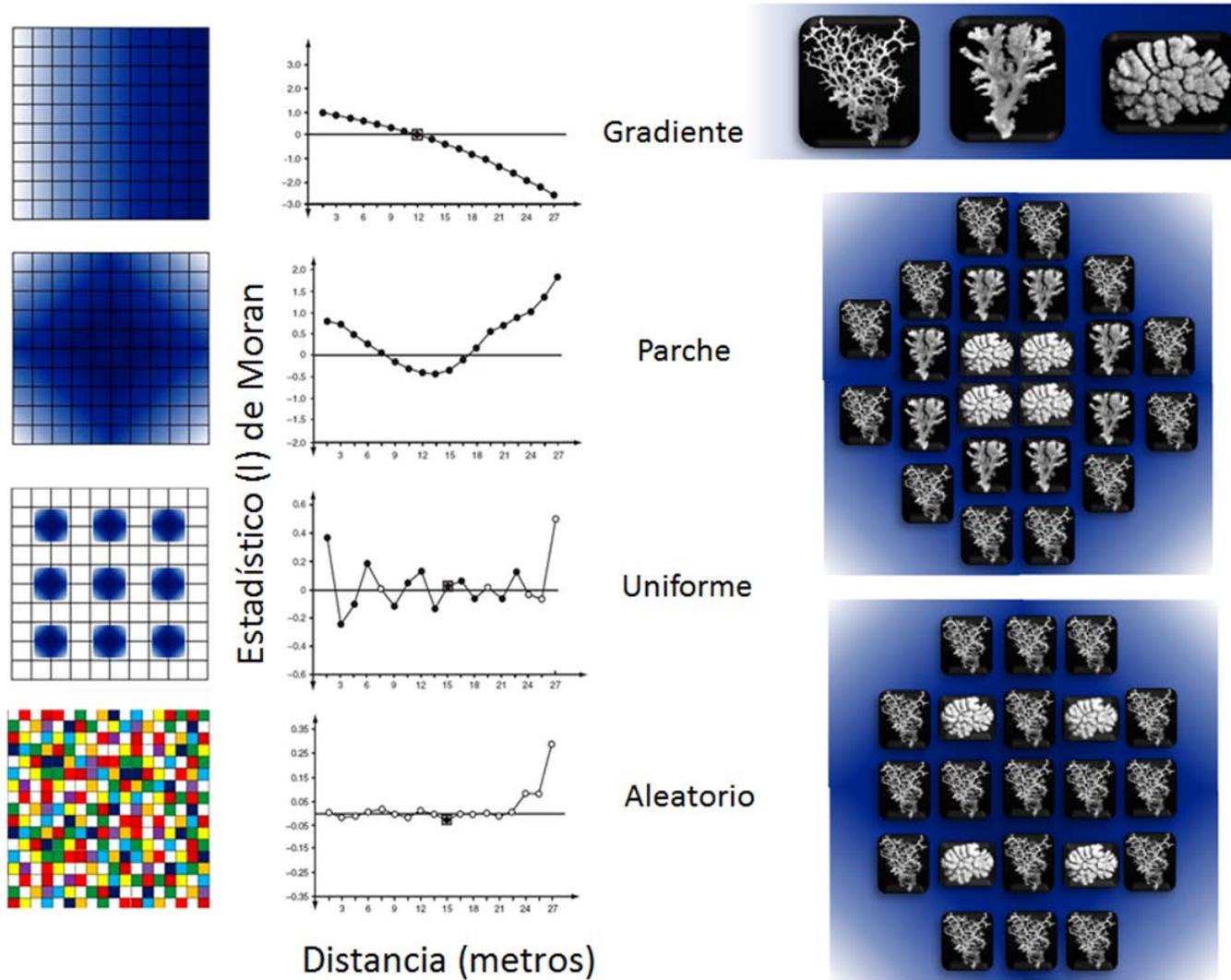


**Anexo IV.** Fotografías *in situ* representativas de las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 analizadas en el presente estudio.

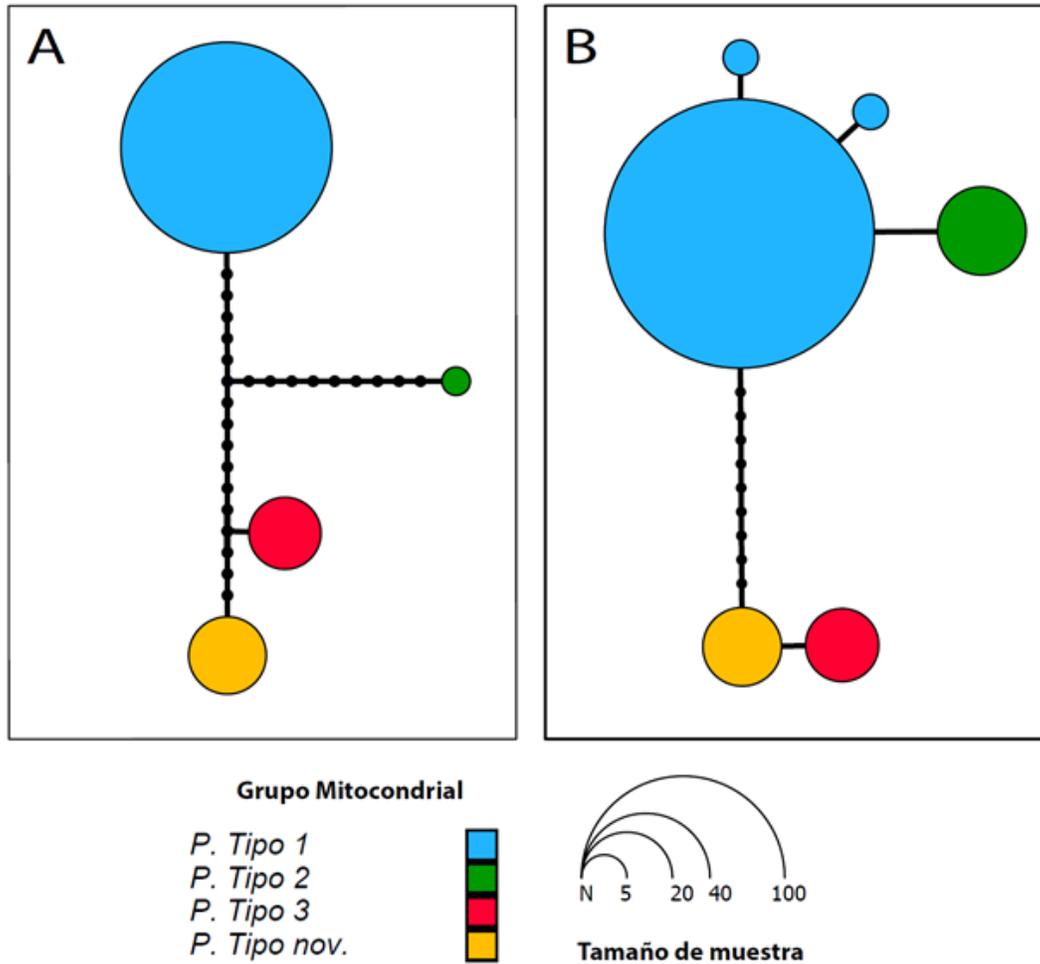


A = *P. damicornis*, B = *P. capitata*, C = *P. effusus*, D = *P. elegans*, E = *P. eydouxi*, F = *P. woodjonesi*, G = *P. meandrina*, H = *P. verrucosa*, I = *P. inflata*. Fotos tomadas por: David Paz y Jean-François Flot.

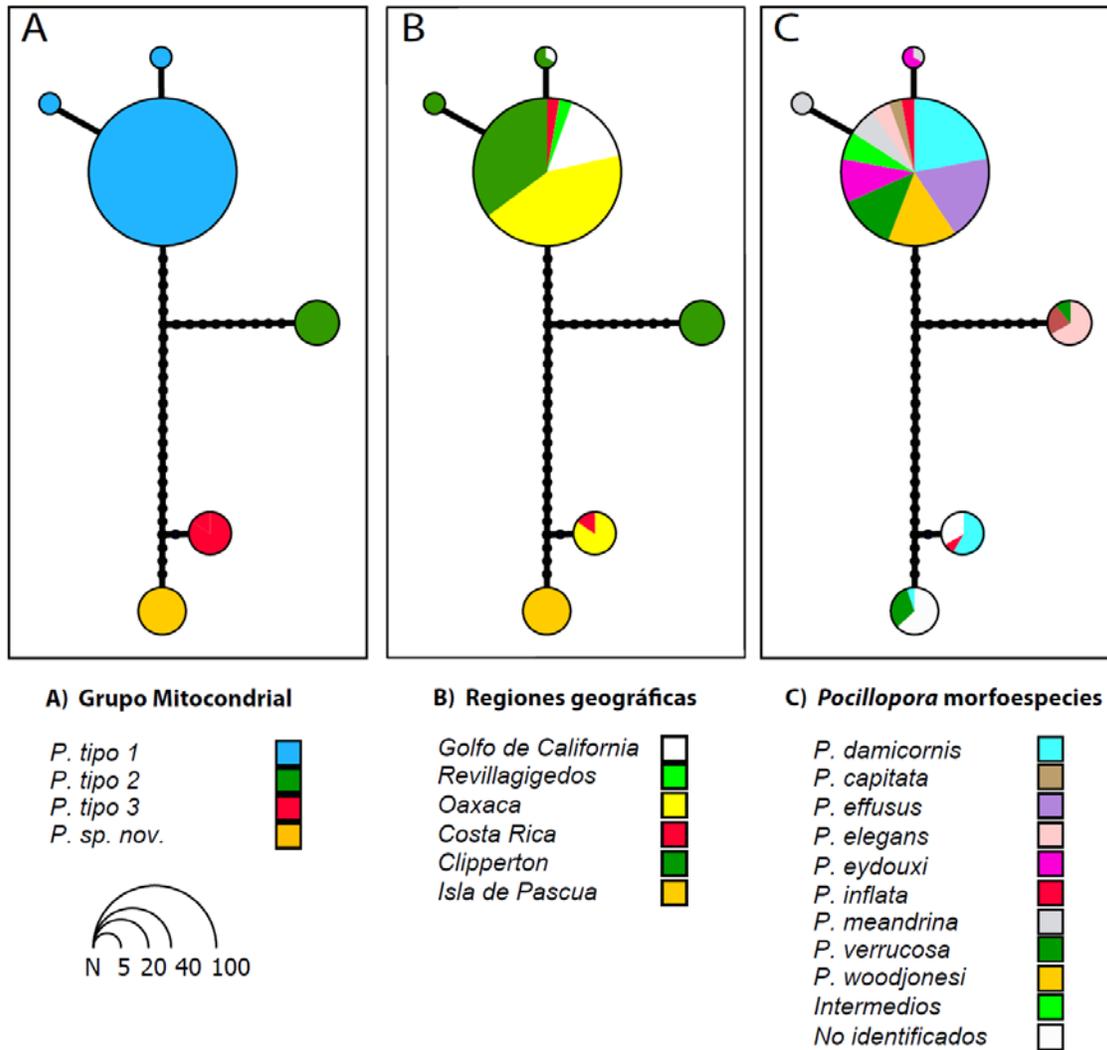
Anexo V. Ejemplos de patrones espaciales utilizando el estadístico I de Moran. Figuras modificadas de Fortin y Dale (2005).



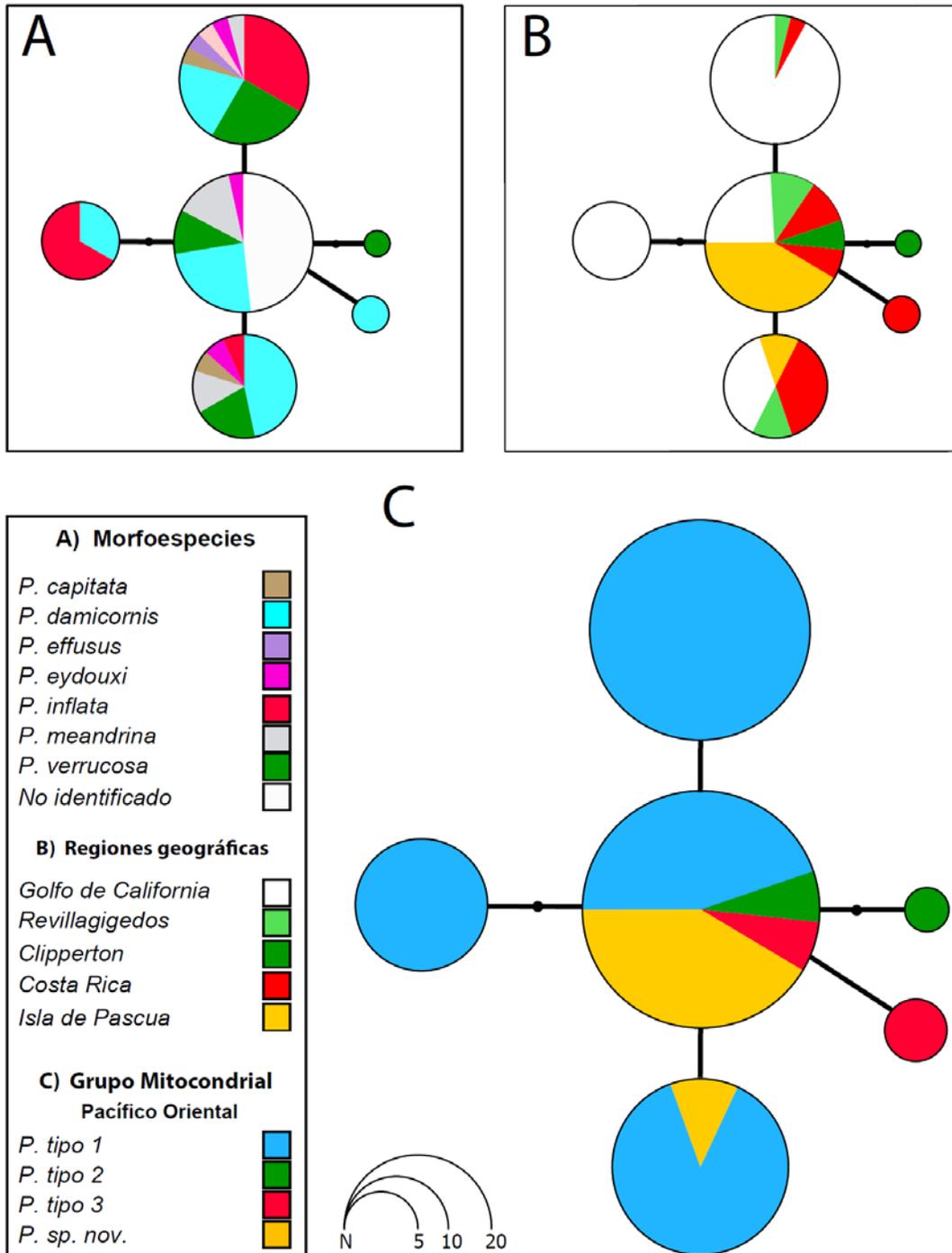
**Anexo VI.** Red haplotípica de las dos regiones mitocondriales construida mediante máxima verosimilitud. A) ORF y B) CR. Los linajes genéticos se denotan mediante diferentes colores.



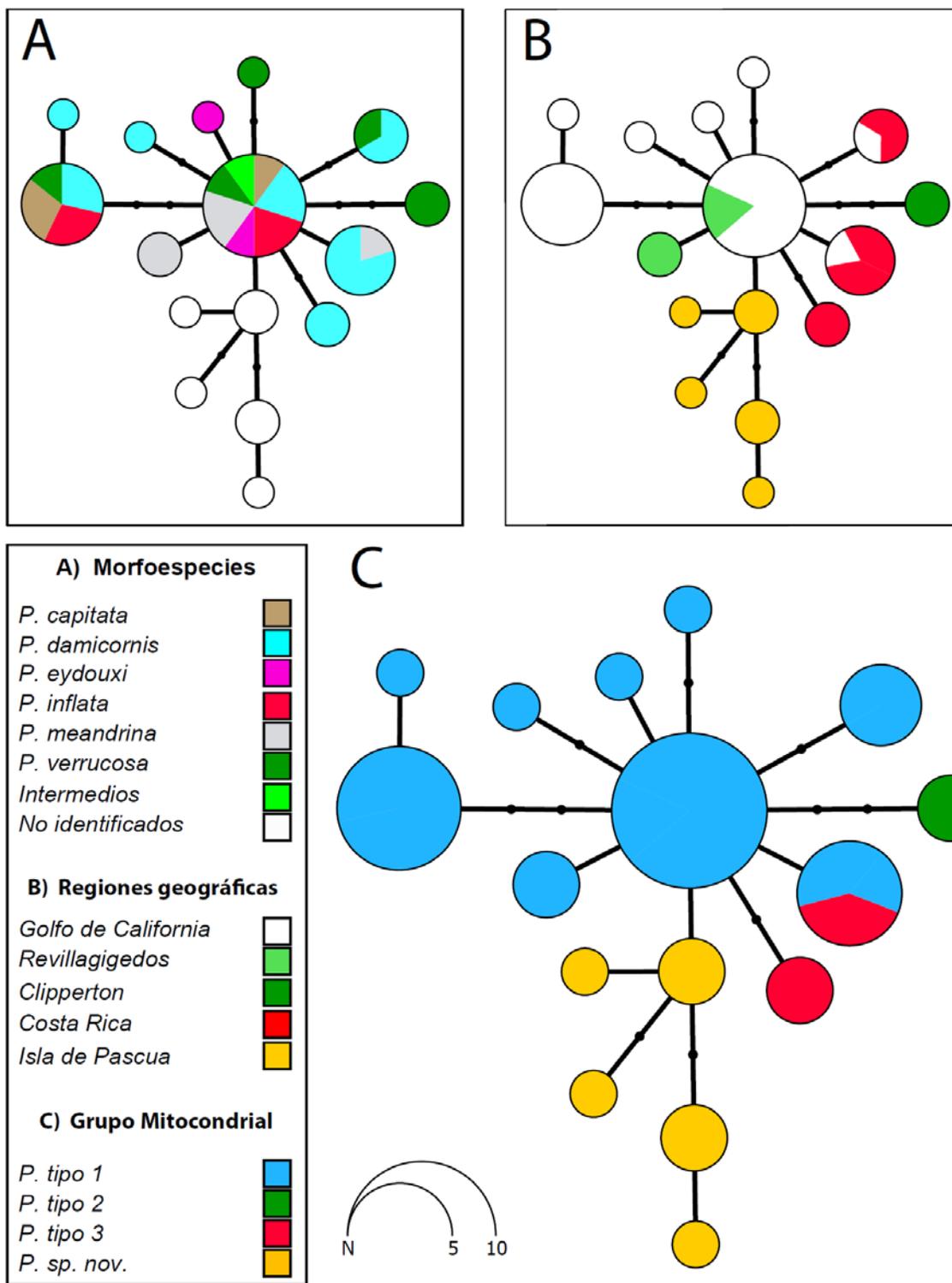
**Anexo VII.** Red haplotípica concatenada construida mediante máxima verosimilitud de dos regiones mitocondriales (ORF y CR).



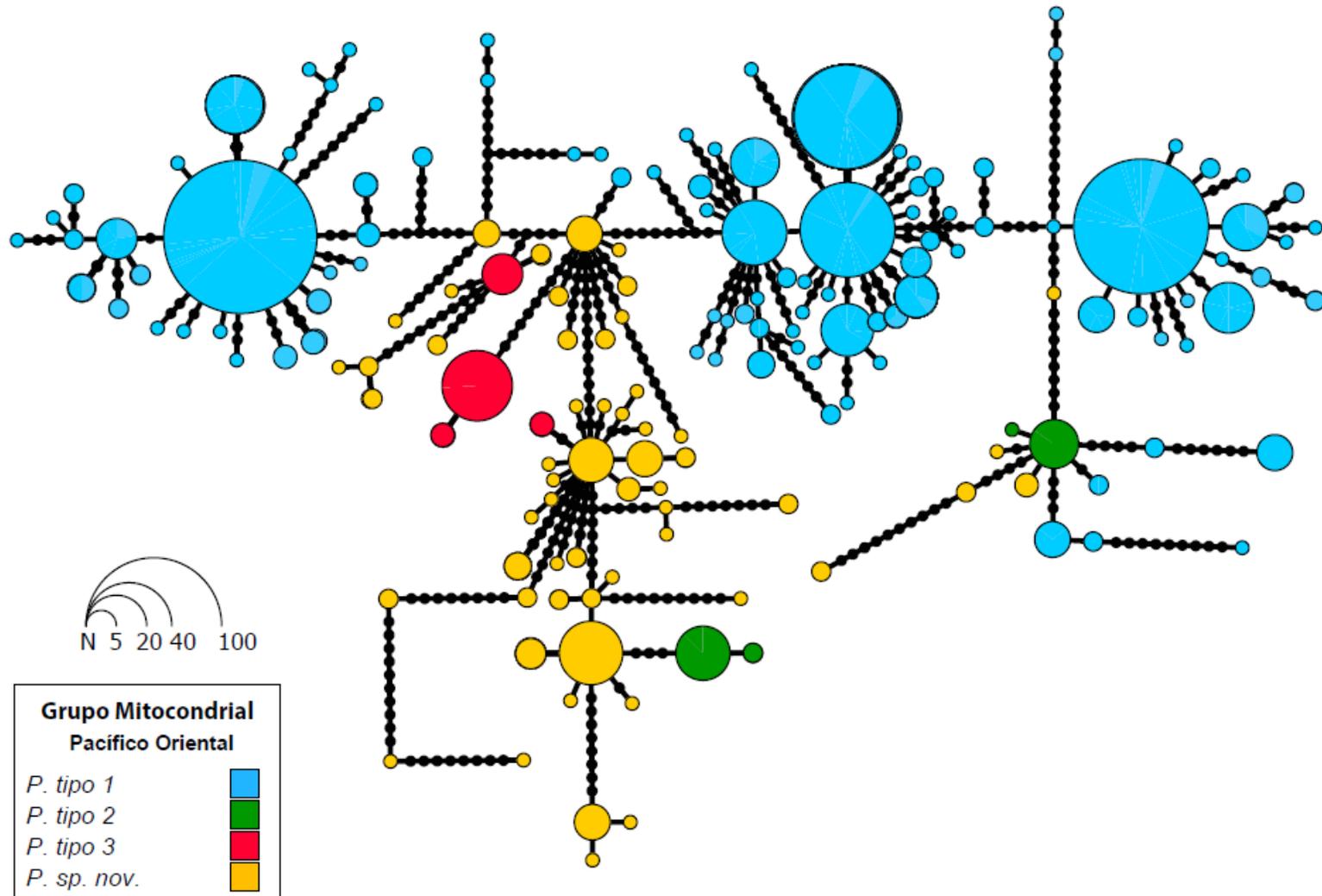
**Anexo VIII.** Red haplotípica del gen  $\beta$ -Tubulina construida mediante máxima verosimilitud.



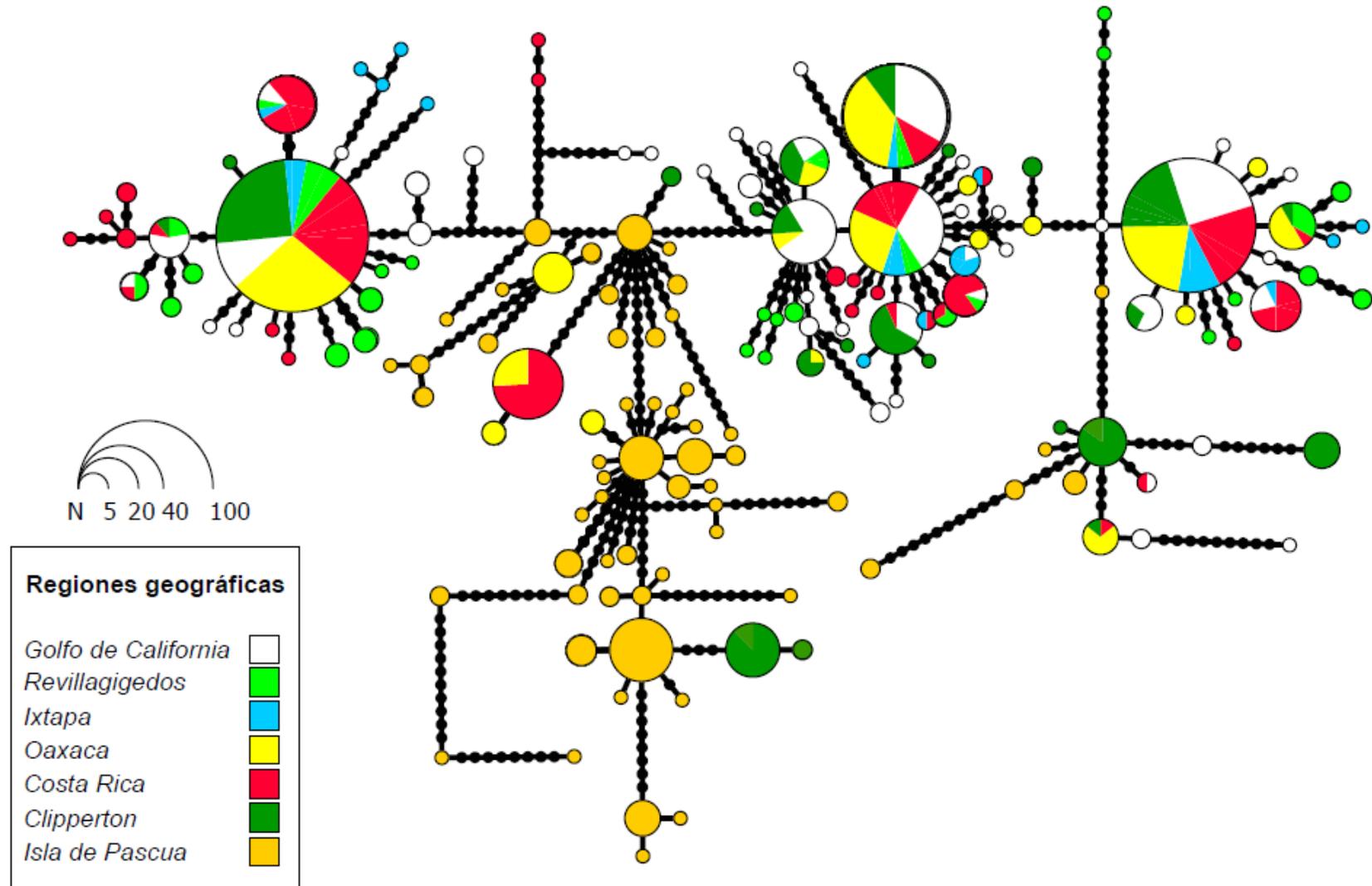
**Anexo IX.** Red haplotípica del gene MBS $\alpha$ -CA construida mediante máxima verosimilitud.



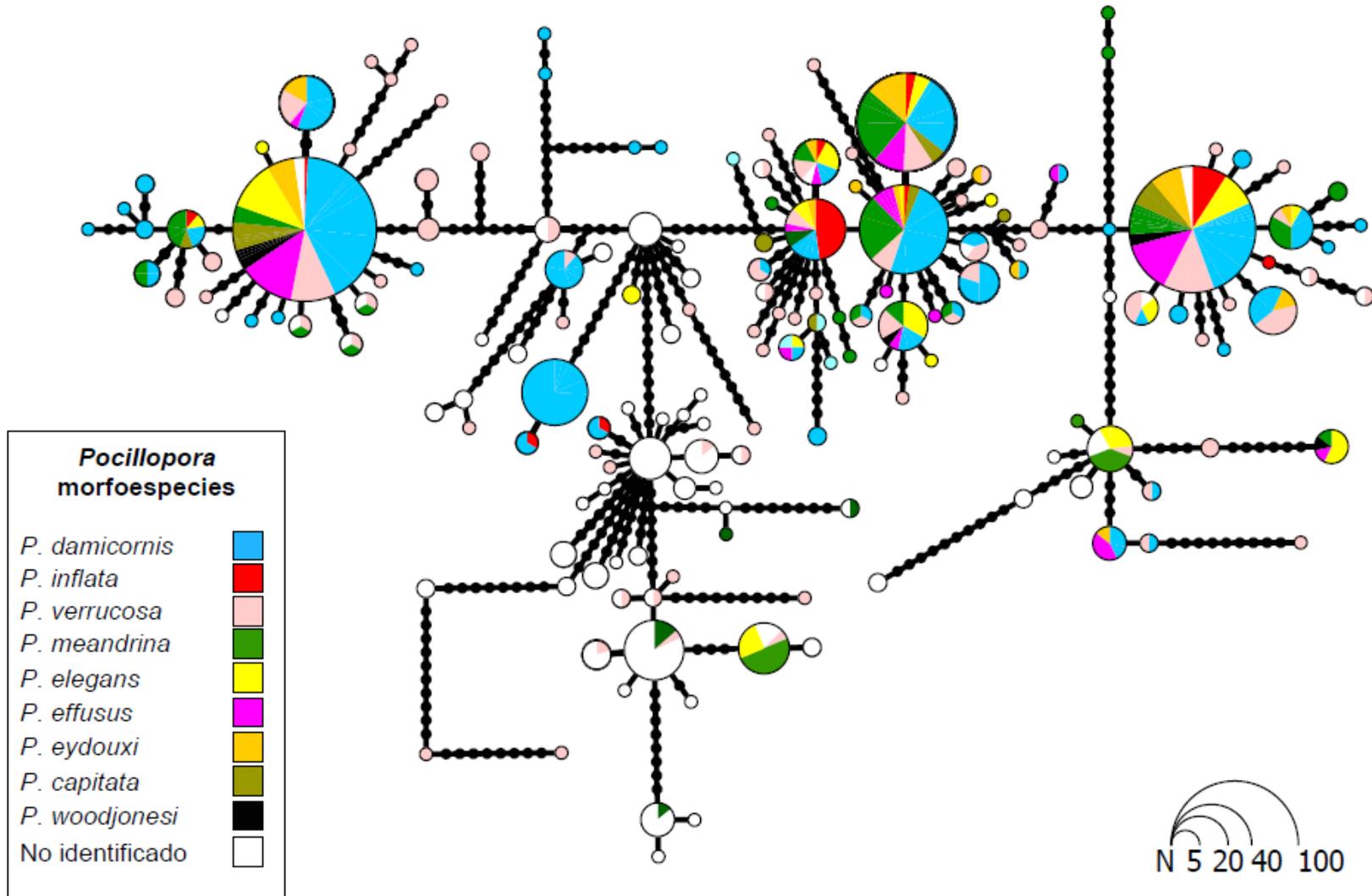
Anexo X. Red haplotípica del gene ATP- $\beta$  por linaje mitocondrial construida mediante máxima verosimilitud.



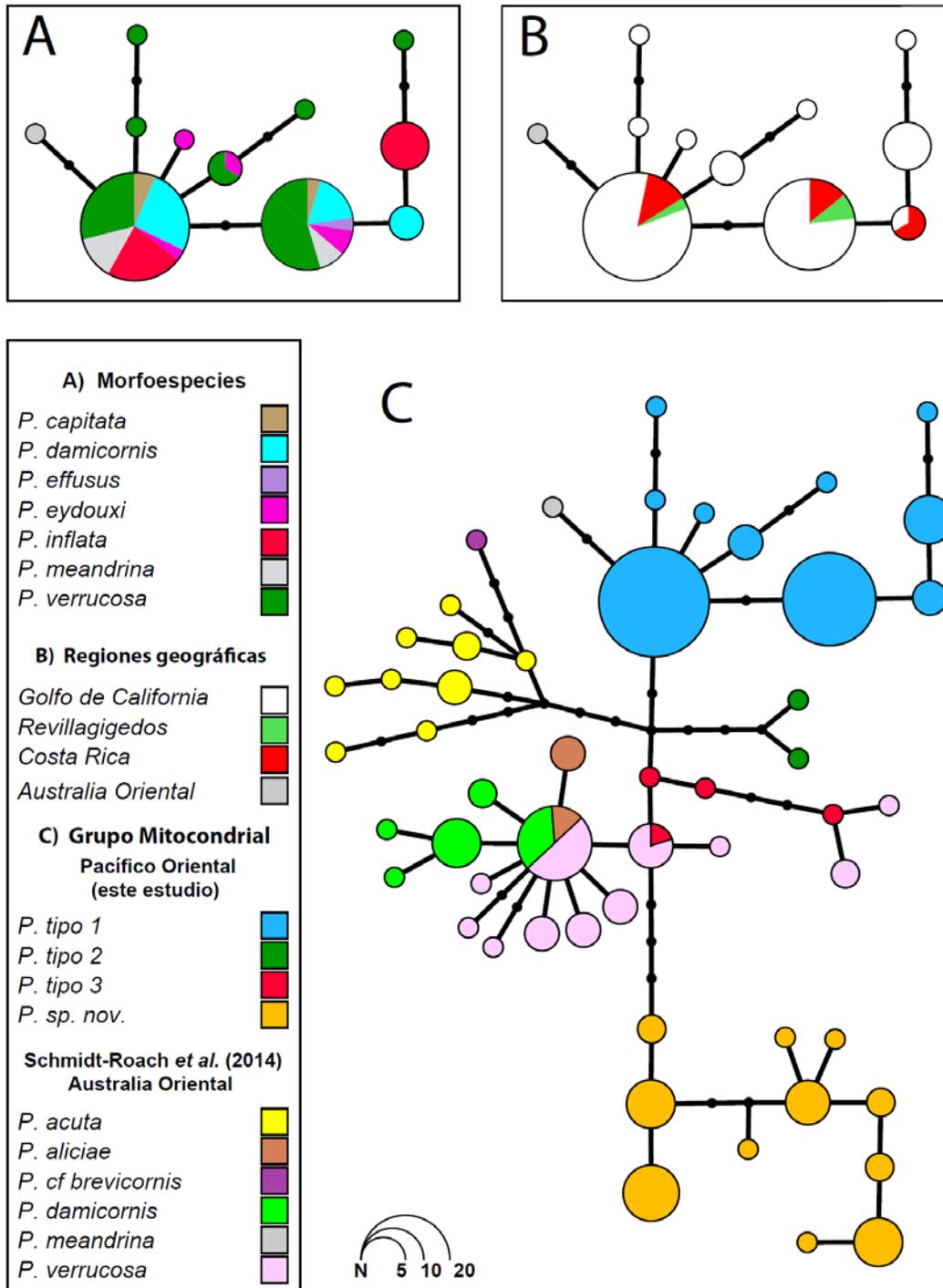
Anexo XI. Red haplotípica del gene ATP- $\beta$  por región geográfica construida mediante máxima verosimilitud.



Anexo XII. Red haplotípica del gene ATP- $\beta$  por morfoespecies construida mediante máxima verosimilitud.



**Anexo XIII.** Red haplotípica del gen HSP70 construida mediante máxima verosimilitud, mostrando la relación entre linajes del Pacífico Oriental y Australia Oriental.



**Anexo XIV.** Diversidad genética de los linajes de corales *Pocillopora* en el Pacífico Oriental y Australia Oriental.  $N$  = número de muestras (colonias),  $N_{\text{seq}}$  = número de secuencias,  $H$  = número de haplotipos,  $S$  = número de sitios polimórficos,  $h$  = diversidad haplotípica,  $\pi$  = diversidad nucleotídica.

<b>HSP70</b> (1300 pb)	<b>N</b>	<b>N<sub>seq</sub></b>	<b>H</b>	<b>S</b>	<b>H</b>	<b><math>\pi</math></b>
<b>Linajes genéticos del Pacífico Oriental (este estudio)</b>						
<i>P. Tipo 1</i>	44	70	10	9	0.703	0.0013
<i>P. Tipo 2</i>	4	4	2	2	0.667	0.0010
<i>P. Tipo 3</i>	2	4	4	4	1	0.0017
<i>P. Tipo nov.</i>	21	35	11	9	0.881	0.0019
<i>Todos</i>	71	113	27	26	0.871	0.0032
<b>Australia Oriental (datos de Schmidt-Roach <i>et al.</i>, 2014)</b>						
<i>P. acuta</i>	6	12	9	9	0.939	0.0026
<i>P. aliciae</i>	3	5	2	1	0.600	0.0004
<i>P. damicornis</i>	13	14	5	4	0.725	0.0007
<i>P. verrucosa</i>	10	21	8	10	0.838	0.0017
<i>Todos</i>	32	52	22	27	0.908	0.0035

**Anexo XV.** Porcentaje de correcta clasificación de las morfoespecies del linaje *Pocillopora* Tipo 1 a partir del análisis de discriminantes canónico. BC = Sitio con baja corriente, AC = sitio con alta corriente.

<b>Análisis de discriminantes canónico</b>	<b>Porcentaje de correcta clasificación</b>
<i>P. damicornis</i> (BC)	68.75
<i>P. verrucosa</i> (BC)	70.83
<i>P. meandrina</i> (BC)	100
<i>P. damicornis</i> (AC)	78.57
<i>P. verrucosa</i> (AC)	83.33
<i>P. meandrina</i> (AC)	23.07
<i>Total</i>	73.94

**Anexo XVI.** Pruebas estadísticas que corroboran el patrón de variación morfológica entre especies. SD = Desviación estándar.

Diferencias morfológicas entre sitios mediante la prueba de *t* de *student* en la morfoespecie de *P. damicornis*.

Carácter morfológico	<i>Isla Gaviotas</i> Mean (SD) N=16	<i>Punta Galeras</i> Mean (SD) N=14	Prueba de <i>t</i> -student (df = 28)
<i>Bd</i>	81.62 (17.90)	135.35 (21.18)	$t = -6.85, p < 0.001$
<i>AdB</i>	10.71 (1.30)	8.84 (2.75)	$t = 2.75, p < 0.01$
<i>DpB</i>	5.32 (1.73)	7.05 (0.74)	$t = -3.46, p < 0.01$
<i>BrD</i>	11.61 (1.53)	12.60 (1.78)	<i>ns</i>
<i>Sbr</i>	0.83 (0.30)	0.58 (0.17)	$t = -3.46, p < 0.01$

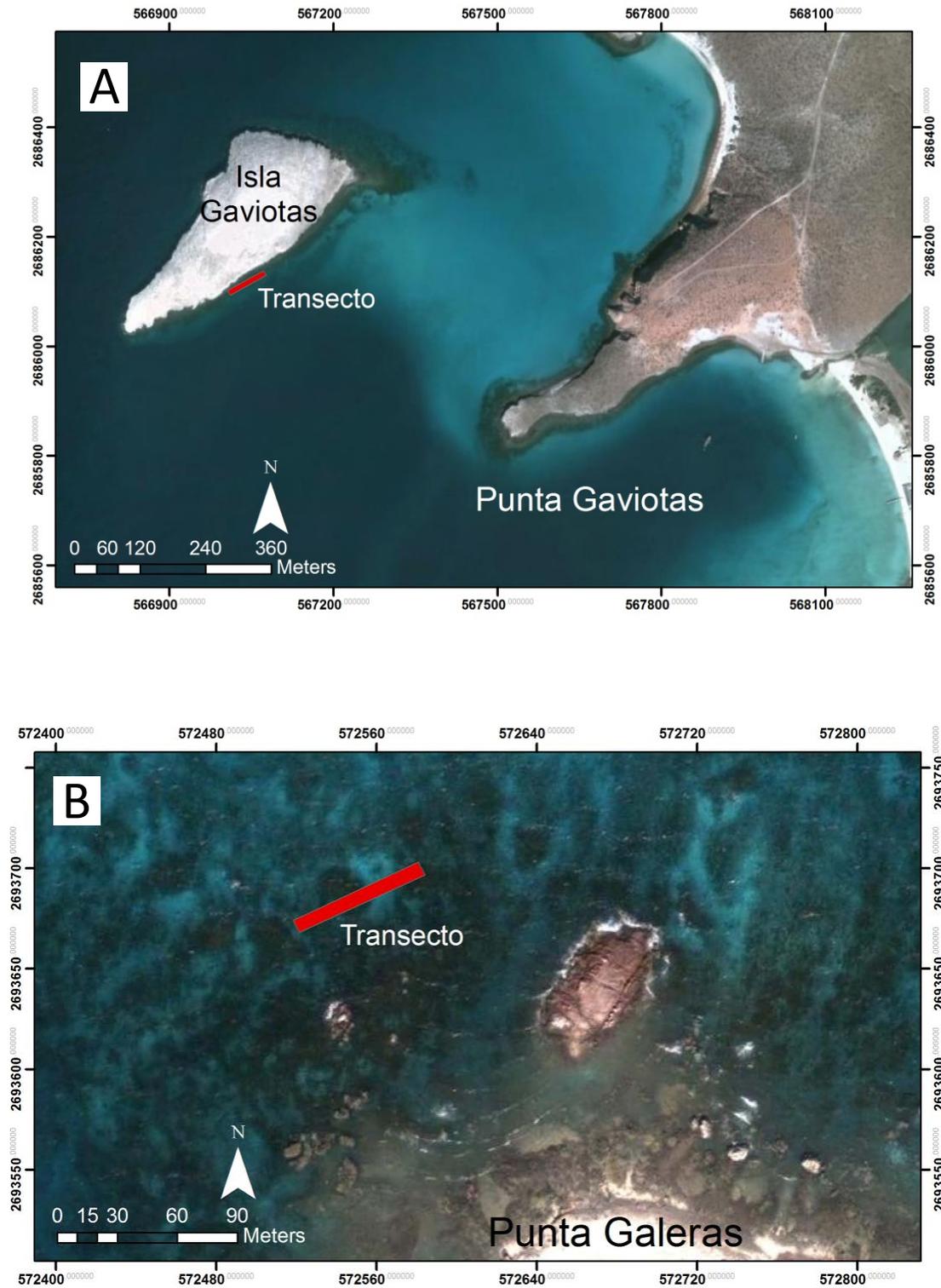
Diferencias morfológicas entre sitios mediante la prueba de *t* de *student* en la morfoespecie de *P. verrucosa*.

Carácter morfológico	<i>Isla Gaviotas</i> Mean (SD) N=24	<i>Punta Galeras</i> Mean (SD) N=36	Prueba de <i>t</i> -student (df = 58)
<i>Bd</i>	54.54 (15.54)	104.08 (30.80)	$t = -7.68, p < 0.001$
<i>AdB</i>	13.95 (2.79)	10.78 (2.50)	$t = 4.49, p < 0.001$
<i>DpB</i>	9.45 (2.89)	9.08 (1.91)	<i>ns</i>
<i>BrD</i>	16.12 (2.92)	15.05 (2.04)	<i>ns</i>
<i>Sbr</i>	0.41 (0.14)	0.36 (0.13)	<i>ns</i>

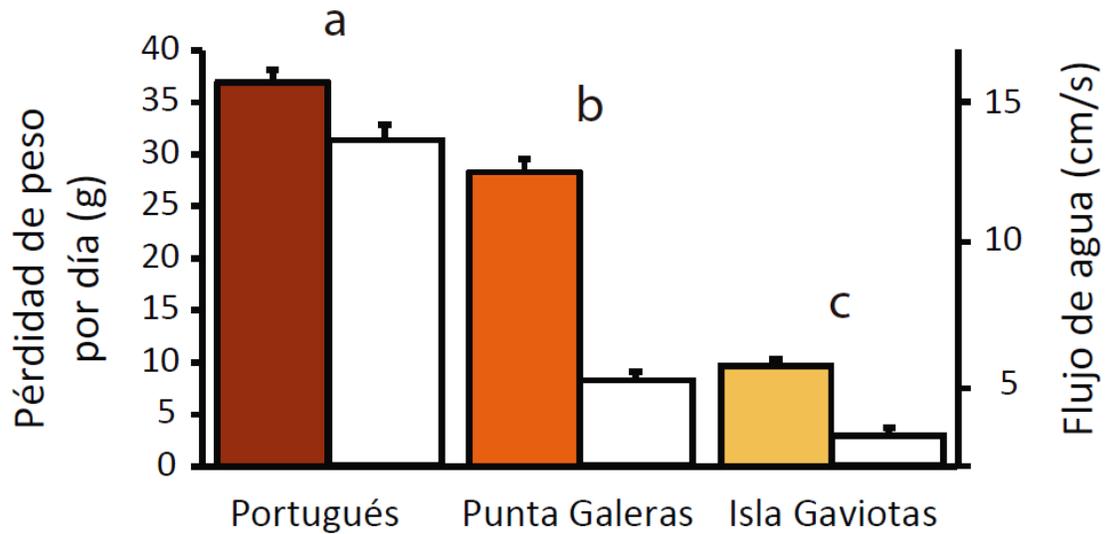
Diferencias morfológicas entre sitios mediante la prueba de *t* de *student* en la morfoespecie de *P. meandrina*.

Carácter morfológico	<i>Isla Gaviotas</i> Mean (SD) N=17	<i>Punta Galeras</i> Mean (SD) N=13	Prueba de <i>t</i> -student (df = 28)
<i>Bd</i>	39.68 (6.24)	57.30 (24.34)	$t = -2.66, p < 0.01$
<i>AdB</i>	13.42 (2.10)	12.62 (4.85)	<i>ns</i>
<i>DpB</i>	12.25 (3.39)	14.04 (5.79)	<i>ns</i>
<i>BrD</i>	20.18 (2.57)	19.41 (4.14)	<i>ns</i>
<i>Sbr</i>	0.30 (0.16)	0.26 (0.05)	<i>ns</i>

Anexo XVII. Localización de transecto en (A) Isla Gaviotas y (B) Punta Galeras.



**Anexo XVIII.** Estimaciones de corriente en tres comunidades coralinas al sur del Golfo de California. Las barras de color representan las estimaciones obtenidas a partir del promedio de la tasa de disolución de los bloques de yeso por día, mientras que las barras blancas indican la estimación de la corriente mediante el método de liberación de tinte. Todos los sitios fueron significativamente diferentes con ambos métodos (prueba *a posteriori* de Tukey  $p < 0.005$ ).

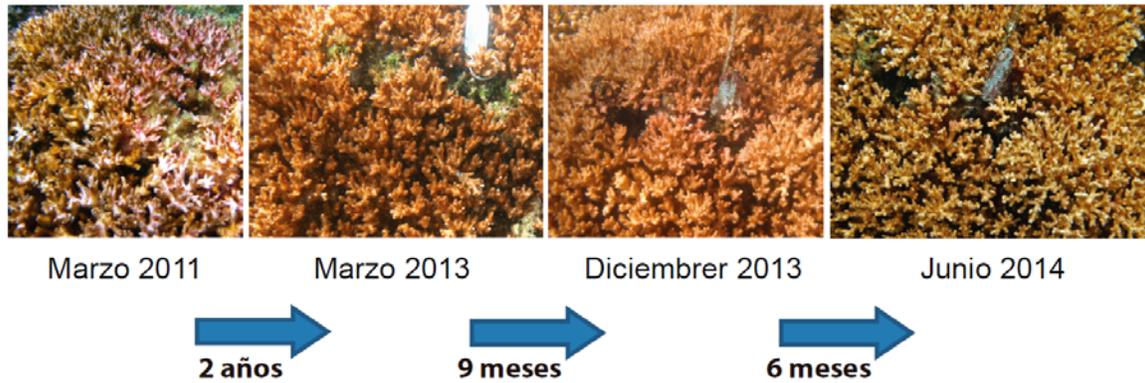


**Anexo XIX.** Resumen del análisis espacial mediante el estadístico I de Moran en las comunidades coralinas estudiadas. La marca (✓) indica autocorrelación espacial de las variables en los intervalos de distancia señalados.

Nivel	Caracter	Isla	Distancia (metros)	Punta	Distancia (metros)
Modular	morfológico	Gaviotas		Galeras	
Colonial	Dp				
	Altura	✓	6	✓	2, 5, 8, 12, 44, 55
	E°			✓	2, 16, 37, 55
	Dram	✓	2, 25, 33, 41, 50, 63		
	Porosidad	✓	2, 6, 20, 50, 63	✓	16, 31
	TRR				
Ramificación	AdB	✓	2, 6, 20, 33, 63	✓	31, 44, 55
	DpB			✓	44
	NS	✓	2, 6, 15, 50, 63		
	Sbr				

**Anexo XX.** Seguimiento *in situ* de colonias de *Pocillopora* Tipo 1. Vista de (A) colonia sin cambios y (B-C) colonias con cambios morfológicos en los sitios de baja y alta corriente al sur del Golfo de California entre marzo de 2011 y junio de 2014.

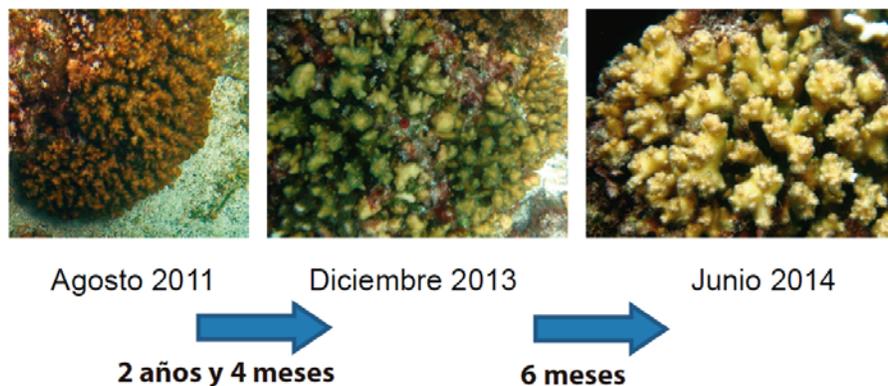
**A** *Colonias sin cambio en sitio de baja corriente (morfoespecie P. damicornis)*



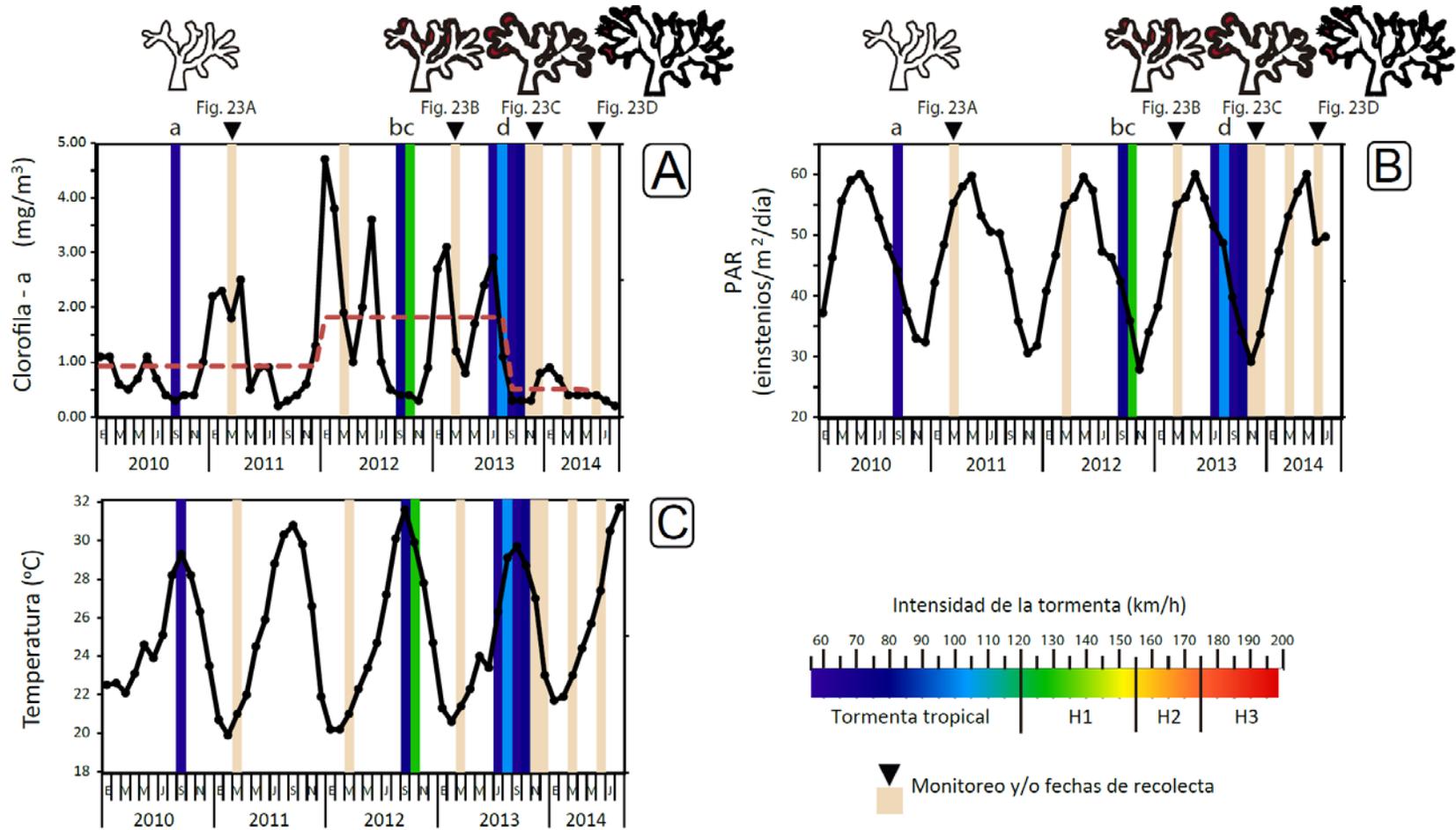
**B** *Colonia con cambios morfológicos en sitio de baja corriente (morfoespecies P. damicornis - P. inflata)*



**C** *Colonia con cambios morfológicos en sitio alta corriente (morfoespecies P. damicornis - P. inflata)*



**Anexo XXI.** Promedio mensual de (A) concentraciones de clorofila *a*, (B) radiación fotosintéticamente activa y (C) temperatura superficial del mar al sur del Golfo de California entre los años 2010 y 2014. Las barras de colores indican las fechas de monitoreo y la incidencia e intensidad de las tormentas como en la Figura 24. Las flechas indican la fecha cuando las fotos de la Figura 23 fueron tomadas (parte superior). Los nombres de las tormentas se indican con letras y se muestran en el Anexo XX. Las líneas discontinuas indican el valor de las medias ponderadas y representan un cambio abrupto de clorofila significativa ( $p < 0.0001$ ).



**Anexo XXII.** Información de las tormentas mencionadas en la Figura 24 (indicadas por letras). Dm = distancia mínima o más próxima de la tormenta de la localidad de estudio (en kilómetros).

<b>Isla Gaviotas, sur del Golfo de California (24°N) (2010-2013) (Este estudio)</b>					
<b>Letra</b>	<b>Fecha</b>	<b>Nombre de la tormenta</b>	<b>Categoría</b>	<b>Intensidad de la tormenta (km/h)</b>	<b>Dm</b>
<b>a</b>	22/09/2010	Georgette	Tormenta tropical	56	23
<b>b</b>	28/09/2012	Norman	Tormenta tropical	74	160
<b>c</b>	16/10/2012	Paul	Huracán categoría 1	130	200
<b>d</b>	09/07/2013	Erick	Tormenta tropical	65	176
	29/08/2013	Juliette	Tormenta tropical	102	86
	07/09/2013	Lorena	Tormenta tropical	65	154
	15/10/2013	Octavio	Tormenta tropical	74	189
<b>La Entrega, Oaxaca, sur del Pacífico mexicano (15°N) (1994-1997) (antes de las recolectas de Glynn 1999)</b>					
<b>Letra</b>	<b>Fecha</b>	<b>Nombre de la tormenta</b>	<b>Categoría</b>	<b>Intensidad de la tormenta (km/h)</b>	<b>Dm</b>
<b>e</b>	03/07/1996	Cristina	Tormenta tropical	90	20
<b>f</b>	03/06/1997	Andrés	Tormenta tropical	72	120
	10/06/1997	Blanca	Tormenta tropical	72	70
<b>g</b>	29/09/1997	Olaf	Tormenta tropical	63	20
<b>h</b>	08/10/1997	Pauline	Huracán categoría 3	200	33
<b>i</b>	10/11/1997	Rick	Huracán categoría 1	119	10