



Acta botánica mexicana

ISSN: 0187-7151

ISSN: 2448-7589

Instituto de Ecología A.C., Centro Regional del Bajío

Hernández, Oscar. E.; Dreckmann, Kurt M.; Núñez Resendiz, María Luisa; Senties, Abel
Patrones de distribución de la familia Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) en México

Acta botánica mexicana, núm. 128, e1994, 2021
Instituto de Ecología A.C., Centro Regional del Bajío

DOI: <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1994>

Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57466145027>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

UAEH
redalyc.org

Sistema de Información Científica Redalyc
Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso
abierto



Acta Botanica
Mexicana

Patrones de distribución de la familia Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) en México

Distribution patterns of the family Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) in Mexico

Oscar. E. Hernández^{1,3} , Kurt M. Dreckmann² , María Luisa Núñez Resendiz² , Abel Senties² 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: Solieriaceae es una familia de algas rojas marinas muy diversa y distribuida ampliamente en zonas tropicales y templadas del mundo. En México, se encuentran 21 de las 94 especies conocidas, lo que representa 23% de la diversidad a nivel mundial. A pesar del conocimiento que se tienen sobre la diversidad y distribución de las especies de esta familia en México, aún se desconocen sus aspectos biogeográficos, fundamentales para el entendimiento del arreglo y evolución en el espacio geográfico de cualquier grupo taxonómico. El objetivo del presente estudio fue identificar y describir los patrones de distribución de las especies de Solieriaceae en México, mediante un Análisis Cladístico de Distribución y Endemismo (PAE-CADE), discutir los procesos que les han dado lugar; y a partir de ello, aportar evidencia que contribuya a futuras propuestas de conservación que involucren a estos organismos.

Métodos: Mediante la definición de cuadrantes de 2° de latitud por 2° de longitud para los océanos Atlántico y Pacífico, se construyó una matriz de presencia/ausencia, a partir de la cual se realizó un análisis de PAE-CADE.

Resultados clave: Se definieron dos grandes áreas de congruencia: el océano Pacífico con tres áreas anidadas, y el océano Atlántico con cuatro áreas anidadas; todas definidas por la presencia de una o más especies restringidas. Asimismo, se detectaron una zona de convergencia biótica en el océano Pacífico y un área de endemismo en la Sonda de Campeche.

Conclusiones: Se reconoce que las costas mexicanas se componen por áreas de congruencia anidadas con una complejidad biótica; es decir, por áreas con diferente afinidad y origen biogeográfico. Sin embargo, la incorporación de información filogenética a este tipo de estudios permitirá integrarla dentro del esquema de la biogeografía evolutiva.

Palabras clave: algas rojas, área de congruencia, biogeografía, endemismo, PAE-CADE.

Abstract:

Background and Aims: Solieriaceae is a very diverse family of red algae, widely distributed in tropical and temperate areas of the world. In Mexico, there are 21 of the 94 current species, which represents 23% of the diversity worldwide. Despite the knowledge of the diversity and distribution of the species of this family in Mexico, its biogeographic aspects are still unknown, fundamental for the understanding of the arrangement and evolution in the geographic space of any taxonomic group. The objective of this study was to identify and describe the distribution patterns of the Solieriaceae species in Mexico, through a Cladistic Analysis of Distribution and Endemism (PAE-CADE), to discuss the processes that have given rise to them; and based on this, provide evidence that contributes to future conservation proposals that involve these organisms.

Methods: By defining quadrants of 2° latitude by 2° longitude in the Atlantic and Pacific oceans, a presence/absence matrix was constructed, with which a PAE-CADE analysis was performed.

Key results: Two large areas of congruence were defined: the Pacific ocean with three nested areas, and the Atlantic ocean with four nested areas; all defined by the presence of one or more restricted species. Likewise, a biotic convergence in the Pacific ocean and an area of endemism in the Campeche Bank were detected.

Conclusions: It is recognized that the Mexican coasts are composed of nested congruent areas with an intrinsic biotic complexity, i.e., by areas with different affinity and biogeographic origin. However, the incorporation of phylogenetic information to this kind of study will allow it to be integrated into the evolutionary biogeographic scheme.

Key words: biogeography, congruence area, endemism, PAE-CADE, red algae.

¹Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa, Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Apdo. postal 55-535, 09340 Cd. Mx., México.

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

³Autor para la correspondencia: oehc90@gmail.com

Recibido: 26 de octubre de 2021.

Revisado: 8 de noviembre de 2021.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 26 de noviembre de 2021.

Publicado Primero en línea: 10 de diciembre de 2021.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 128 (2021).

Citar como: Hernández, O. E., K. M. Dreckmann, M. L. Núñez Resendiz y A. Senties. 2021. Patrones de distribución de la familia Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) en México. Acta Botanica Mexicana 128: e1994. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1994>



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

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

Solieriaceae es la familia de algas rojas marinas con el mayor número de géneros en el orden Gigartinales (Núñez Resendiz et al., 2017b). Actualmente, comprende alrededor de 94 especies taxonómicamente válidas, incluidas en 18 géneros (Guiry y Guiry, 2021) y ampliamente distribuidas en aguas tropicales y templadas del mundo. Estas especies se caracterizan por poseer una médula filamentosa, tetrasporangios zonados y cistocarpos donde el gonimoblasto se desarrolla internamente a partir de una célula auxiliar (Kylin, 1956; Gabrielson y Hommersand, 1982; Gabrielson y Cheney, 1987; Hommersand y Fredericq, 1990). Son morfológicamente muy variables y en algunos casos difíciles de identificar debido a una alta plasticidad fenotípica interespecífica (Núñez Resendiz et al., 2018). Dado que en este grupo se encuentra la mayor diversidad estructural en carragenanos (estructura química formada por la mezcla de varios polisacáridos presente en la pared celular (Chiovitti et al., 2001a)), constituyen un recurso natural con alto valor económico en todo el mundo, principalmente por la producción de coloides utilizados en la industria de producción de agar (Greer y Yaphe, 1984; Freshwater et al., 1994; Chiovitti et al., 2001a, b; Watt et al., 2003).

Particularmente en México han sido registradas 21 de las 94 especies conocidas; estas se distribuyen en 11 géneros (Núñez Resendiz et al., 2017b), lo que representa 23% de su diversidad a nivel mundial. La región del país que concentra la mayor diversidad de especies es el Golfo de California (Núñez Resendiz et al., 2017b). Sin embargo, de las del Golfo de México y específicamente en la Península de Yucatán, se tiene una mejor caracterización morfológica y filogenética realizada a partir de trabajos de identificación molecular (Núñez Resendiz et al., 2017a; 2018; 2019a, b). A pesar del conocimiento que se tiene sobre la diversidad y distribución de las especies de esta familia en México, aún se desconocen sus aspectos biogeográficos, fundamentales para el entendimiento del arreglo y evolución en el espacio geográfico de cualquier grupo taxonómico. Es importante resaltar que, a nivel mundial, solo en el trabajo de Fredericq et al. (1999) se ha analizado la distribución de las especies de Solieriaceae y discutido sobre las implicaciones taxonómicas del grupo. Sin embargo, estos autores no consideraron todas las especies mexicanas, ni

se realizó una interpretación sobre sus patrones de distribución.

El Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) es un método cladístico utilizado para identificar patrones de distribución o áreas de congruencia geográfica (Rosen, 1988), basándose en la presencia de taxones compartidos derivados o restringidos (Nihei, 2006; Morrone, 2014); es decir, clados apoyados por dos o más sinapomorfías (especies restringidas) expresados en un cladograma de áreas. Mediante este análisis se han propuesto regionalizaciones que permiten categorizar áreas en términos de su biota (Escalante, 2009). Estas, al presentar una combinación única de especies resultan útiles para priorizar sitios de conservación (Posadas y Miranda-Esquivel, 1999; Vilchis et al., 2018). Este método ya ha sido utilizado y resultó ser eficaz para identificar patrones de distribución de otros grupos de macroalgas en México. Estos patrones se han podido relacionar con eventos evolutivos y ecológicos, han ayudado a proponer y priorizar áreas de conservación y a apoyar en la detección de problemáticas taxonómicas, principalmente en taxones ampliamente distribuidos (Hernández et al., 2017; Vilchis et al., 2018; Senties et al., 2019). Debido a que el análisis PAE no hace uso de las relaciones filogenéticas de los organismos, se ha propuesto una modificación conocida como Análisis Cladístico de Distribución y Endemismo (CADE, por sus siglas en inglés), que consiste en utilizar la distribución geográfica de taxones supraespecíficos con el objetivo de conseguir una mejor señal biogeográfica a partir de relaciones históricas entre áreas (Cracraft, 1991; Porzecanski y Cracraft, 2005). Dado lo anterior, el objetivo del presente estudio fue identificar y describir los patrones de distribución de las especies de Solieriaceae en México mediante un análisis de PAE-CADE, discutir los procesos que les han dado lugar y, a partir de ello, aportar evidencia que contribuya a futuras propuestas de conservación que involucren a estos organismos.

Materiales y Métodos

Registros de especies

A partir de literatura especializada y catálogos compilatorios (Dreckmann, 1998; Littler y Littler, 2000; Ortega et al., 2001; Fredericq et al., 2009; Norris et al., 2017; Núñez Resendiz et al., 2017b, 2018, 2019a, b; García-García et al.,



2020; Pedroche y Senties, 2020), se realizó una revisión bibliográfica para obtener los registros geográficos de las especies de Solieriaceae en México, incluyendo aquellos de Carolina del Norte, Texas y Florida, en los Estados Unidos de América, debido a que existen menos registros para el Atlántico mexicano (Fredericq et al., 2009). En la figura 1 se muestran algunas especies de la familia Solieriaceae.

Análisis biogeográfico

Para el análisis de PAE se trazó sobre un mapa de México una cuadrícula de 2° de latitud por 2° de longitud con el programa QGIS v. 2.2.0 (QGIS Development Team, 2021). En la figura 2 se muestran y nombran aquellos cuadrantes que contuvieron al menos un registro de especies de Solieriaceae. *Wurdeimannia miniata* (Sprengel) Feldmann & Hamel no fue tomada en cuenta en el análisis, debido a que está ampliamente distribuida en las costas del país, lo cual puede oscurecer los patrones de distribución. A partir de la información anterior, se construyó una matriz de cuadrantes (filas) vs. especies (columnas), codificando con “1” la presencia y con “0” la ausencia de las especies en cada cuadrante; también se incorporó un área hipotética para el enraizamiento del árbol, que se codificó con solo “0” (Apéndice). La modificación de PAE-CADE consistió en agregar cuatro nuevas columnas con la información geográfica de géneros con dos o más especies registradas (*Agardhiella* F. Schmitz, *Gardneriella* Kylin, *Sarcodiotheca* Kylin y *Solieria* J. Agardh). Esta matriz se analizó con el algoritmo NONA (Goloboff, 1993) en la interfaz WinClada v. 1.00.08 (Nixon, 2002), bajo una rutina de máxima parsimonia y usando la opción de búsqueda heurística y una estrategia TBR+TBR (Tree Bisection and Reconnection + Tree Bisection and Reconnection). Para resumir la información de los árboles más parsimoniosos se obtuvo un cladograma de consenso estricto en la misma interfaz. Las áreas de congruencia fueron definidas para clados o cuadrantes que presentaran al menos dos sinapomorfías. Adicionalmente, se consideraron grupos con una sola especie restringida, con el objetivo de reconocer otros patrones de distribución.

Resultados

Los nueve árboles más parsimoniosos, resultado del PAE-CADE, se resumen en el árbol de consenso que se muestra

en la figura 3 (longitud=39, índice de consistencia=0.56, índice de retención=0.78). En él se definieron dos áreas de congruencia anidadas basadas en especies restringidas: océano Pacífico y océano Atlántico (Fig. 2; Cuadro 1). El área más inclusiva de la primera de ellas abarca todos los cuadrantes que involucran al Pacífico subtropical mexicano (I). Anidadas dentro de esta se encuentran tres áreas compuestas por cuadrantes que comprenden las costas de Nayarit (II), el noroeste de la Península de Baja California (III) y el Golfo de California (IV). La segunda de ellas abarca todos los cuadrantes utilizados para el océano Atlántico como área más inclusiva (V). A su vez, dentro de esta se definieron cuatro áreas anidadas: Atlántico mexicano, sur de Florida y las costas de Carolina del Norte (VI); Caribe mexicano (VII); Costas de Campeche, sur de Florida y Carolina del Norte (VIII) y costas de Campeche (IX).

Discusión

A partir de los resultados obtenidos con el PAE-CADE se distinguieron dos grandes áreas de congruencia: una para el océano Pacífico y la otra para el océano Atlántico (Fig. 2). Cada una muestra una estructura jerárquica de áreas anidadas delimitadas por sus especies restringidas. Estas dos grandes áreas de congruencia han sido el resultado del aislamiento provocado por el surgimiento del Istmo Centroamericano hace aproximadamente 20 millones de años, que es considerado uno de los últimos eventos del cierre del mar Tetis (Cowman y Bellwood, 2013; Hou y Li, 2018).

En la literatura ha sido ampliamente reportado que en el océano Pacífico existen dos patrones generales de distribución que muestran convergencia en México (Spalding et al., 2007). El primero de ellos está conformado por taxones con afinidad hacia los climas templados que presentan un intervalo de distribución desde la Península de Baja California hasta Asia. El segundo consiste en especies con afinidad a climas tropicales cuyo intervalo de distribución va desde el sur de la Península de Baja California hasta Ecuador. Analizando la distribución de las especies de la familia Solieriaceae en México, así como su distribución fuera del país, es claro que algunas siguen estos patrones de distribución. Por ejemplo, el área de distribución de *Agardhiella coulteri* (Harvey) Setchell, *Gardneriella tubifera* Kylin, *Sarcodiotheca dichotoma* (M. Howe) E.Y. Dawson



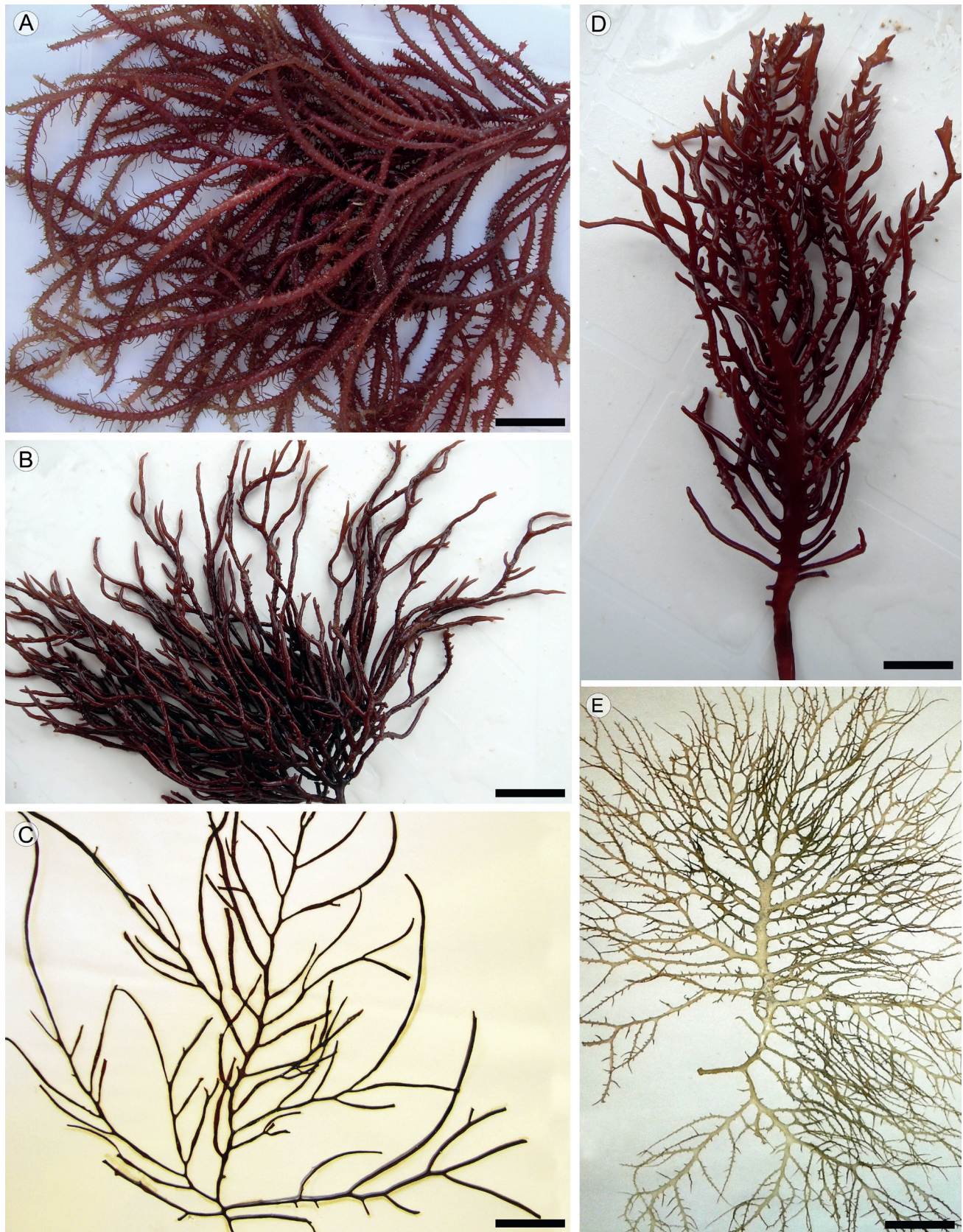


Figura 1: Algunas especies de Solieriaceae con distribución en las costas mexicanas. A. *Eucheumatopsis isiformis* (C. Agardh) Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties (foto de campo, Puerto Progreso, Yucatán; 31.I.2018); B. *Meristotheca spinella* Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties (foto de campo, Bahía de Tortuga, Campeche; 9.IX.2018); C. *Tepoztequiella rhizoidea* Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties (UAMIZ-1258). D. *Meristotheca cylindrica* Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties (foto de campo, Bahía de Tortuga, Campeche, 9.IX.2018); E. *Meristotheca gelidium* (J. Agardh) E.J. Faye & M. Masuda (UAMIZ-979). Escala: 2 cm.

y *Sarcodiotheca gaudichaudii* (Montagne) P.W. Gabrielson se extienden desde las costas de la Península de Baja California hasta Alaska; mientras que *Sarcodiotheca furcata* (Setchell & N.L. Gardner) Kylin, *Sarcodiotheca taylorii* E.Y. Dawson y *Sarcodiotheca ecuadoreana* W.R. Taylor muestran una afinidad tropical y se distribuyen desde Nayarit hasta Ecuador (Guiry y Guiry, 2021). De acuerdo con las áreas identificadas en este trabajo, mediante el PAE-CADE, se ha podido detectar una diferenciación biótica entre el noroeste de Baja California (P1, P2, P3) y el Golfo de California (P7, P8, P9), previamente reportada en la literatura y sustentada por la distribución de otros organismos marinos costeros (Pedroche y Silva, 1996; Arriaga-Cabrera et al., 1998; Aguilar-Aguilar y Contreras-Medina, 2001; Kerswell, 2006; Briggs y Bowen, 2012, 2013).

Los patrones de distribución detectados en este trabajo para el océano Pacífico, a partir de la distribución de las especies de la familia Solieriaceae en México, sustentan la hipótesis de que en el país podría encontrarse una zona de transición, o nodo biogeográfico, ubicada al sur de la Península de Baja California (Aguilar-Aguilar y Contreras-Medina, 2001). Esto resulta del encuentro o convergencia de dos grandes biotas, una procedente del Pacífico Norte Templado y otra del Pacífico tropical americano. Para la familia, esta zona también representa el área con mayor riqueza específica en el país (Núñez Resendiz et al., 2017b). Los patrones descritos arriba también han sido encontrados para otros grupos de organismos como crustáceos, arácnidos, peces, esponjas, mamíferos marinos y plantas (Aguilar-Aguilar y Contreras, 2001; Grehan, 2001; Briggs y

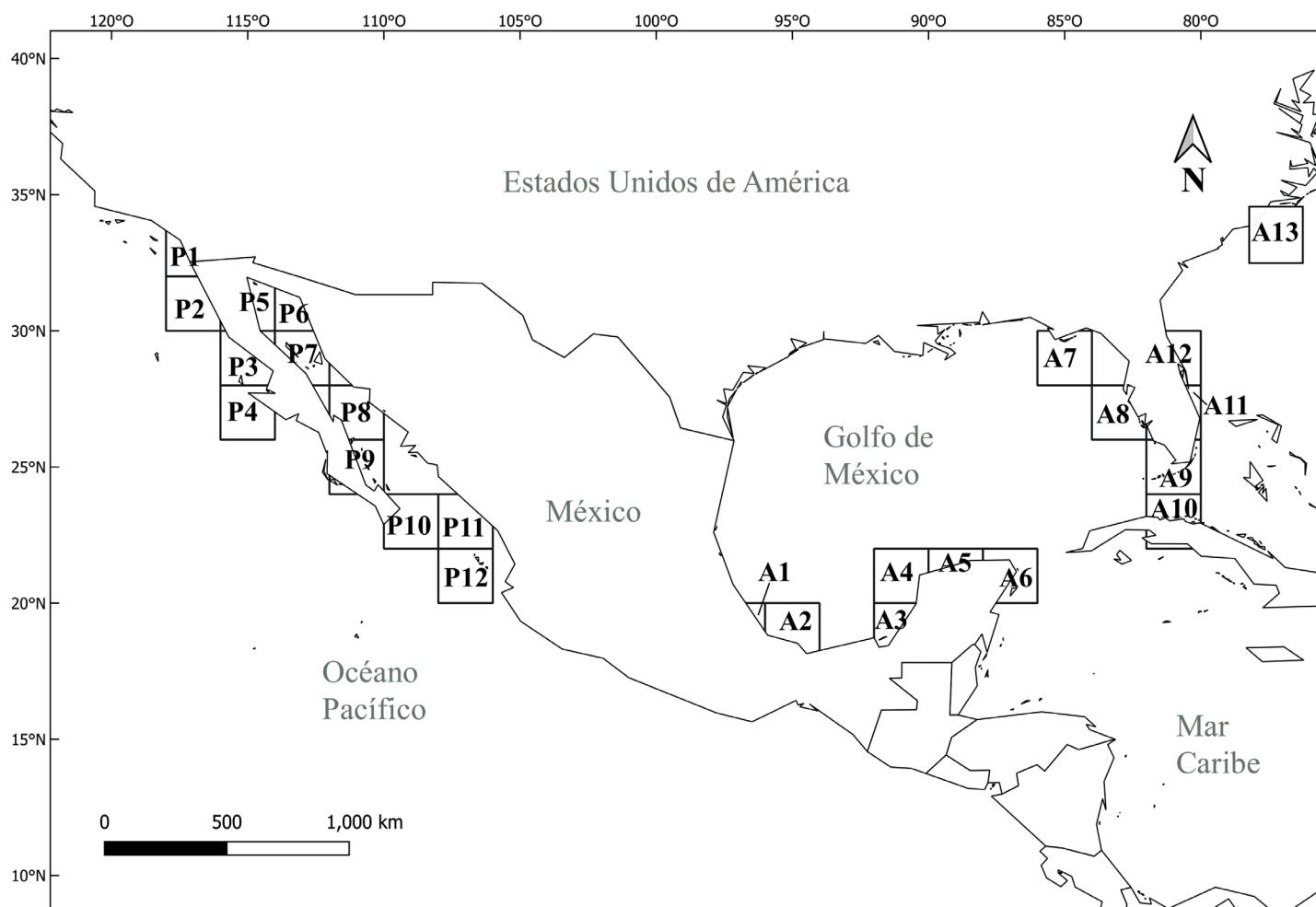


Figura 2: Mapa donde se muestran los cuadrantes de 2° de latitud por 2° de longitud utilizados en el análisis de PAE-CADE.



Bowen, 2013). Por otro lado, los resultados revelaron las preferencias de las especies mexicanas de Solieriaceae, que conforman a la flora del Pacífico, para establecerse en ambientes templados donde tanto la temperatura del agua como la profundidad y el sustrato juegan un papel importante en el desarrollo y mantenimiento de las poblaciones, que se ubican en sitios profundos, fríos, arenosos y poco expuestos a oleaje intenso (Pedroche y Senties, 2003; 2020). Esto responde en gran parte a la biología del grupo,

ya que estas especies suelen alcanzar tallas superiores a 20 cm de longitud (Núñez Resendiz et al., 2017b), lo cual no es común en las especies de macroalgas que se distribuyen típicamente en el Pacífico tropical mexicano, cuyas tallas en general son menores a 10 cm de longitud, como respuesta a la predominancia de ambientes rocosos y con alta exposición al oleaje intenso, situación que limita su crecimiento (Mendoza-González et al., 2018).

En el océano Atlántico se observaron diferencias entre el Caribe mexicano (A6) definido por *Flahaultia tegetiformans* W.R. Taylor y las costas de Campeche, Florida y Carolina del Norte (A3, A8, A9 y A13), definida por *Meristotheca gelidium* (J. Agardh) E.J. Faye & M. Masuda. Dentro de esta última área se observó un anidamiento más que incluye solo al cuadrante A3, correspondiente al estado de Campeche, sustentado por tres especies exclusivas: *Meristotheca cylindrica* M.L. Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties, *Meristotheca spinella* Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties y *Tepoztequiella rhizoidea* Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties que, hasta ahora, son reconocidas como especies endémicas mexicanas. Es importante resaltar que, para otros grupos de algas rojas, también se han registrado especies endémicas en esta zona (Dreckmann et al., 2018; Núñez Resendiz et al., 2020). Estos endemismos pueden deberse al aislamiento geográfico de la Sonda de Campeche, que es resultado de la emersión de la Península de Yucatán (hace aproximadamente 3 millones de años) y que genera un patrón de corrientes dentro del Golfo de México, lo cual permite, a partir de la corriente de Lazo, una comunicación entre el Caribe y las costas de Tamaulipas, Veracruz y Tabasco, sin tocar las costas de Campeche, lo que le ha permitido tener características bióticas y ambientales únicas (Vilchis et al., 2018). Otra diferencia biótica encontrada para el océano Atlántico es la que se observa entre el Golfo de México y el Caribe mexicano, y que muestra una congruencia con los patrones de distribución identificados por Vilchis et al. (2018) tras el análisis de la distribución de grandes macroalgas. De acuerdo con esta propuesta, *Flahaultia tegetiformans*, la cual definió al Caribe mexicano, se distribuye fuera de México hasta el Caribe colombiano; mientras que la mayoría de las especies del Golfo de México quedaron restringidas desde el estado de Yucatán hasta Carolina del Norte (Guiry y Guiry, 2021).

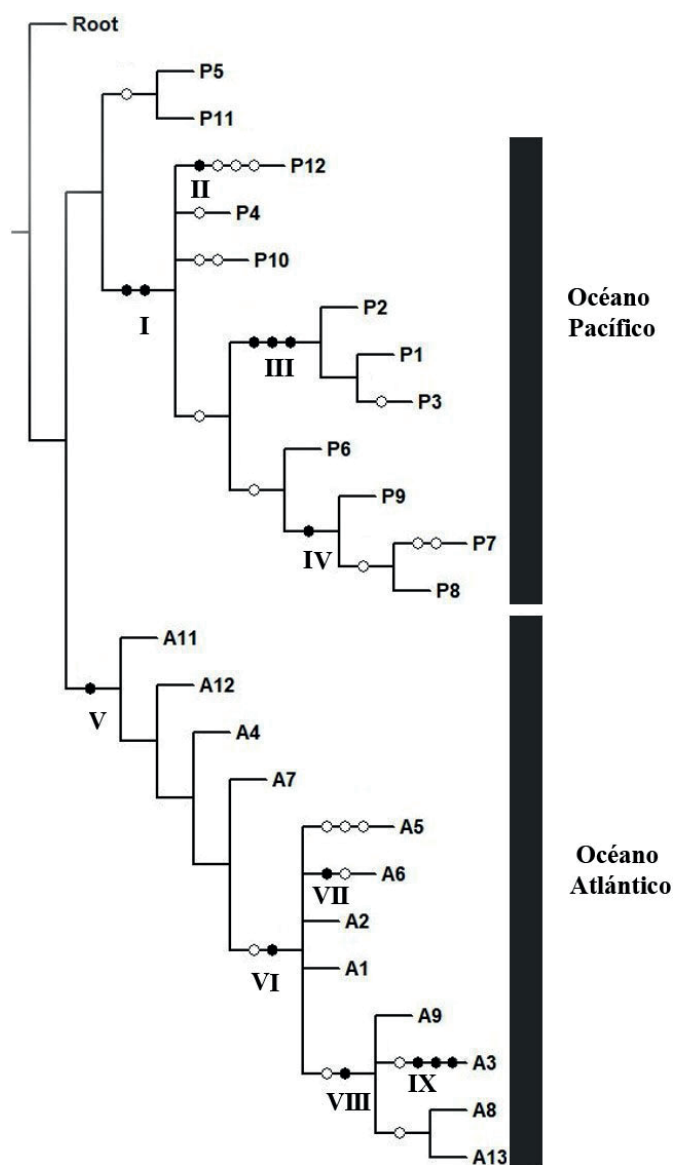


Figura 3: Cladograma de área (consenso estricto) mostrando los nueve grupos definidos para las especies de Solieriaceae en México, determinadas por la presencia de especies restringidas (puntos negros) (ver Cuadro 1). Los puntos blancos representan estados homoplásicos.

Cuadro 1: Especies restringidas de la familia Solieriaceae que definieron el anidamiento en las dos grandes áreas de congruencia en el PAE-CADE. Pacífico subtropical mexicano (I), Nayarit (II), noroeste de la Península de Baja California (III), Golfo de California (IV), océano Atlántico (V), sur de Florida y las costas de Carolina del Norte (VI), Caribe mexicano (VII), costas de Campeche, sur de Florida y Carolina del Norte (VIII), y costas de Campeche (IX).

Grupo	Cuadrantes	Especies restringidas
I	P1, P2, P3, P4, P6, P7, P8, P9, P10, P12	<i>Sarcodiotheca gaudichaudii</i> (Montagne) P.W. Gabrielson
II	P12	<i>Sarcodiotheca ecuadoreana</i> W.R. Taylor
III	P1, P2, P3	<i>Agardhiella coulteri</i> (Harvey) Setchell y <i>Gardneriella tubifera</i> Kylin
IV	P7, P8, P9	<i>Sarcodiotheca dichotoma</i> (M. Howe) E.Y. Dawson
V	Todos los definidos para el Atlántico	<i>Eucheumatopsis isiformis</i> (C. Agardh) Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties
VI	A1, A2, A3, A5, A6, A8, A9, A13	<i>Agardhiella subulata</i> (C. Agardh) Kraft & M.J. Wynne
VII	A6	<i>Flahaultia tegetiformans</i> W.R. Taylor
VIII	A3, A8, A9, A13	<i>Meristotheca gelidium</i> (C. Agardh) E.J. Faye & M. Masuda
IX	A3	<i>Meristotheca cylindrica</i> M.L. Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties, <i>M. spinella</i> Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties y <i>Tepoztequiella rizhoidea</i> Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties

Los patrones descritos anteriormente revelaron que, al igual que las especies de Solieriaceae que conforman a la flora del Pacífico y el Atlántico mexicanos, estas especies también prefieren establecerse en aguas profundas y con sustratos arenosos. La diferencia más importante entre estas dos regiones estuvo determinada por la temperatura del agua, mientras que las especies en el océano Pacífico muestran preferencia por un clima templado; en el océano Atlántico la preferencia es hacia un clima tropical. En la primera región, la principal limitante para el establecimiento de estas poblaciones, en un clima tropical, es la intensidad del oleaje; mientras que, en la segunda región, estas especies pueden establecerse y mantenerse en aguas de 10 y hasta 20 m de profundidad, sin estar expuestas al oleaje intenso. Particularmente en Campeche, la mezcla entre clima tropical y aguas tranquilas les permiten a las especies alcanzar tallas de hasta 70 cm en longitud, como en el caso de *Eucheumatopsis isiformis* (C. Agardh) Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties (Núñez Resendiz et al., 2019b), la

cual está abundantemente presente en los arribazones de la zona durante todo el año (Núñez Resendiz et al., 2019c). En este sitio la intensidad del oleaje es baja y en caso de desprender las plantas, no lo hace desde la base, por lo que solo es arrojada la porción media y la apical del talo, lo que permite que continúen creciendo a partir del estípite que se quedó bajo el agua; esto le proporciona a la zona un carácter de autosustentabilidad (Castillo-Arenas y Dreckmann, 1995).

En términos generales, se observó una clara delimitación de los géneros con distribución en el océano Pacífico respecto de aquellos con distribución en el Atlántico, siendo *Agardhiella* el único con especies en ambos: *Agardhiella ramosissima* (Harvey) Kylin y *Agardhiella subulata* en el Atlántico, y *Agardhiella coulteri* y *Agardhiella mexicana* E.Y. Dawson en el Pacífico. Por otro lado, *Wurdemannia miniata* fue la única especie que presentó una distribución disyunta. Sugerimos que debe ser reevaluada en términos filogenéticos, ya que al estar su localidad tipo cerca de Montpellier,



en las costas francesas mediterráneas (Lipkin y Silva, 2002), es muy posible que su registro en México, principalmente en el Pacífico Norte, corresponda con una identificación errónea. Aunque en las costas mexicanas *Sarcodiotheca dichotoma* no presenta distribución anfiocéánica, fuera de México ha sido registrada en Martinica (Delnatte y Wynne, 2016) en el Atlántico occidental, y en Colombia (Díaz-Pulido y Díaz-Ruiz, 2003). Siendo el Golfo de California su localidad tipo, con una afinidad completamente templada, se sugiere que dichos registros deben ser igualmente reevaluados mediante evidencia molecular. Para el caso de *Agardhiella subulata* y *Solieria filiformis* (Kützinger) Gabrielson, en las costas mexicanas no son anfiocéánicas; sin embargo, fuera de México presentan una distribución casi cosmopolita. Al respecto, Verlaque et al. (2015) sugieren que estas especies fueron introducidas accidentalmente en el mar Mediterráneo y que es necesario realizar una evaluación molecular para confirmar su identidad taxonómica y/o posible introducción.

Conclusiones

A partir del análisis de los patrones de distribución de la familia Solieriaceae, llevado a cabo en este estudio, se ha podido reconocer que las costas mexicanas se componen por áreas de congruencia anidadas con una complejidad biótica; es decir, por áreas con diferente afinidad y origen biogeográfico tanto en el océano Pacífico, como el Atlántico. Se sugiere que esta composición puede deberse a la convergencia de regiones biogeográficas, provocando así que no solo los valores de riqueza de especies pueden ser considerablemente altos para Solieriaceae y otros grupos de organismos marinos, sino también se tengan especies con diferentes historias espaciales. Además, se ha definido que la Sonda de Campeche es un área con especies endémicas de la familia y que procesos de aislamiento geográfico, producido por la historia geológica del país, le permiten ser un centro de endemismos. Sin embargo, la incorporación de información filogenética a este tipo de estudios permitirá en un futuro complementar esta hipótesis biogeográfica, y no solo reconocer congruencias entre las áreas de distribución en el espacio geográfico, sino también en el tiempo, integrando esta información dentro del esquema de la biogeografía evolutiva. Cabe resaltar que este tipo de he-

rramientas son potencialmente útiles para incorporar a las especies de Solieriaceae en planes de conservación, principalmente por ayudar a definir áreas prioritarias por sus endemismos y riqueza de especies. Para el caso de esta familia, la Sonda de Campeche podría ser incorporada, debido a sus especies endémicas, a los sitios prioritarios para la conservación propuestos por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP).

Contribución de autores

OEH realizó e interpretó los análisis. OEH, KMD, MLNR y AS contribuyeron al diseño del estudio, redacción y edición del manuscrito.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por los proyectos UAMI-CBS2019-2022: sesión 15.18-281118 y UAMI-CA-117, Programa para el Desarrollo Profesional Docente de la Secretaría de Educación Pública (PRODEP-SEP) y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través de la beca otorgada para realizar los estudios de posgrado (No. 302024) a OEH.

Agradecimientos

A los revisores anónimos por su importante contribución para mejorar el manuscrito en su versión actual.

Literatura citada

- Aguilar-Aguilar, R. y R. Contreras-Medina. 2001. La distribución de los mamíferos marinos en México: un enfoque panbiogeográfico. In: Llorente-Bousquets J. E. y J. J. Morrone (eds.). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. Pp. 213-219.
- Arriaga-Cabrera, L., E. Vázquez Domínguez, J. González-Cano, R. Jiménez-Rosenberg, E. Muñoz-López y V. Aguilar-Sierra. 1998. Regiones marinas prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Cd. Mx., México. 198 pp.
- Briggs, J. C. y B. W. Bowen. 2012. A realignment of marine biogeographic provinces with particular reference to fish



- distribution. *Journal of Biogeography* 39(1): 12-30. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02613.x>
- Briggs, J. C. y B. W. Bowen. 2013. Marine shelf habitat: biogeography and evolution. *Journal of Biogeography* 40(6): 1023-1035. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12082>
- Castillo-Arenas, G. y K. M. Dreckmann. 1995. Composición taxonómica de las arribazones algales en el Caribe Mexicano. *Cryptogamie Algologie* 16: 115-123.
- Chiovitti, A., G. T. Kraft, A. Bacic y M. L. Liao. 2001a. Gelling polysaccharides from Australian seaweeds: research and potential. *Marine and Freshwater Research* 52(7): 917-953. DOI: <https://doi.org/10.1071/MF01028>
- Chiovitti, A., G. T. Kraft, A. Bacic, D. J. Craik y M. L. Liao. 2001b. Chemistry, properties, and phylogenetic implications of the methylated carrageenans from red algae of the genus *Areschougia* (Areschougiaceae, Gigartinales, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 37(6): 1127-1137. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.01086.x>
- Cowman, P. F. y D. R. Bellwood. 2013. Vicariance across major marine biogeographic barriers: temporal concordance and the relative intensity of hard versus soft barriers. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 1-8. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1541>
- Cracraft, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany* 4(1): 211-227. DOI: <https://doi.org/10.1071/SB9910211>
- Delnatte, C. y M. J. Wynne. 2016. A revised checklist of marine algae and seagrasses of Martinique, French West Indies. *Nova Hedwigia* 102(3/4): 415-440. DOI: https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2016/0364
- Díaz-Pulido, G. y M. Díaz-Ruíz. 2003. Diversity of benthic marine algae of the Colombian Atlantic. *Biota Colombiana* 4: 203-246.
- Dreckmann, K. M. 1998. Clasificación y nomenclatura de las macroalgas marinas bentónicas del Atlántico mexicano. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Cd. Mx., México. 149 pp.
- Dreckmann, K. M., M. L. Núñez Resendiz y A. Sentíes. 2018. *Gracilaria microcarpa* sp. nov. (Gracilariaceae, Rhodophyta) from the southwestern Gulf of Mexico. *Botanica Marina* 61(2): 115-125. DOI: <https://doi.org/10.1515/bot-2017-0068>
- Escalante, T. 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80(2): 551-560. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2009.002.627>
- Fredericq, S., D. W. Freshwater y M. H. Hommersand. 1999. Observations on the phylogenetic systematics and biogeography of the Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) inferred from *rbcl* sequences and morphological evidence. In: Klain, J. M., M. T. Brown y M. Lahaye (eds.). Sixteenth International Seaweed Symposium. Developments in Hydrobiology, vol. 137. Springer. Dordrecht, The Netherlands. Pp. 25-38. DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-011-4449-0_4
- Fredericq, S., T. O. Cho, S. A. Earle, C. F. Gurgel, D. M. Kravesky, L. E. Mateo-Cid, A. C. Mendoza-González, J. N. Norris y A. M. Suárez. 2009. Seaweeds of the Gulf of Mexico. In: Felder, D. L. and D. K. Camp (eds.). *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota*. Texas A&M University Press. Texas, USA. 1393 pp.
- Freshwater, D. W., S. Fredericq, B. S. Butler, M. H. Hommersand y M. W. Chase. 1994. A gene phylogeny of the red algae (Rhodophyta) based on plastid *rbcl*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91(15): 7281-7285. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.91.15.7281>
- Gabrielson, P. W. y M. H. Hommersand. 1982. The Atlantic species of *Solieria* (Gigartinales, Rhodophyta); their morphology, distribution and affinities. *Journal of Phycology* 18(1): 31-45. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1982.tb03154.x>
- Gabrielson, P. W. y D. P. Cheney. 1987. Morphology and taxonomy of *Meristiella* gen. nov. (Solieriaceae, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 23(3): 481-493. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1987.tb02535.x>
- García-García, A. M. E., E. Cabrera-Becerril, M. L. Núñez Reséndiz, K. M. Dreckmann y A. Sentíes. 2020. Actualización taxonómica de las algas rojas (Rhodophyta) marinas bentónicas del Atlántico mexicano. *Acta Botanica Mexicana* 127: e1677. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1677>
- Goloboff, P. A. 1993. NONA 2.0. Publicado por el autor. San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Greer, C. W. y W. Yaphe. 1984. Characterization of hybrid (beta-kappa-gamma) carrageenan from *Eucheuma gelatinae* J. Agardh (Rhodophyta, Solieriaceae) using carrageenases, infrared and ¹³C-nuclear magnetic resonance spectroscopy.



- Botanica Marina 27(10): 473-478. DOI: <https://doi.org/10.1515/botm.1984.27.10.473>
- Grehn, J. R. 2001. Biogeography and evolution of the Galapagos: Integration of the biological and geological evidence. Biological Journal of the Linnean Society 74(3): 267-287. DOI: <https://doi.org/10.1006/bjil.2001.0576>
- Guiry, M. D. y G. M. Guiry. 2021. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> (consultado octubre de 2021).
- Hernández, O. E., A. Senties, K. M. Dreckmann, V. Cassano y M. T. Fujii. 2017. Species diversity and biogeographical patterns of *Laurencia* sensu stricto (Rhodophyta) in the Atlantic Ocean. Hidrobiológica 27(3): 301-314. DOI: <https://doi.org/10.24275/uam/izt/dcbh/hidro/2017v27n3/Hernandez>
- Hommersand, M. H. y S. Fredericq. 1990. Sexual reproduction and cystocarp development. In: Cole, K. M. y R. G. Sheath (eds.). Biology of the Red Algae. Cambridge University Press. New York, USA. Pp. 305-345.
- Hou, Z. y S. Li. 2018. Tethyan changes shaped aquatic diversification. Biological Reviews 93(2): 874-896. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12376>
- Kerswell, A. P. 2006. Global Biodiversity patterns of benthic marina algae. Ecology 87(10): 2479-2488. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2479:GBPOBM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2479:GBPOBM]2.0.CO;2)
- Kylin, H. 1956. Die Gattungen der Rhodophyceen. C. W. K. Gleerups. Lund, Sweden. 673 pp.
- Lipkin, Y. y P. C. Silva. 2002. Marine algae and seagrasses of the Dahlak Archipelago, southern Red Sea. Nova Hedwigia 75(1-2): 1-90. DOI: <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2002/0075-0001>
- Littler, D. S. y M. M. Littler. 2000. Caribbean reef plants. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico. Offshore Graphics. Washington, USA. 524 pp.
- Mendoza-González, A. C., L. E. Mateo-Cid, R. Alvarado-Villanueva, F. Sotelo-Cuevas, J. G. A. Ceballos-Corona y A. G. A. Garduño-Acosta. 2018. Nuevos registros y lista actualizada de las algas verdes (Chlorophyta) del litoral de Michoacán, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 89(4): 971-985. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2604>
- Morrone, J. J. 2014. Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. Journal of Biogeography 41(5): 842-854. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12251>
- Nihei, S. S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. Journal of Biogeography 33(12): 2099-2106. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01619.x>
- Nixon, K. C. 2002. WinClada, ver 1.00.08. Publicado por el autor. Ithaca, USA.
- Norris, J. N., L. E. Aguilar-Rosas y F. F. Pedroche. 2017. Conspectus of the benthic marine algae of the Gulf of California: Rhodophyta, Phaeophyceae, and Chlorophyta. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, D.C., USA. 125 pp. DOI: <https://doi.org/10.5479/si.1938-2812.106>
- Núñez Resendiz, M. L., K. M. Dreckmann y A. Senties. 2017a. *Meristotheca cylindrica* sp. nov. (Solieriaceae, Rhodophyta) from the southern Gulf of Mexico. Phycologia 56(4): 423-429. DOI: <https://doi.org/10.2216/16-116.1>
- Núñez Resendiz M. L., K. M. Dreckmann, A. Senties y H. León-Tejera. 2019a. *Meristotheca spinella* (Solieriaceae, Rhodophyta) a new cylindrical species from the southwestern Gulf of Mexico. Cryptogamie, Algologie 40(6): 63-72. DOI: <https://doi.org/10.5252/cryptogamie-algologie2019v40a6>
- Núñez Resendiz, M. L., K. M. Dreckmann, M. J. Wynne y A. Senties. 2020. *Codiophyllum mexicanum* sp. nov. (Halymeniaceae, Rhodophyta), first record of a stalked red alga associated with sponges in the Western Atlantic. Phycologia 59(1): 89-98. DOI: <https://doi.org/10.1080/00318884.2019.1683318>
- Núñez Resendiz, M. L., A. Senties, K. M. Dreckmann y H. León-Tejera. 2017b. Biodiversidad de Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) en México. Cymbella 3(3): 21-31.
- Núñez Resendiz, M. L., K. M. Dreckmann, A. Senties, M. J. Wynne y H. León-Tejera. 2019b. *Eucheumatopsis isiformis* gen. et comb. nov. (Solieriaceae, Rhodophyta) from the Yucatan Peninsula, to accommodate *Eucheuma isiforme*. Phycologia 58(1): 50-62. DOI: <https://doi.org/10.1080/00318884.2018.1517536>
- Núñez Resendiz, M. L., K. M. Dreckmann, A. Senties, M. J. Wynne y H. León-Tejera. 2019c. Marine red algae (Rhodophyta) of economic use in the algal drifts from the Yucatan Peninsula, Mexico. Phytotaxa 387(3): 219-240. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.387.3.3>
- Núñez Resendiz, M. L., K. M. Dreckmann, A. Senties, G. C. Zucarello y H. P. León-Tejera. 2018. *Tepoztequiella rhizoidea* gen. et sp. nov. (Solieriaceae, Rhodophyta) from the Yucatan Peninsula, Mexico. Phycologia 57(1): 90-99. DOI: <https://doi.org/10.2216/17-60.1>



- Ortega, M. M., J. L. Godínez y G. Garduño-Solórzano. 2001. Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 594 pp.
- Pedroche, F. F. y P. C. Silva. 1996. *Codium picturatum* sp. nov. (Chlorophyta), una especie extraordinaria del Pacífico tropical mexicano. *Acta Botanica Mexicana* 35: 1-8. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm35.1996.952>
- Pedroche, F.F. y A. Sentíes. 2003. Ficología marina mexicana. Diversidad y problemática actual. *Hidrobiológica* 13(1): 23-32.
- Pedroche, F. F. y A. Sentíes. 2020. Diversidad de macroalgas marinas en México. Una actualización florística y nomenclatural. *Cymbella* 6(1): 4-55.
- Porzecanski, A. L. y J. Cracraft. 2005. Cladistic analysis of distribution and endemism (CADE): using raw distribution of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography* 32(2): 261-275. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01138.x>
- Posadas, P. y D. R. Miranda-Esquivel. 1999. El PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 539-546.
- QGIS Development Team. 2021. Quantum GIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- Rosen, B. R. 1988. From fossil to earth history: applied historical biogeography. In: Myers, A. y P. Giller (eds.). *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distribution*. Columbia University Press. New York, USA. Pp. 437-481.
- Sentíes, A., K. M. Dreckmann, O. E. Hernández, M. L. Núñez Resendiz, L. Le Gall y V. Cassano 2019. Diversity and distribution of *Laurencia* sensu stricto (Rhodomelaceae, Rhodophyta) from the Mexican Pacific, including *L. mutueae* sp. nov. *Phycological Research* 67(4): 267-278. DOI: <https://doi.org/10.1111/pre.12382>
- Spalding, M. D., H. E. Fox, G. R. Allen, N. Davidson, Z. A. Ferdaña, M. Finlayson, B. S. Halpern, M. A. Jorge, A. Lombana, S. A. Lourie, K. D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C. A. Recchia y J. Robertson. 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57(7): 573-583. DOI: <https://doi.org/10.1641/B570707>
- Verlaque, M., S. Ruitton, F. Mineur y C.F. Boudouresque. 2015. CIESM atlas of exotic species from in the Mediterranean. Macrophytes. CIESM Publishers. Monaco, Monaco. 362 pp.
- Vilchis, M. I., K. M. Dreckmann, E. A. García-Trejo, O. E. Hernández y A. Sentíes. 2018. Patrones de distribución de las grandes macroalgas en el golfo de México y el Caribe mexicano: una contribución a la biología de la conservación. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89(1): 183-192. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.1.2226>
- Watt, N. J., A. Chiovitti, D. J. Craik y G. T. Kraft. 2003. The cell wall galactans from Australian representatives of the genus *Meristotheca* (Solieriaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 42(6): 572-581. DOI: <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-42-6-572.1>



Apéndice: Matriz de presencia/ausencia utilizada en el análisis de PAE-CADE.

Species	Phylogenetic Tree																						
	<i>Agardhiella</i> F. Schmitz	<i>Agardhiella coulteri</i> (Harvey) Setchell	<i>Agardhiella mexicana</i> E.Y. Dawson	<i>Agardhiella ramosissima</i> (Harvey) Kylin	<i>Agardhiella subulata</i> (C. Agardh) Kraft & M.J. Wynne	<i>Eucheumatopsis isiformis</i> (C. Agardh) Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties	<i>Flauhalia tegetiformans</i> W.R. Taylor	<i>Gardneriella</i> Kylin	<i>Gardneriella tubifera</i> Kylin	<i>Kappaphycus inermis</i> (F. Schmitz) Doty ex H.D. Nguyen & Q.N. Huynh	<i>Merystotecta cylindrica</i> M.L. Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties	<i>Meristotheca gelidium</i> (J. Agardh) E.J. Faye & M. Masuda	<i>Meristotheca spinella</i> Núñez-Resendiz, Dreckmann & Senties	<i>Sarcodiotheca</i> Kylin	<i>Sarcodiotheca dichotoma</i> (M. Howe) E.Y. Dawson	<i>Sarcodiotheca ecuadoreana</i> W.R. Taylor	<i>Sarcodiotheca furcata</i> (Setchell & N.L. Gardner) Kylin	<i>Sarcodiotheca gaudichaudii</i> (Montagne) P.W. Gabrielson	<i>Sarcodiotheca linearis</i> Setchell & N.L. Gardner	<i>Sarcodiotheca taylorii</i> E.Y. Dawson	<i>Solieria filiformis</i> (Kützing) Gabrielson	<i>Tacanoosca uncinata</i> (Setchell & N.L. Gardner) J.N. Norris, P.W. Gabrielson & D.P.Cheney	<i>Tepoztequiella rhizoidea</i> Núñez-Resendiz Dreckmann & Senties
Root	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
P1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	
P2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	
P3	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	
P7	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	
P9	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	
P6	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	
P8	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	
A9	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
A8	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
A13	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
A3	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
A5	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A6	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
A1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
P12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	
P4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	
P10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	
P5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
P11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
A7	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A12	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A11	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

