

REPORTE DEL TRABAJO

Diversidad y estructura genética de poblaciones naturales y restauradas de *Acropora palmata* y *Acropora cervicornis* en el norte de Quintana Roo.

Viridiana Alvarado-Cerón, Aurora Claudia Padilla-Souza, Matías Gómez-Corrales, María Geovana León-Pech, Renata Rivera-Madrid, Carlos Prada & Jesús Ernesto Arias-González



JULIO 2022

RESUMEN

Durante las últimas cuatro décadas, la cobertura de coral en el Caribe disminuyó en un ~80%, principalmente debido a la pérdida de las poblaciones de *Acropora palmata* y *Acropora cervicornis*. Como respuesta a este declive, se han desarrollado programas de restauración en México, como el programa del Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera del Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (CRIAP-INAPESCA). Sin embargo, los estudios de diversidad genética no se han integrado a estos programas. Por lo tanto, el objetivo principal de este proyecto es evaluar la diversidad y la estructura genética en poblaciones naturales y restauradas de *Acropora* utilizando Secuenciación del Genoma Completo de baja cobertura al norte de Quintana Roo. El muestreo de 186 colonias de coral se realizó durante julio y agosto de 2019, incluyendo 9 sitios de Ixlache a Chemuyil, que incluyen un vivero, donde colectamos fragmentos de *A. cervicornis*, y un arrecife restaurado con colonias de *A. palmata* producidas por propagación clonal y reproducción sexual. Reportamos 107 genotipos diferentes y 9 clones en 128 individuos de *A. palmata*, y 26 genotipos y 21 clones en 58 individuos de *A. cervicornis*. Los resultados de ~7,000 Polimorfismos de un Solo Nucleótido (SNPs) de *A. palmata* y ~3,000 SNPs, de *A. cervicornis*, indican un elevado flujo genético entre poblaciones de *A. palmata* ($F_{ST} = 0.0064$) y *A. cervicornis* ($F_{ST} = 0.0045$), lo que sugiere la presencia de una población panmíctica para ambas especies. Encontramos que las poblaciones de ambas especies están compuestas principalmente por heterocigotos ($F_{IS} = -0.128$) y ($F_{IS} = -0.222$), y observamos una correlación positiva entre la distancia geográfica y la distancia genética. Es interesante señalar que nuestros resultados, aportan evidencias de que la estrategia de combinar la reproducción asexual y sexual para la restauración de arrecifes permite aumentar los valores de diversidad genética ($H = 3.43$) y es equiparable a la de poblaciones naturales ($H = 0.69-3.29$). Además, mostramos que el vivero del CRIAP-INAPESCA cuenta con una importante diversidad genética ($H = 2.89$), que incluso es mayor a la de algunas poblaciones naturales ($H = 0.69 - 1.60$). De los 26 genotipos de *A. cervicornis*, 18 se encuentran en el vivero. Todo lo anterior, es de suma importancia para los programas de restauración ya que permitirá que la conservación de los arrecifes coralinos sea más exitosa en el Caribe mexicano, lo que llevará a la conservación de dos de las principales especies constructoras en el Sistema Arrecifal Mesoamericano y el mar Caribe.

Contenido

1	INTRODUCCION	5
1.1	Programa de Restauración del CRIAP- INAPESCA.....	6
2	OBJETIVO GENERAL	6
2.1	Objetivos particulares	7
3	CONTRIBUCIONES DEL TRABAJO	7
4	METODOLOGÍA	8
4.1	Área de estudio	8
4.2	Trabajo de Campo.....	10
4.2.1	Permiso de Colecta	10
4.2.2	Muestreo	10
4.3	Trabajo de laboratorio para los análisis genéticos	12
4.4	Análisis Bioinformático.....	13
4.5	Análisis de Genómica de Poblaciones	13
4.5.1	Genotipos y clonalidad	13
4.5.2	Diversidad Genética	13
4.5.3	Coeficiente de endogamia - F_{IS}	14
4.5.4	Estructura Genética.....	14
4.5.5	Prueba de Mantel	15
4.6	Seguimiento al programa de restauración.....	15
5	RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	16
5.1	<i>Acropora palmata</i>	16
5.1.1	Genotipos y clonalidad (Diversidad genotípica)	16
5.1.2	Genotipos del Arrecife Restaurado Cuevones.....	18
5.1.3	Estadísticos poblacionales	20
5.1.4	Estructura genética	22
5.1.5	Prueba de Mantel	26
5.2	<i>Acropora cervicornis</i>	27
5.2.1	Genotipos y clonalidad	27
5.2.2	Estadísticos poblacionales	29
5.2.3	Estructura genética	30
5.2.4	Prueba de Mantel	33

6	SEGUIMIENTO AL PROGRAMA DE RESTAURACIÓN	34
6.1	Genotipos de fragmentos multipoda	34
6.2	Colonias con gametos en el arrecife Cuevones	35
6.3	Colonias previamente genotipificadas en Bajito Nizuc	36
6.4	Genotipificación de colonias reproductoras	37
6.5	Morfotipos en Bajito Nizuc	37
6.6	Vivero	38
6.7	¿Cuántas colonias de coral son adecuadas para el trasplante?.....	39
7	IMPLICACIONES EN EL PROGRAMA DE RESTAURACIÓN.....	40
8	CONCLUSIÓN	41
9	AGRADECIMIENTOS	41
10	BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	42
11	ANEXOS	44
	AnexoII.....	44

1 INTRODUCCION

Los corales pétreos de la familia Acroporidae (Clase Anthozoa, Orden Scleractinia) pertenecen a las especies constructoras de arrecifes, son funcionalmente relevantes debido a su contribución a la formación de la estructura arrecifal, proporcionando un hábitat idóneo para numerosas especies (Gladfelter 1982; Bruckner 2002). En el Mar Caribe, los acroporidos están representados por dos especies, *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) (coral cuerno de alce) y *Acropora cervicornis* (Lamarck, 1816) (coral cuerno de ciervo), y *Acropora prolifera* (Lamarck, 1816) que es un híbrido de estas dos especies (Van Oppen et al. 2000; Vollmer y Palumbi 2002). La pérdida de las poblaciones de *A. palmata* y *A. cervicornis* durante las últimas cuatro décadas, fue de las principales causas de la disminución de la cobertura promedio de corales escleractinios aproximadamente en un 80% en el Caribe (Precht et al. 2002; Williams y Miller 2005; Aronson et al., 2008; Miller et al. 2009). Desde 2008, estas dos especies están catalogadas en peligro crítico de extinción en la Lista Roja de Especies Amenazadas (IUCN, 2019), y sujetas a protección especial en México (SEMARNAT 2010). Como respuesta a este declive, en diferentes localidades del Caribe mexicano se han desarrollado programas de restauración, como el programa del Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera – Puerto Morelos, del Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (CRIAP-INAPESCA).

Una herramienta para restablecer las poblaciones coralinas es el estudio de la diversidad y estructura genética poblacional para inferir el flujo genético entre poblaciones. La diversidad genética es la base del potencial evolutivo de las especies para hacer frente a cambios ambientales y proporciona una aproximación del potencial de la población para resistir extinciones locales y de su tasa de recuperación natural (Gómez-Campo, 2015; Toro & Caballero, 2005). Sin embargo, los estudios de diversidad genética en acroporidos (v.g. Gómez-Campo, 2015; León-Pech, 2008) y otras especies coralinas son muy escasos en México, y no se han integrado a los programas de restauración del Caribe mexicano, debido a la falta de recursos y a la compleja logística que se requiere. Estos estudios pueden realizarse a través de las nuevas técnicas de secuenciación como es la Secuenciación del Genoma Completo de baja cobertura (Low-Coverage Whole Genome Sequencing, lc-WGS), que permite realizar análisis genéticos de mayor resolución. Es por esto que, el objetivo de la presente investigación fue analizar la variación genética de *A. palmata* y *A. cervicornis* lc-

WGS en individuos localizados en el norte de Quintana Roo, con el fin de aumentar la eficacia de los programas de restauración y contribuir a la conservación de los acroporidos en el Sistema Arrecifal Mesoamericano y el mar Caribe.

1.1 Programa de Restauración del CRIAP- INAPESCA

Desde 2009 el CRIAP-INAPESCA, ubicado en Puerto Morelos, Quintana Roo, produce colonias de corales para la restauración activa de arrecifes a través de un vivero de coral modular donde se producen colonias de coral mediante propagación clonal y reproducción sexual. El vivero está conformado por diferentes sistemas de cultivo para su crecimiento: SCC (Sistema de Cultivo Controlado), SCE (Sistema de Cultivo Externo o semi-controlado), SCM (Sistema de Cultivo Marino). Esto permite el traslado de colonias entre los módulos del vivero, de acuerdo con sus requerimientos, para finalmente ser introducidas en las áreas de restauración (Padilla-Souza et al., 2016).

En 2012 se inició un programa de restauración con la colaboración de diversas instituciones: el Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc de la CONANP, la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales de Puerto Morelos del Instituto de Ciencias Marinas y Limnología de la UNAM, así como el Acuario del Parque Xcaret. El programa se realizó en los Arrecifes Cuevones y Manchones ya que estos sitios perdieron su cobertura coralina a causa de encallamientos en 1998. En 2019 el CRIAP-INAPESCA, Unidad Puerto Morelos, en coordinación con la CONANP y en convenio con el gobierno del estado de Quintana Roo implementaron una iniciativa con el objetivo de producir 260 mil colonias de coral para repoblar los arrecifes del Caribe mexicano desde Isla Contoy hasta Tulum (Padilla-Souza, *comunicación personal*).

2 OBJETIVO GENERAL

Analizar la variación y estructura genética, a través de marcadores SNPs, de *A. palmata* y *A. cervicornis* en seis arrecifes naturales (Ixlache, Akumal, Bajito Nizuc, Limones, Chemuyil, El Farito y La cadenita), un arrecife restaurado (Arrecife Cuevones), y un vivero al norte de Quintana Roo, en el marco del programa de restauración del CRIAP-INAPESCA.

2.1 Objetivos particulares

- Determinar los genotipos de las colonias de coral rastreables geográficamente de *A. palmata* y *A. cervicornis*, y conocer su distribución espacial en el medio natural.
- Estimar la diversidad genética de las poblaciones de *A. palmata* y *A. cervicornis* al norte de Quintana Roo.
- Evaluar el éxito de las estrategias de restauración activa para el coral cuerno de alce, a través de los cambios en la diversidad genética entre un arrecife restaurado (arrecife Cuevones) y poblaciones naturales de *Acropora palmata*.
- Estimar la estructura genética entre las poblaciones de ambas especies.
- Evaluar la relación entre la distancia genética y geográfica.
- Determinar las aplicaciones prácticas de este estudio para los programas de restauración en el Caribe Mexicano. (Darle seguimiento al programa de restauración)

3 CONTRIBUCIONES DEL TRABAJO

- i) Al georreferenciar e identificar los genotipos de las colonias donantes, se podrán elegir diferentes genotipos para la propagación de los corales, lo que, a largo plazo, aumentará la probabilidad de fecundación entre colonias de diferentes genotipos, necesario para la reproducción de *Acropora*, en la época de desove para aumentar la diversidad genética en las zonas de trasplante (Figura 1).

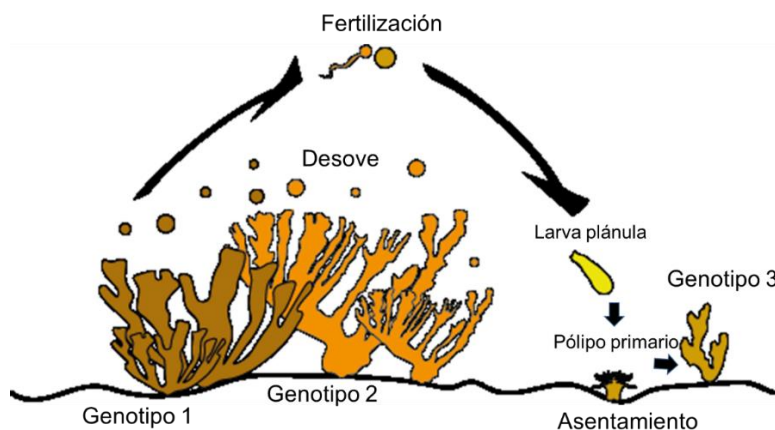


Figura 1. *Acropora* es una especie hermafrodita autoincompatible, por lo que requiere gametos de al menos dos genotipos diferentes para lograr la fertilización y producir individuos genéticamente diferentes.

- ii) Este trabajo contribuye al conocimiento de la diversidad y flujo genético de las poblaciones de dos de las especies de coral constructoras de arrecifes más importantes del Caribe mexicano: *A. palmata* y *A. cervicornis*.
- iii) La información que generamos permitió evaluar la efectividad de los programas de restauración que incluyen la reproducción asexual (propagación clonal por fragmentación) y sexual (por gametos y fertilización asistida) en el norte de Quintana Roo, al corroborar que se están capturando los patrones naturales de diversidad y contribuyendo a incrementar la diversidad genética de las poblaciones de estas dos especies de corales en peligro de extinción.
- iv) La información que se generó en este estudio retroalimentará y orientará una mejor toma de decisiones en el actual programa de restauración del CRIAP-INAPESCA acuñado "Reproducción y trasplante de corales en el Arrecife Mesoamericano-Programa de Restauración de Arrecifes Coralinos, Región Norte: Contoy-Tulum, 2017-2022". Este trabajo radica en una colaboración entre instituciones académicas, agencias gubernamentales y ONG's, promoviendo la conservación de la diversidad genética y la conectividad en los proyectos actuales y futuros de restauración de las especies de *Acropora* en el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) y el mar Caribe.

4 METODOLOGÍA

4.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el norte del estado de Quintana Roo (Figura 2) (21°26'7.08", 86° 46'54.26; 20°19'42.66", 87°20'29. 45"), forma parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) (Kramer & Kramer, 2000) y de la reserva de la Biosfera del Caribe Mexicano (CONANP, 2018). Incluye los sitios: Ixlaché, El Farito, La Cadenita, Bajito Nizuc, Limones, Akumal, Chemuyil y un vivero del CRIAP-INAPESCA. Así, como también una población restaurada de *A. palmata* (Arrecife Cuevones) con fragmentos producidos por propagación clonal y reclutas sexuales (Tabla 1). El área de estudio abarca una extensión de

~ 150 km, desde Ixlaché a Chemuyil (Tabla 2). Estos sitios fueron seleccionados debido a su alta cobertura coralina de *A. palmata* y *A. cervicornis*.

Particularmente el Arrecife Limones, ubicado en Puerto Morelos, cuenta con una extensión aproximada de 2 km, tiene la mayor cobertura de *A. palmata* del SAM, que se estima en 34.7% (Rodríguez-Martínez et al., 2014).

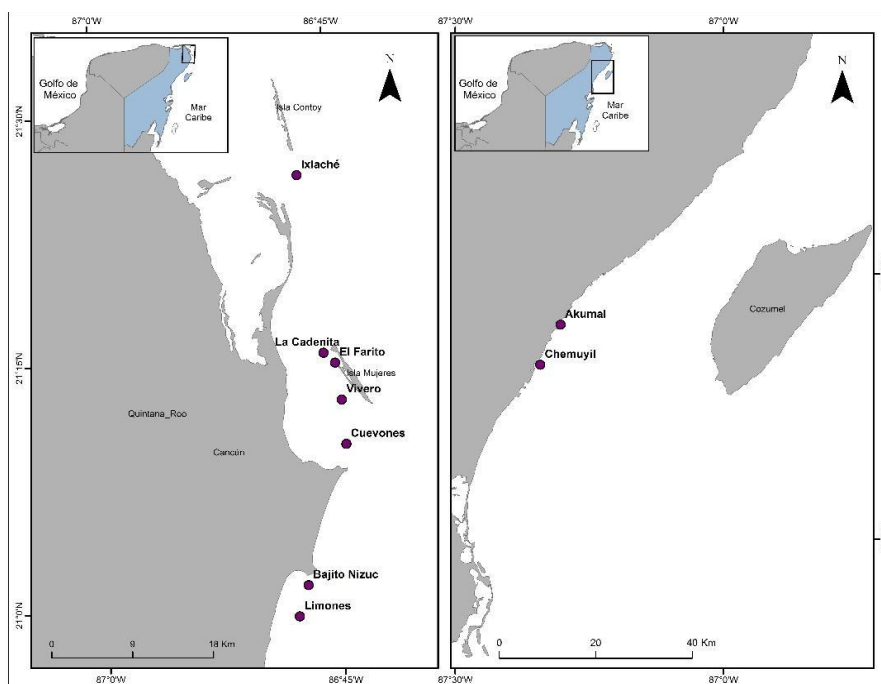


Figura 2. Área de estudio al norte de Quintana Roo, forma parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano y el mar Caribe

Tabla 1. Coordenadas geográficas y profundidad por sitio de muestreo.

Sitio	Coordenadas geográficas		Profundidad	Estatus
	Latitud	Longitud	(m)	
Ixlaché	21°26'7.08"	86°46'54.26"	2	Turístico
La Cadenita	21°15'16.59"	86°45'38.02"	3-5	Cerrado al público
El Farito	21°14'39.22"	86°44'55.45"	3	Turístico
Vivero	21°12'23.93"	86°44'35.25"	8-9	Cerrado al público
Cuevones	21° 9'42.09"	86°44'24.63"	5-10	Cerrado al público
Bajito Nizuc	21° 1'12.83"	86°47'10.82"	1.5 – 3	Cerrado al público
Limones	20°59'20.40"	86°47'49.20"	1-5	Cerrado al público
Akumal	20°24'14.45"	87°18'13.09"	7	Turístico
Chemuyil	20°19'42.66"	87°20'29.45"	18-20	Turístico

Tabla 2. Distancia entre sitios de muestreo en kilómetros (Km)

Sitio	La		El Farito	Vivero	Cuenones	Bajito		Akumal
	Ixlache	Cadenita				Nizuc	Limonos	
La Cadenita	20.22							
El Farito	21.53	1.68						
Vivero	25.55	5.63	4.22					
Cuenones	30.74	10.55	9.22	5.01				
Bajito Nizuc	51.96	27.97	26.16	22.67	17.80			
Limonos	54.49	31.14	29.89	26.64	21.50	3.65		
Akumal	142.92	117.56	116.73	111.94	106.40	89.36	85.20	
Chemuyil	150.20	129.76	124.77	120.67	115.64	98.65	94.48	9.28

4.2 Trabajo de Campo

4.2.1 Permiso de Colecta

Este proyecto se realizó bajo el permiso SGPA/DGVS/009198/18, para desarrollar todas las actividades del proyecto de investigación y restauración denominado: "Reproducción y trasplante de corales en el Arrecife Mesoamericano-Programa de Restauración de Arrecifes Coralinos, Región Norte: Contoy-Tulum, 2017-2022", otorgado por la Dirección General de Vida Silvestre de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales de México (SEMARNAT).

4.2.2 Muestreo

El muestreo de 186 muestras se realizó durante el mes de agosto de 2019, en temporada de lluvias. En cada sitio de muestreo se colectaron al azar de 2 a 30 fragmentos de diferentes colonias de *A. palmata* y *A. cervicornis* (Tabla 3). Las estrategias de restauración de corales que han utilizado de 10 a 35 colonias donadoras locales, seleccionadas al azar, conservan del 50 al 90% de la diversidad genética de la población original (Shearer et al., 2009). En Ixlaché, Akumal y Chemuyil fueron colectados fragmentos de dos a seis colonias donadoras para el Programa de restauración del CRIAP- INAPESCA durante el mes de julio de 2019. Las colonias muestreadas se encontraban separadas al menos 5 m para evitar el muestreo de clones (Baums et al., 2006; Foster et al., 2007).

Tabla 3. Número de fragmentos colectados por especie y sitio de muestreo.

Sitio	<i>A. palmata</i>	<i>A. cervicornis</i>
Ixlaché	6	-
La Cadenita	18	20
El Farito	3	17
Vivero	-	19
Cuevones	35	-
Bajito Nizuc	31	-
Limonos	33	-
Akumal	2	-
Chemuyil	-	2
Total	128	58

Particularmente, en el Arrecife Cuevones, con el fin de comparar la diversidad genética de un arrecife restaurado con poblaciones naturales de *A. palmata*, se colectaron 9 colonias silvestres, 15 colonias producidas por reproducción sexual y 12 colonias producidas por propagación clonal.

En el vivero el muestreo se realizó al azar en 5 placas y **se tomaron 4 fragmentos de *A. cervicornis* en cada placa** para realizar los análisis genéticos. El vivero consta de 50 placas de concreto con adaptaciones de PVC para fijar de 25 a 36 colonias de coral cada una (Figura 3), para una capacidad total de 1,200 colonias de coral en el SCM (Padilla-Souza et al., 2016).

¿De dónde vienen los corales?

Checar esto con la Dra. Claudia. El muestreo se realizará al azar en placas con fragmentos de *A. palmata* y *A. cervicornis* y **se tomarán 2 fragmentos de coral de cada placa de cada especie para realizar los análisis genéticos.**



Figura 3. Placa de concreto con adaptaciones de PVC para fijar colonias de coral en el vivero del CRIAP-INAPESCA.

Para el seguimiento de los diferentes genotipos, se tomaron las coordenadas geográficas (geoetiquetado) de cada colonia de coral con un GPS y se realizó un registro fotográfico de las colonias muestreadas. Además, para rastrear el fragmento de coral hasta su colonia donante se asignó un identificador de etiquetas numeradas a cada colonia y a cada fragmento del vivero muestreados. Esto permitirá un seguimiento durante la posterior creación de fragmentos de segunda y tercera generación, así como durante los esfuerzos de trasplante, para garantizar la diversidad genética en cada sitio de restauración (Johnson et al., 2011).

Las muestras para los estudios genómicos se tomaron cortando una punta apical de aproximadamente 2 cm de cada colonia de coral y colocándola en una bolsa con agua de mar. Posteriormente, las muestras de coral se colocaron en tubos Eppendorf y se conservaron con etanol al 70% a 4°C, y después fueron transferidas a -20°C hasta su posterior análisis en el laboratorio de la Unidad de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas del CICY, Unidad Mérida, donde se realizó la extracción de ADN.

4.3 Trabajo de laboratorio para los análisis genéticos

El DNA genómico fue aislado de los fragmentos de coral con el kit QIAGEN DNeasy Blood & Tissue (QIAGEN, Hilden, Germany). Posteriormente las muestras de ADN, de cada colonia de coral, fueron enviadas a la Universidad de Rhode Island donde fueron

construidas las genotecas. Se evaluó el tamaño y la funcionalidad de cada genoteca y se realizó la secuenciación masiva en un secuenciador Illumina iSeq 100.

4.4 Análisis Bioinformático

La calidad de las secuencias fue evaluada con el programa FastP. El mapeo de estas secuencias, de *A. palmata* y *A. cervicornis*, se llevó a cabo con el genoma de referencia de *Acropora digitifera* y se realizó con el programa BWA (Burrows-Wheeler Alignment). El programa SAMtools se utilizó para obtener los archivos con formato VCF (Variant Call Format). Los archivos VCF fueron sometidos a filtrados de calidad para la genotipificación y los análisis poblacionales (Puritz, 2022).

4.5 Análisis de Genómica de Poblaciones

4.5.1 Genotipos y clonalidad

A partir de los archivos VCF, se determinó el número de genotipos y el número de clones para cada genotipo para poder llevar un seguimiento de las colonias y rastrear los genotipos identificados en cada sitio de estudio. Los individuos clonales fueron excluidos de los análisis poblacionales con la finalidad de representar un solo individuo por genotipo multilocus (MLG, por sus siglas en inglés) por población (Grünwald & Hoheisel, 2006; Grünwald et al., 2003).

4.5.2 Diversidad Genética

Dos índices de diversidad genética fueron calculados, la G de Stoddart y Taylor (1988) y la H de Shannon-Wiener (1949), ambos se han utilizado con frecuencia en la estimación de la diversidad genética de poblaciones (Grünwald et al., 2003). Otra forma de medir la diversidad genética es a través de la heterocigosidad observada (H_o) y la heterocigosidad esperada (H_e). El valor de estas medidas oscilará entre cero (sin heterocigosidad) y casi 1,0 (para un sistema con un gran número de alelos igualmente frecuentes). En los estudios de genética de poblaciones se suele generalizar que un alto porcentaje de heterocigotos es sinónimo de salud (Sellis et al., 2011). Además, los niveles de heterocigosis pueden estar relacionados con la reducción del fitness de la población por depresión endogámica (Reed & Frankham, 2003).

4.5.3 Coeficiente de endogamia - F_{IS}

Se calculó el índice de fijación F_{IS} de Wright (1965), o coeficiente de endogamia, una medida de la desviación de frecuencias genotípicas de una población en equilibrio de Hardy-Weinberg (HWE) (Brookfield 1996). Una población que se desvía significativamente de este equilibrio presentará un exceso o déficit de heterocigotos que pueden detectarse mediante el F_{IS} . Este exceso o déficit de heterocigotos, puede ser causado por la cruce entre individuos emparentados (Brookfield 1996). El coeficiente de correlación de este índice varía entre -1 (población compuesta de heterocigotos) y 1 (población compuesta de homocigotos).

4.5.4 Estructura Genética

4.5.4.1 Índice de fijación – F_{ST}

Fue calculado el índice de fijación (F_{ST}), el cual explica los cambios en la heterocigosidad debido a la subdivisión poblacional y deriva genética, indicando el grado de diferenciación genética existente entre poblaciones (Hartl, 1987; Cuguen et al., 1988). Los valores del F_{ST} varían entre 0 y 1, cuando $F_{ST} = 0$, las diferentes subpoblaciones se comportan como una sola población, cuando el $F_{ST} = 1$, la estructuración es máxima lo que sugiere que las subpoblaciones presentan diferentes alelos fijados, es decir, la población está estructurada.

4.5.4.2 Red de Extensión mínima

Para visualizar la estructura genética de la población se realizó un análisis de Red de extensión mínima (Minimum spanning networks, MSN). El MSN agrupa genotipos multilocus (MLG) por las distancias genéticas entre ellos. Cada MLG es un nodo, y la distancia genética está representada por las aristas, donde se calculan el número de diferencias alélicas entre dos muestras.

4.5.4.3 Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC)

Se realizó un Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC) como herramienta para explorar la estructura de las poblaciones y el número de grupos de individuos genéticamente relacionados; basado en un análisis de componentes principales (PCA) y un análisis discriminante (DA). Se construyó un gráfico de barras del DAPC para representar la probabilidad de pertenencia de cada colonia de coral a una determinada población (arrecife).

4.5.5 Prueba de Mantel

Se realizó la prueba de Mantel o de aislamiento por distancia, que permite evaluar si existe una correlación entre la distancia geográfica (km) y la distancia genética (Slatkin, 1995), y comprobar si la estructura genética de las poblaciones se ajusta al modelo de aislamiento por distancia. Este método estima un coeficiente de correlación para las dos matrices de datos, con un rango de -1 a +1.

Los cálculos de diversidad genética (H , H_e , H_o , G , λ), los valores de F (F_{ST} y F_{IS}), el análisis de estructura genética (MSN y DAPC) y la Prueba de Mantel se realizaron en R v 4.1.2 (R Core Team, 2021).

4.6 Seguimiento al programa de restauración

Durante la colecta se realizaron otras actividades inherentes al programa de restauración, que implica la genotipificación de las colonias de coral y que fueron incluidas en el análisis de genómica poblacional. En el arrecife Limones fueron colectados fragmentos de 3 colonias de coral de *A. palmata* que posteriormente fueron trasplantados en el Parque Natural Garrafón, en Isla Mujeres, como “fragmentos multipoda”, es decir, varios fragmentos de la misma colonia (mismo genotipo) fueron colocados en una estructura para que el tejido de los fragmentos se uniera para acelerar el crecimiento del tejido del coral.

Durante la colecta en el arrecife Cuevones, se hicieron cortes apicales a las colonias producidas por propagación clonal, para poder observar los gametos embebidos en el tejido del coral, con la finalidad de verificar que colonias trasplantadas han alcanzado la madurez sexual. La colecta se realizó el 8 de agosto de 2019, días previos al desove de *A. palmata*, para detectar colonias con altas posibilidades de desovar.

En Bajito Nizuc tomamos una muestra apical de cinco colonias de *A. palmata* previamente identificadas (etiquetas: 58,62,67,73 y 75) y genotipificadas con microsatélites (genotipos: 1,4 y 5) para genotipificarlas, en este proyecto, con la técnica de Secuenciación del Genoma Completo y marcadores SNPs, con el fin de comparar las diferencias en la obtención de genotipos entre las dos técnicas. En este mismo sitio se colectaron muestras de colonias de *A. palmata* ya identificadas (etiquetas: 152, 153 y 161) y que han desovado años previos al año de colecta 2019, por lo que es importante conocer su genotipo. Finalmente, en el “parche

pequeño” de Bajito Nizuc se colectaron fragmentos de colonias que se asignaron a tres morfotipos que fueron asignados con base a la forma de la colonia: 1. Ramas en forma de plato 2. Ramas delgadas y 3. Ramas en forma tubular.

En este reporte no se incluye el seguimiento a estas actividades, por estar fuera del alcance del proyecto, solo se reportan los genotipos de las colonias antes mencionadas.

5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 *Acropora palmata*

5.1.1 Genotipos y clonalidad (Diversidad genotípica)

Se colectaron y secuenciaron un total de 128 individuos de *A. palmata*. Después de realizar los filtros de calidad de las secuencias fueron excluidos de los análisis 13 individuos debido a que presentaban más del 50% de datos faltantes (Anexo I). Se encontraron un total de 107 Genotipos Multilocus (MLG) (Tabla 4) y nueve clones que pertenecen al genotipo MLG.21 (Tabla 5). El resto de los MLGs están representados por un solo individuo (Figura 4). Ocho clones fueron excluidos del análisis de genética de poblaciones, la muestra 9 del arrecife Limones representa al genotipo MLG.21 en estos análisis. Se debe considerar que en este trabajo se trató de reducir la clonalidad al realizar un muestreo al azar con una distancia mínima de 5 m entre las colonias muestreadas. Además, en los estudios de secuenciación de alto rendimiento, en los que la densidad de los marcadores es elevada, cada muestra suele consistir en un único genotipo (Tabima et al., 2022). Gómez-Campo (2015), en su estudio con microsatélites en Quintana Roo (Cancún-Xcalak), identificó, 130 genotipos de 297 muestras en un área de 324 km, y el muestreo se realizó con la metodología de parcela polar que incluye la colecta de clones.

Tabla 4. Número de individuos secuenciados y número de individuos utilizados para los análisis de genética de poblaciones. Se excluyeron de los análisis un total de 21 individuos.

Secuenciados	Individuos		
	Con datos faltantes	Clones	Análisis poblacionales
128	13	9	107

Tabla 5. Individuos clonales que pertenecen al genotipo MLG.21

Nearest neighbor - 0.012- Genotipo MLG.21		
Número	Individuo	Sitio
1	131	Cadenita
2	141	Cadenita
3	182	Limonas
4	183	Limonas
5	184	Limonas
6	18	Limonas
7	9	Limonas
8	186	Cuevones
9	187	Cuevones

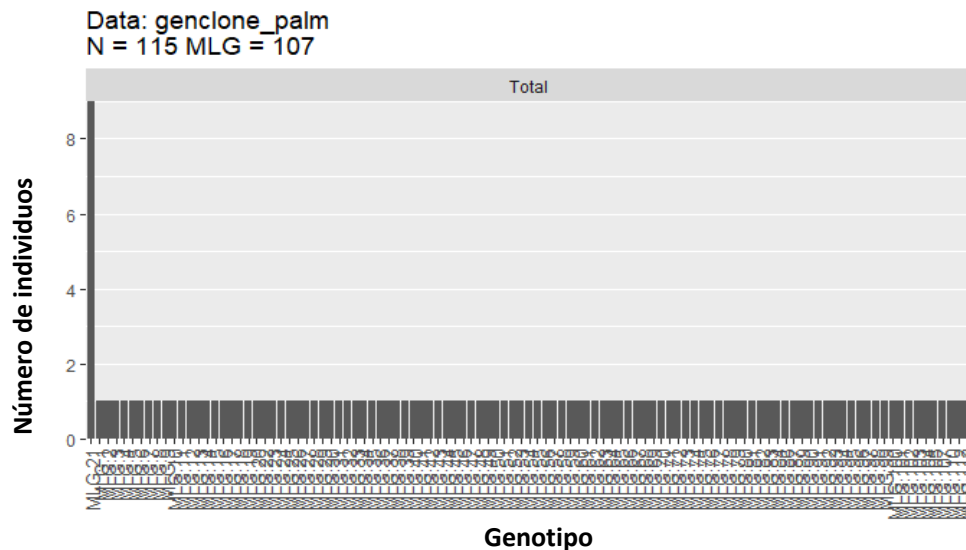


Figura 4. Gráfico con el número de individuos que corresponde a cada uno de los 107 genotipos encontrados, 9 individuos se consideran clonales por pertenecer al genotipo MLG.21.

El grado de **clonalidad** puede variar a lo largo de la zona de distribución de una especie de acuerdo con el éxito relativo del reclutamiento sexual y asexual. Una elevada diversidad genotípica (clonal) de las especies estructurales puede promover la diversidad de las especies y la resistencia de los ecosistemas frente a los extremos ambientales. Por el contrario, una baja **diversidad genotípica**

puede indicar una estrategia asexual para mantener los recursos y la variación genética durante la disminución de la población (Baums et al., 2006).

en Florida, los arrecifes muestreados a menudo estaban separados por menos de 10 km, y la **distancia entre Sand Island Reef y French Reef es de solo 2.6 km.** (Tabla S2). Aquí, los arrecifes a menudo albergan solo uno o unos pocos genets de *A. palmata* (aunque representados por muchas colonias), **lo que dificulta obtener más de 25 genets necesarios por población recomendados para análisis de FST en una escala de unos pocos kilómetros.** En (Devlin-Durante y Baums, 2017).

5.1.2 Genotipos del Arrecife Restaurado Cuevones

5.1.2.1 Colonias Silvestres

De las 9 colonias silvestres colectadas en el arrecife Cuevones, se lograron genotipificar ocho colonias (Tabla 6). La muestra 80 (etiqueta 61 roja en campo) se eliminó de los análisis porque presentaba más del 60% de datos faltantes.

Tabla 6. Colonias silvestres con sus genotipos y etiquetas en campo

Muestra	Genotipo	Etiqueta en campo
77	MLG. 3	75 roja
79	MLG.99	170 naranja
81	MLG.36	91 roja
82	MLG.2	56 roja
83	MLG.1	117 roja
84	MLG.22	54 roja
85	MLG.80	31 roja
86	MLG.29	55 roja

5.1.2.2 Colonias producidas por Propagación Clonal

De las 12 colonias colectadas y producidas por propagación clonal, para trasplantar en el Arrecife Cuevones, se lograron genotipificar 11 colonias (Tabla 7). La muestra 109 (29 rojo) presentó el 56% de datos faltantes por lo que se eliminó de los estudios.

Tabla 7. Colonias producidas por propagación clonal con sus genotipos y etiquetas en campo

Muestra	Genotipo	Etiqueta en campo
93	MLG.74	74 rojo
94	MLG.7	28 rojo
95	MLG.24	152 rojo
96	MLG.102	71 rojo
97	MLG.13	58 rojo
98	MLG.95	57 rojo
105	MLG.17	12 verde

106	MLG.94	169 rojo
107	MLG.16	52 rojo
108	MLG.4	145 rojo
110	MLG.46	27 rojo

5.1.2.3 Colonias producidas por Reproducción Sexual

Se lograron genotipificar las 14 colonias producidas por reproducción sexual (Figura 5), que fueron utilizadas para restaurar el arrecife Cuevones (Tabla 8). Estas colonias son producto de la colaboración entre el CRIAP-INAPESCA y la UNAM-Puerto Morelos quienes cada año, en el mes de agosto, hacen esfuerzos para realizar colecta de gametos durante el desove de *A. palmata* para producir colonias por fecundación asistida.



Figura 5. Colonia de *A. palmata* producida reproducción sexual en el arrecife Cuevones. Fotografía: Andrés Morales.

Muestra	Genotipo	Etiqueta en campo
76	MLG.39	1297
87	MLG.75	1108
88	MLG.34	1129
89	MLG.5	1114
90	MLG.19	1132
91	MLG.71	1118
92	MLG.110	1119
99	MLG.37	1226
100	MLG.76	1206
101	MLG.56	1238
102	MLG.59	1207

Tabla 8. Colonias	103	MLG.15	1127	producidas por
reproducción sexual	186	MLG.21	1116	con sus genotipos y
etiquetas en campo	187	MLG.21	1131	

5.1.3 Estadísticos poblacionales

5.1.3.1 Diversidad genética

Nuestros resultados sugieren que la estrategia de combinar la reproducción asexual y sexual para la restauración del arrecife Cuevones ha sido exitosa ya que obtuvimos valores de diversidad genética de $H = 3.43$, equiparable a la de las poblaciones naturales $H = 0.69 - 3.29$ (Tabla 9). Esto es de suma importancia para los programas de restauración ya que permitirá la conservación de la diversidad genética y por lo tanto de los arrecifes coralinos. El uso de poblaciones locales preserva la identidad genética preexistente y restaura los patrones anteriores de variación genética (Baums, 2008, 64).

Tabla 9. Estadísticos poblacionales

	N	MLG	H	G	λ	Ho	He	F_{IS}
Limonos	26	26	3.258	26	0.962	0.158	0.142	-0.073
Bajito Nizuc	27	27	3.296	27	0.963	0.141	0.126	-0.068
Ixlache	6	6	1.792	6	0.833	0.202	0.178	-0.091
Cuevones	31	31	3.434	31	0.968	0.172	0.163	-0.083
Farito	2	2	0.693	2	0.500	0.187	0.153	-0.101
Cadenita	13	13	2.565	13	0.923	0.166	0.149	-0.072
Akumal	2	2	0.693	2	0.500	0.164	0.130	-0.077

N – No. De individuos; MGL – Genotipos Multilocus; H - Índice de Shannon-Wiener de la diversidad MLG. (Shannon 1948); G - Índice de Stoddart y Taylor de diversidad MLG (Stoddart y Taylor 1988); λ (lambda) - Índice de Simpson; Ho - Heterocigosidad observada; He - Heterocigosidad esperada de Nei 1978. (Nei 1978); F_{IS} - Coeficiente de endogamia.

El valor máximo de heterocigosidad esperada se registró en Ixlache (He = 0.178), seguido del arrecife restaurado Cuevones (He = 0.163), Bajito Nizuc presento el valor más bajo (He = 0.126). La probabilidad de encontrar un individuo heterocigoto al azar en cada sitio de muestreo es menor del 20% (<0.2) (Tabla 9). Nuestros resultados son similares a otros estudios realizados a nivel regional en el Caribe oriental y occidental, donde se reportaron valores de He entre 0.1951 y 0.2169 con marcadores SNPs (Devlin-Durante y Baums 2017). Sin embargo, son más bajos en comparación con un estudio realizado con microsatélites, donde se reportaron valores de He entre 0.763 y 0.812 para *A. palmata* en siete localidades muestreadas en el Caribe Mexicano (Gómez-Campo, 2015). También observamos que Ho es mayor que He en todas las poblaciones, esto podría interpretarse como un efecto de ruptura del aislamiento, es decir, la mezcla de poblaciones previamente aisladas (Wisely et al., 2002).

5.1.3.2 Coeficiente de endogamia - F_{IS}

Obtuvimos un valor de F_{IS} = -0.128 estimado para toda la población de *A. palmata* y para cada uno de los sitios de muestreo (F_{IS} = -0.068 - -0.101) indicando que la población está compuesta mayormente por heterocigotos (Tabla 9). Resultados similares obtuvieron Devlin-Durante y Baums (2017) en la región de Florida, con los valores de F_{IS} negativos (F_{IS} = -0,0086), lo que indica un exceso de heterocigosidad.

Varios factores pueden explicar los valores negativos de F_{IS}, incluido el apareamiento negativo, es decir, si una especie se cruza y carece de descendencia o si existe una presión de selección que favorece a los genes más heterocigotos. Otra alternativa es que la región es

parcialmente clonal, es decir, también existen colonias no clonales pero autoincompatibles (Devlin-Durante & Baums, 2017).

5.1.4 Estructura genética

5.1.4.1 Índice de fijación – F_{ST}

Los resultados de 6,580 Polimorfismos de un Solo Nucleótido (SNP) de *A. palmata* en 107 individuos, indican un elevado flujo genético entre poblaciones ($F_{ST} = 0.0095 - 0.085$) (Tabla 10). Los resultados del AMOVA mostraron que la mayor variación se encuentra dentro de las poblaciones con un 98.86%, mientras que la variación entre poblaciones fue de 1.13%, $\phi = 0.011$. Lo anterior sugiere la presencia de una población panmíctica ($F_{ST} = 0.0064$, $p = 0.02$), incluso cuando incluimos el arrecife restaurado Cuevones.

Tabla 10. Valores del índice de fijación (F_{ST}) que mide de la diferenciación de la población.

Sitio	Limones	Bajito Nizuc	Ixlache	Cuevones	Farito	Cadenita
Bajito Nizuc	0.0103					
Ixlache	0.0267	0.0278				
Cuevones	0.0095	0.0108	0.0249			
Farito	0.0547	0.0523	0.0699	0.0550		
Cadenita	0.0162	0.0176	0.0317	0.0150	0.0568	
Akumal	0.0549	0.0539	0.0706	0.0569	0.0851	0.0589

En las poblaciones panmícticas, esperaríamos ver que la mayor parte de la varianza surge dentro de las muestras o poblaciones (Kamvar, 2022). Nuestros resultados confirman los obtenidos por Gómez-Campo (2015), quien concluyó que la población de *A. palmata* no se encuentra estructurada genéticamente en el área que corresponde al Caribe mexicano y constituye una población panmíctica ($F_{ST} = 0.000$, $p = 0.474$).

Los resultados anteriores difieren de otros estudios (v.g. Devlin-Durante y Baums 2017) que sugieren que el flujo genético es restringido y con estructura genética en poblaciones de *Acropora* en la región del Caribe (Bahamas, Florida, Puerto Rico y las Islas Vírgenes). Es importante señalar que nuestro estudio se efectuó a escala local con una extensión de ~ 150 km (Tabla 1). En estudios con acroporidos se ha encontrado una estructura regional significativa para poblaciones separadas por más de 500 km en genes nucleares y mitocondriales (Ayre & Hughes, 2000; Mackenzie et al., 2004), lo que sugiere un flujo de

genes restringido a grandes distancias y poblaciones potencialmente aisladas (Vollmer & Palumbi, 2007) .

5.1.4.2 Red de extensión mínima

El MNS muestra que las poblaciones no están diferenciadas geográficamente, haciendo evidente la falta de estructura en la población de *A. palmata* (Figura 6). Observamos dos grupos principales, pero no están diferenciados por arrecife o sitio de muestreo. Estos grupos están conformados por los individuos que son cercanos genéticamente, pero que pertenecen a diferentes poblaciones, lo que hace evidente el intercambio genético entre los arrecifes al Norte de Quintana Roo.

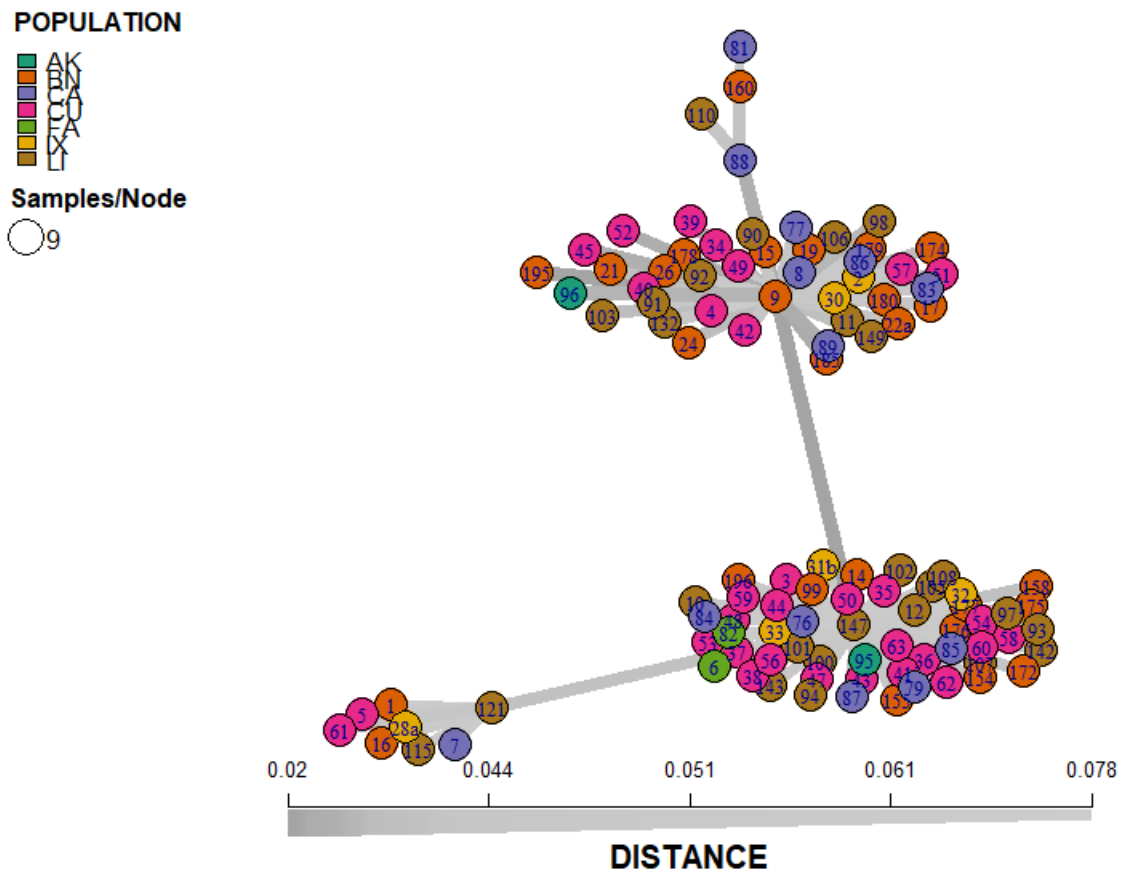


Figura 6. MNS donde cada círculo representa un MLG (genotipo), cada color representa un arrecife, de modo que los círculos multicolores representan los MLG encontrados en los arrecifes. La longitud y el grosor de las líneas que unen los MLG representan su distancia genética calculada como el número de alelos diferentes.

5.1.4.3 Análisis Discriminante de Componentes Principales

En el DAPC observamos que no existe una separación marcada entre grupos, sin embargo, Limones (LI) y Bajito Nizuc (BN) parecen separarse del resto de la población (derecha) (Figura 7), como también se observa en el MNS. Estos dos arrecifes se encuentran separados por 3.65 km (Tabla 2), presentan las diversidades más altas dentro de los arrecifes silvestres, con una $H = 3.25$ en Limones y $H = 3.29$ en Bajito Nizuc, solo por debajo del arrecife restaurado Cuevones (Tabla 6), y presentan el segundo valor más bajo del índice de fijación ($F_{ST} = 0.01$), por lo que existe un importante flujo genético entre estos dos arrecifes.

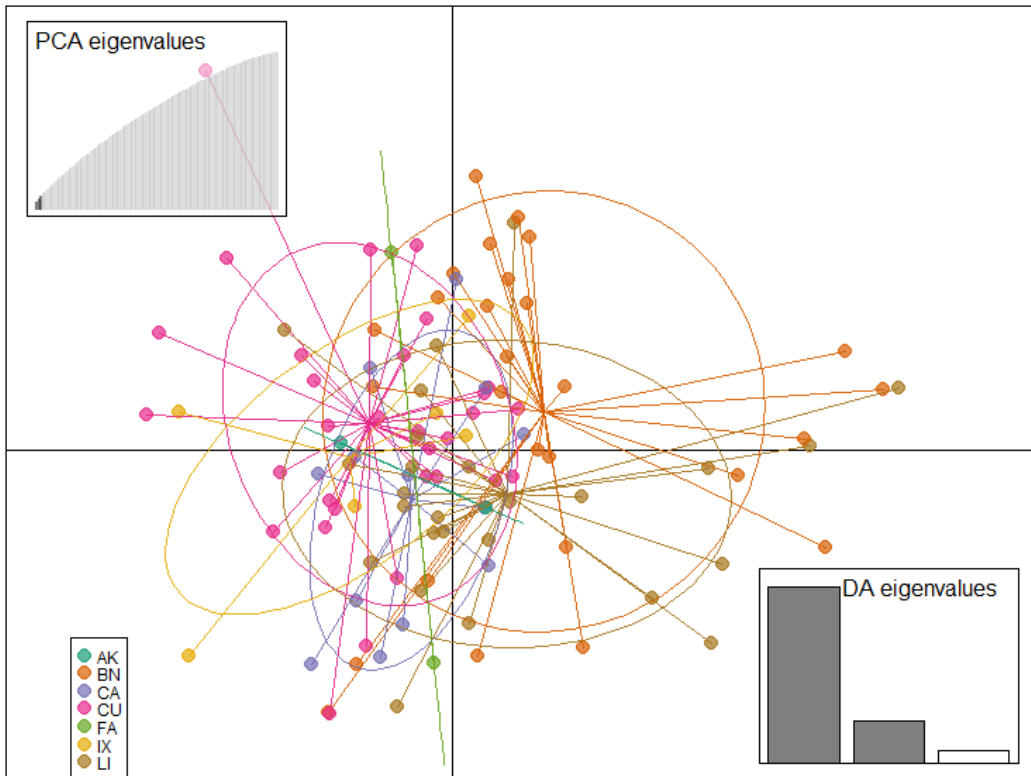


Figura 7. El análisis discriminante de componentes principales basado en marcadores SNP, muestra que no existe una separación en grupos de las poblaciones estudiadas en el norte de Quintana Roo, esto indica la presencia de una población panmítica de *A. palmata*.

El DAPC también incluye la probabilidad de pertenencia de cada individuo a cada una de las poblaciones. En general, el gráfico muestra que los arrecifes muestreados en el norte de Quintana Roo presentan un importante intercambio genético entre ellos (Figura 8).

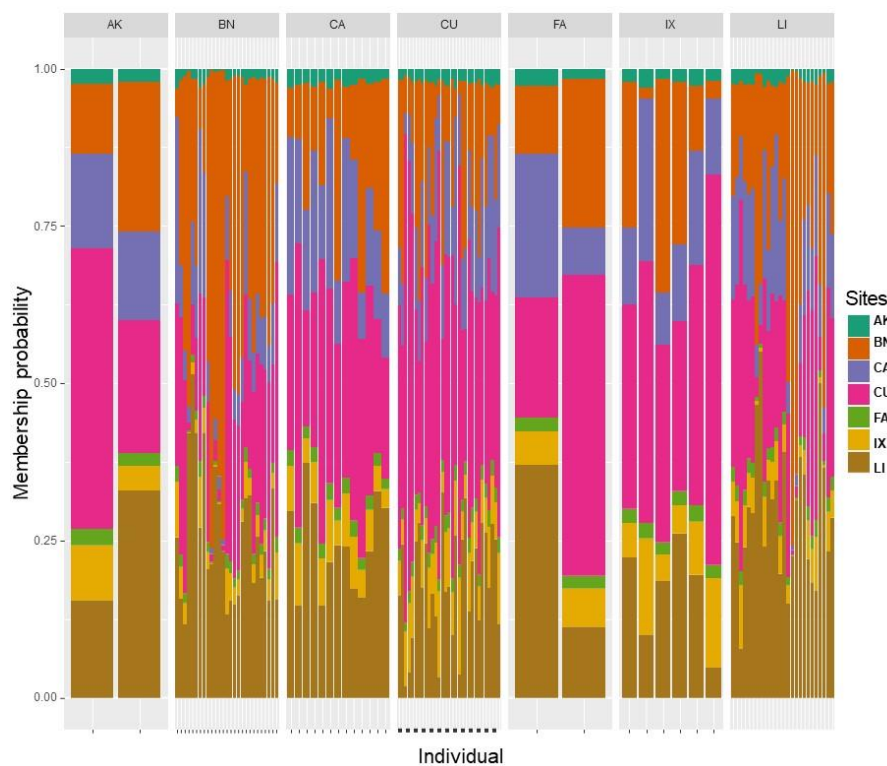


Figura 8. Gráfico de barras del DAPC, el eje x representa cada muestra, y el eje y muestra la probabilidad de pertenencia de cada individuo a cada población mostradas en color

Si las poblaciones están conectadas unas con otras, es posible la recuperación de un arrecife degradado únicamente por el proceso de reclutamiento de larvas provenientes de otros arrecifes lejanos y bien conservados; de tal manera que una fuerte conectividad entre áreas implica que poblaciones locales pueden depender de procesos que ocurren en otras partes (Lee et al., 1994). En estos casos se dice que, el flujo genético contribuirá al mantenimiento de la variabilidad genética de las especies y evitará su extinción (Harrison y Wallace, 1990).

5.1.5 Prueba de Mantel

Nuestros resultados mostraron una correlación positiva entre la distancia geográfica y la distancia genética ($R_{xy} = 0.68$, $p = 0.04$), es decir, existe mayor diferenciación entre grupos poblacionales distantes, lo que implica una disminución del flujo genético al aumentar la distancia entre los arrecifes muestreados (Figura 9).

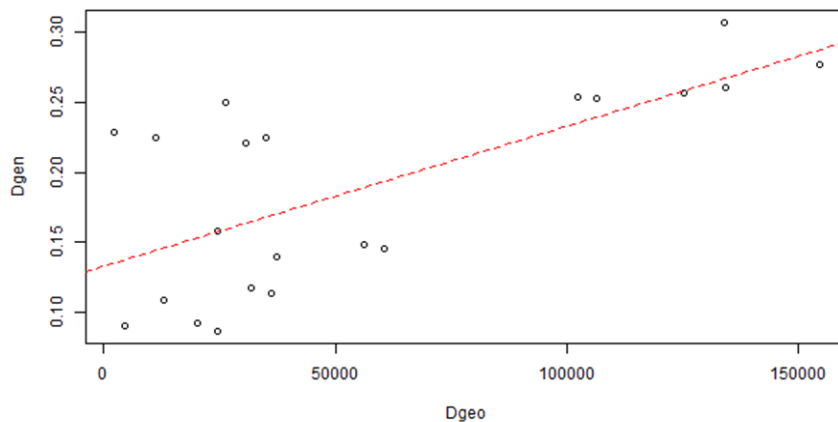


Figura 9. Correlación entre distancia genética y geográfica.

De tal forma que los arrecifes que presentan menor flujo genético son El Farito y Akumal (Tabla 7), separados por una distancia de 116.73 km (Tabla 2). Esto, apoya los resultados de estudios anteriores que han evaluado poblaciones de *Acropora* a nivel regional, donde sus resultados muestran poblaciones estructuradas con un reducido o nulo flujo genético, al existir un gran distanciamiento geográfico entre las poblaciones evaluadas (Devlin-Durante y Baums 2017, Drury et al. 2016, Hemond & Vollmer, 2010).

La prueba de Mantel indica una disminución del flujo genético entre poblaciones distantes. Considerando los resultados obtenidos en el MNS y el DAPC existe una población genéticamente conectada al Norte de Quintana Roo. Sin embargo, también debemos considerar factores ambientales como la corriente y el ciclo de vida de *A. palmata*. Estudios sugieren alta correlación entre las corrientes superficiales oceánicas y las rutas de dispersión larval, de modo que las especies con larvas planctónicas que habitan regiones conectadas por fuertes corrientes debería mostrar una alta similitud genética (Roberts, 1997). En cuanto al ciclo de vida de *A. palmata*, después de la fertilización, las larvas de *A. palmata* experimentan un período de desarrollo de 78 h antes de mostrar los primeros signos de motilidad (Baums

et al., 2006). Las larvas pelágicas se vuelven competentes para asentarse en 5 días, pero pueden permanecer planctónicas hasta 20 días (Baums et al., 2005).

5.2 *Acropora cervicornis*

5.2.1 Genotipos y clonalidad

Los resultados encontrados para ambas especies *A. cervicornis* y *A. palmata* son similares. Se secuenciaron un total de 58 individuos de *A. cervicornis* pertenecientes a 2 sitios naturales, La Cadenita y El Farito, y un vivero cerca de Isla Mujeres. Al realizar los filtros de calidad fueron excluidos de los análisis 12 individuos debido a que presentaban más del 70% de datos faltantes (Anexo I). Se encontraron un total de 25 Genotipos Multilocus y 22 clones que pertenecen al genotipo MLG.39 (Tabla 11). El resto de los MLGs están representados por un solo individuo (Figura 10). Para los análisis de poblaciones se incluyó la muestra 112 del vivero para representar al genotipo MLG.39.

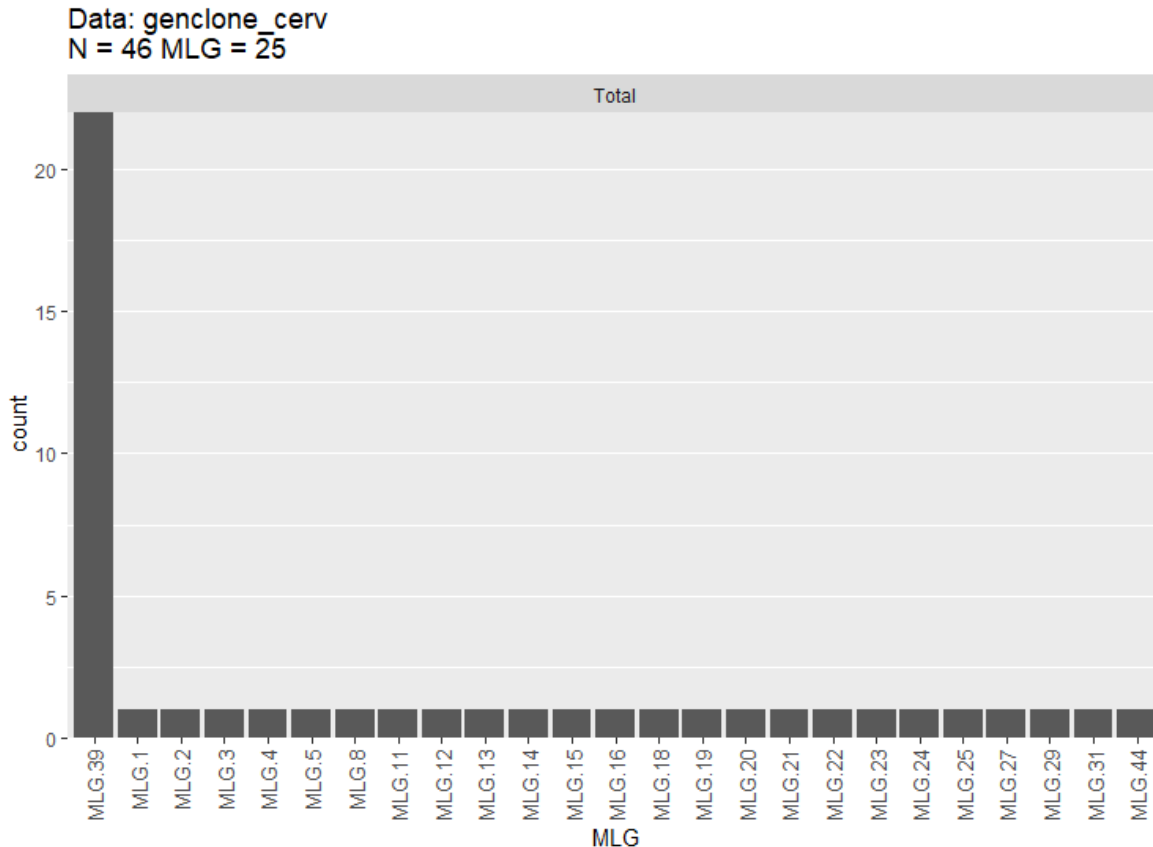


Figura 10. Gráfico con el número de individuos que corresponde a cada uno de los 25 genotipos encontrados, 22 individuos se consideran clonales por pertenecer al genotipo MLG.39.

Encontramos que la mayoría de los clones se encuentran en La Cadenita y El Farito (Tabla 12), por lo que se pueden considerar como sitios altamente clonales para *A. cervicornis*, es decir, son sitios donde predomina la reproducción asexual por fragmentación. Los dos clones encontrados en el vivero podrían ser fragmentos colectados en estos dos sitios. El Farito y la Cadenita tienen una distancia de 1.68 km entre ellos. En el estudio realizado por Japaud y colaboradores (2019), en las Antillas Menores, encontraron que la distancia máxima entre dos clones identificados de *A. cervicornis* fue de al menos 60 m, mientras que fue de 25 m para *A. palmata*.

Tabla 11. Individuos clonales que pertenecen al genotipo MLG.21

Nearest neighbor - 0.023- Genotipo MLG.39		
Número	Individuo	Sitio
1	117	Farito
2	118	Farito
3	119	Farito
4	124	Farito
5	127	Farito
6	128	Farito
7	138	Farito
8	140	Farito
9	151	Farito
10	168	Farito
11	129	Cadenita
12	130	Cadenita
13	144	Cadenita
14	146	Cadenita
15	152	Cadenita
16	165	Cadenita
17	167	Cadenita
18	169	Cadenita
19	171	Cadenita
20	72	Vivero
21	112	Vivero
22	194	Chemuyil

5.2.2 Estadísticos poblacionales

5.2.2.1 Diversidad genética

Nuestros resultados muestran que la restauración de arrecifes realizada mediante el uso de corales criados en viveros contiene suficiente variación genética ($H = 2.89$), que incluso es mayor a la de algunas poblaciones naturales como El Farito ($H = 0.69$) y La Cadenita ($H = 1.60$) (Tabla 12). Ambos sitios albergan una importante población de *A. cervicornis*, sin embargo, como se mencionó anteriormente son sitios altamente clonales (Tabla 11).

El valor máximo de heterocigosidad esperada se registró en el Vivero ($H_e = 0.24$) y el menor en La Cadenita ($H_e = 0.22$). Los valores de heterocigosidad esperada mostraron que la probabilidad de encontrar un individuo heterocigoto al azar en una muestra es menor del 25% (<0.25) en cada sitio de muestreo (Tabla 12). También observamos que, al igual que en la población de *A. palmata*, H_o es mayor que H_e en los tres sitios de muestreo. Los valores de heterocigosidad encontrados en este estudio no muestran relación con el N , ya que en El Farito solo fueron evaluados dos individuos y en el Vivero 18. Es importante resaltar que el vivero cuenta con una mayor diversidad genética, debido a que es abastecido con fragmentos que provienen de distintos sitios del Caribe Mexicano, así como también por individuos producidos por reproducción sexual.

Tabla 12. Estadísticos poblacionales

	N	MLG	H	G	λ	H_o	H_s	F_{IS}
Vivero	18	18	2.89	18	0.944	0.300	0.241	-0.166
Cadenita	5	5	1.609	5	0.800	0.308	0.229	-0.249
Farito	2	2	0.693	2	0.500	0.310	0.230	-0.286

N – No. De individuos; MGL – Genotipos Multilocus; H - Índice de Shannon-Wiener de la diversidad MLG. (Shannon 1948); G - Índice de Stoddart y Taylor de diversidad MLG (Stoddart y Taylor 1988); λ (lambda) - Índice de Simpson; H_o - Heterocigosidad observada; H_e - Heterocigosidad esperada de Nei 1978. (Nei 1978); F_{IS} - Coeficiente de endogamia.

En un estudio realizado en Florida y República Dominicana se encontraron patrones alélicos que sugieren que los viveros tienen el potencial de albergar diversidad genética (H_e y N_a) ligeramente elevada con respecto a los arrecifes silvestres, por lo tanto las redes de restauración contienen recursos genéticos apropiados y representativos (Drury et al., 2017).

Cada uno de los corales de vivero de FRT era un genotipo único [21], lo que podría conducir a una sobreestimación de la diversidad genética EN (Drury et al., 2016).

5.2.2.2 Coeficiente de endogamia - F_{IS}

Obtuvimos un valor de $F_{IS} = -0.2225$ estimado para toda la población de *A. cervicornis* y para cada uno de los sitios de muestreo ($F_{IS} = -0.16 - -0.28$) (Tabla 12). Esto indica que la población está compuesta mayormente por heterocigotos, lo que sugiere que las poblaciones presentan reproducción aleatoria

5.2.3 Estructura genética

5.2.3.1 Índice de fijación – F_{ST}

Los resultados de 3,279 SNPs, en 25 individuos de *A. cervicornis* y los valores de F_{ST} indican un elevado flujo genético entre poblaciones ($F_{ST} = 0.033 - 0.063$) (Tabla 14). El AMOVA mostró que la variación dentro de las poblaciones es mayor (99.88%), que la variación entre poblaciones (0.11%, $\phi = 0.011$). Lo anterior sugiere la presencia de una población panmíctica ($F_{ST} = 0.0045$, $p = 0.47$) al Norte del Caribe Mexicano. Dentro del Tracto Arrecifal de Florida, el análisis de *A. cervicornis* utilizando microsatélites mostró poca diferenciación de la población y sin estructura poblacional significativa (Baums et al., 2010). Sin embargo, la diferenciación genética significativa fue evidente cuando se extendió el análisis a escalas más amplias a nivel del Caribe. Estos resultados se confirmaron con secuencias de la región control mitocondrial que no mostraron una estructura de población significativa para *A. cervicornis* dentro del Tracto Arrecifal de Florida (Hemond & Vollmer, 2010). Drury y colaboradores (2016) mostraron, por primera vez a través de GBS y marcadores SNP, la estructura de la población en el Tracto Arrecifal de Florida y la alta diversidad dentro de las poblaciones de *A. cervicornis*, incluso dentro de un solo arrecife.

A diferencia de la población de *A. palmata*, para *A. cervicornis* solo se analizaron dos poblaciones muy cercanas geográficamente, que se encuentran a una distancia de 1.68 km aproximadamente.

	Vivero	Cadenita
Cadenita	0.033	

Tabla 13. Valores del índice de **Farito** | 0.057 0.063 fijación (F_{ST}) que mide de la diferenciación de la población.

5.2.3.2 Red de extensión mínima

Los resultados del MSN muestran la distribución espacial de los MLGs a través de los diferentes parches, muestra también la distancia entre los diferentes MLGs (Figura 11). No se encontró un patrón de agrupamiento entre los MLGs lo que confirma el alto flujo genético entre los sitios de muestreo, como lo muestran los valores pareados de F_{ST} y el AMOVA. La topología de la red sugiere que el MLG112 perteneciente al vivero es el más ancestral.

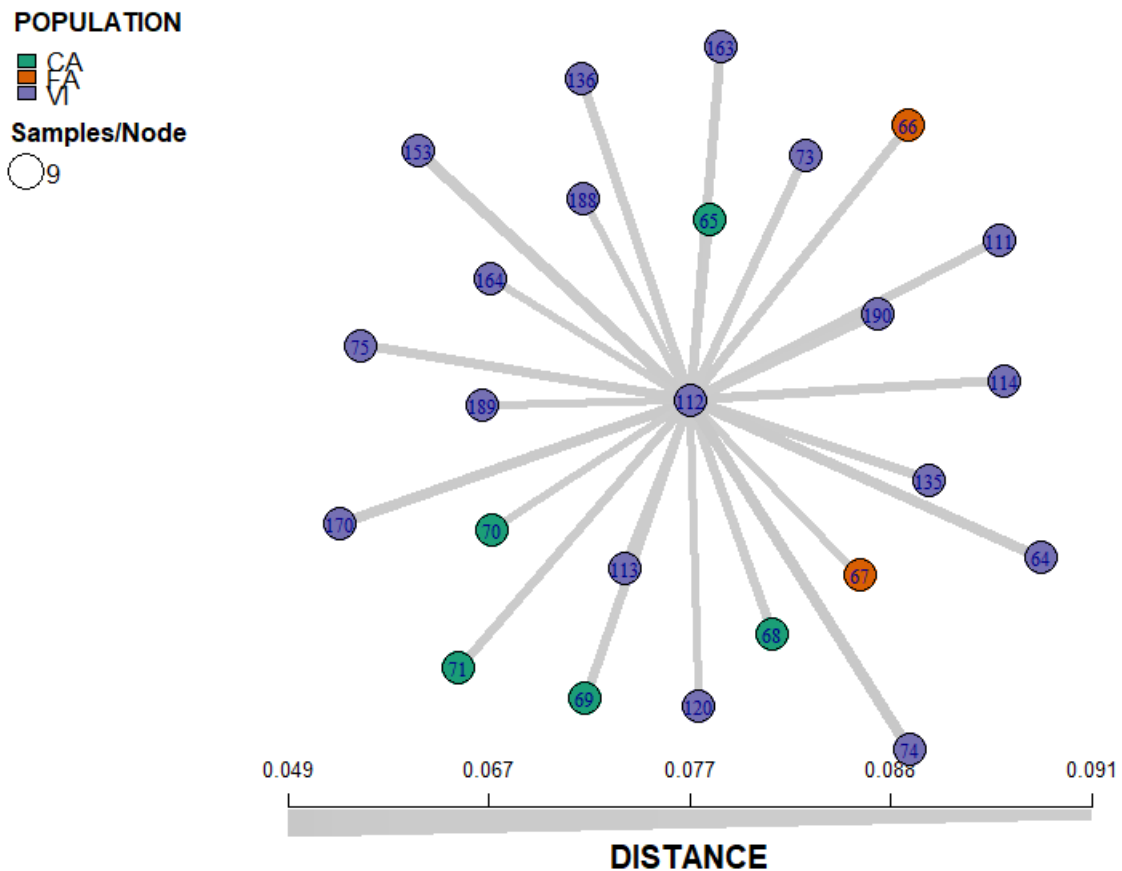


Figura 11. MNS donde cada círculo representa un MLG (genotipo), cada color representa un arrecife, de modo que los círculos multicolores representan los MLG encontrados en los arrecifes. La longitud y el grosor de las líneas que unen los MLG representan su distancia genética calculada como el número de alelos diferentes.

5.2.3.3 Análisis Discriminante de Componentes Principales

En el DAPC es posible observar que los tres puntos de muestreo se superponen dentro de la elipse que forma los individuos que pertenecen al Vivero, ya que al estar constituido con individuos provenientes de diferentes puntos del Caribe Mexicano presenta una mayor diversidad y se encuentra relacionado genéticamente con los individuos de las poblaciones naturales (Figura 12). Estos resultados difieren por los reportados por Drury y colaboradores (2017), que en su análisis DAPC se observó una separación de las poblaciones de *A. cervicornis* probablemente influenciada por la presencia de alelos únicos.

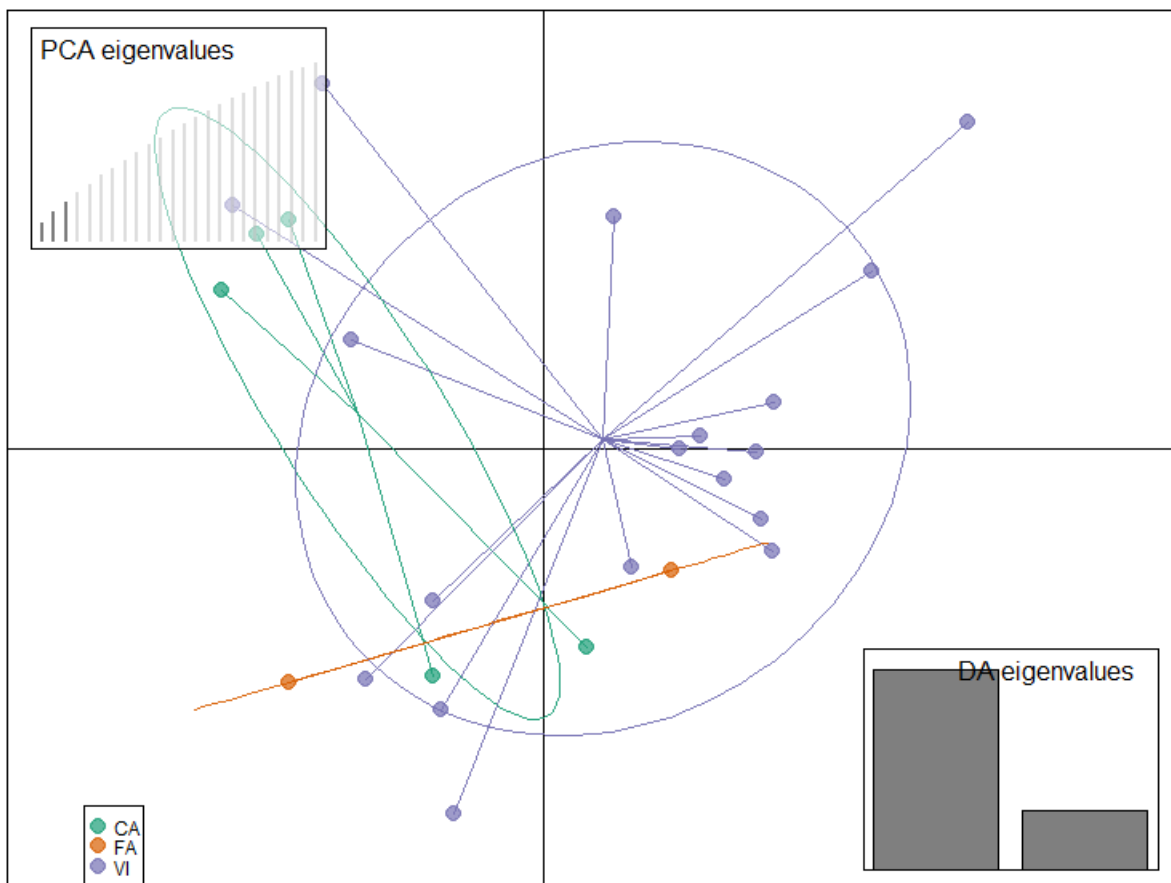


Figura 12. Análisis discriminante de componentes principales basado en marcadores SNP.

La probabilidad de pertenencia de cada individuo a cada una de las poblaciones se muestra en el gráfico de barras del DAPC (Figura 13). Observamos que los sitios de muestreo presentan intercambio genético entre sí.

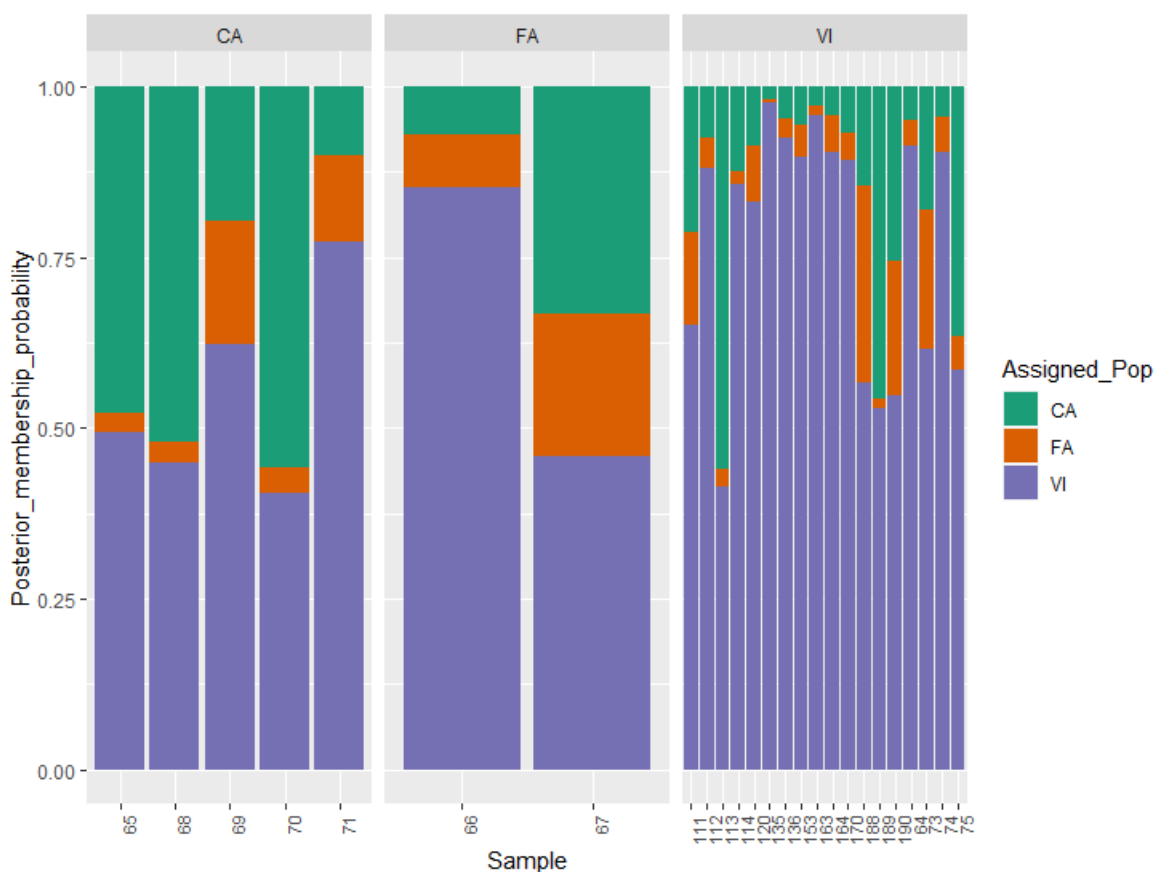


Figura 13. Gráfico de barras del DAPC, el eje x representa cada muestra, y el eje y muestra la probabilidad de pertenencia de cada individuo a cada población o arrecife.

5.2.4 Prueba de Mantel

Los resultados mostraron una correlación positiva entre la distancia geográfica y la distancia genética ($R_{xy} = 0.87$, $p = 0.39$), es decir, existe mayor diferenciación entre grupos

poblacionales distantes, lo que implica una disminución del flujo genético al aumentar la distancia entre los arrecifes muestreados (Figura 14). Debemos considerar que solo se evaluaron tres sitios de muestreo y uno de ellos es un vivero de coral.

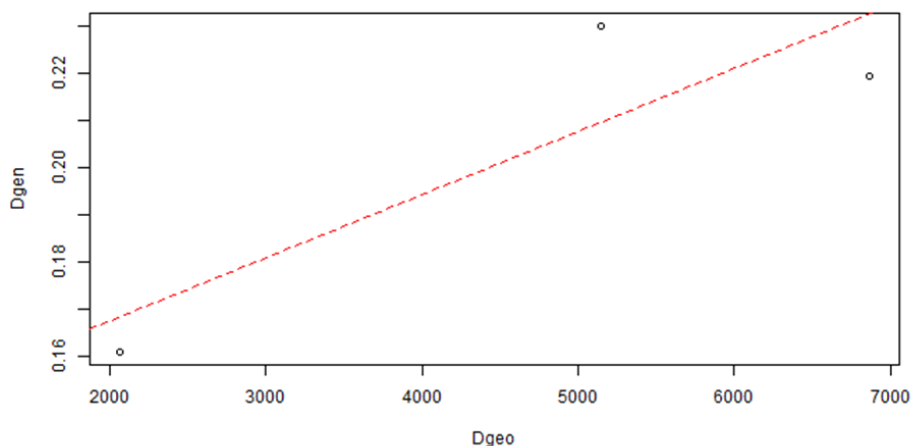


Figura 14. Correlación entre distancia genética y geográfica.

6 SEGUIMIENTO AL PROGRAMA DE RESTAURACIÓN

6.1 Genotipos de fragmentos multipoda

En el Parque Natural Garrafón, en Isla Mujeres, fueron trasplantados fragmentos multipoda de *A. palmata*, originarios del arrecife Limones. Estos fragmentos fueron colocados en una estructura de cemento (Figura 15), previamente colocada en el arrecife. En la estructura son colocados los fragmentos multipoda que pertenecen al mismo genotipo, con el fin de que dichos fragmentos crezcan, se unan y cubran toda la estructura. Esto ayuda a incrementar rápidamente la cobertura coralina en el arrecife restaurado.



Figura 15. Estructura de cemento donde se colocan lo fragmentos multipoda

A través de los análisis genómicos fue posible identificar los genotipos de algunos fragmentos multipoda utilizados para restaurar el arrecife del Parque Nacional Garrafón (Tabla 14).

Tabla 14. Genotipos de las colonias trasplantadas en el Parque Natural Garrafón

Muestra	Genotipo	Etiqueta en campo	Zona de origen	Zona de trasplante
24	MLG.104	112 amarilla	Limonas	El Garrafón
26	MLG.54	115 amarilla	Limonas	El Garrafón
182	MLG.21	119 amarilla	Limonas	El Garrafón

6.2 Colonias con gametos en el arrecife Cuevones

Durante la colecta en el arrecife Cuevones, se hicieron cortes apicales a las colonias producidas por propagación clonal, para poder observar los gametos embebidos en el tejido del coral (Figura 16). Los gametos fueron observados en las 9 colonias las cuales fueron genotipificadas (Tabla 15). El resto de las colonias con su respectivo genotipo se pueden observar en el Anexo III.



Figura 16. Colonia de *A. palmata* producida por propagación clonal y trasplantada en el arrecife Cuevones. Genotipo: MLG.102(a). Etiqueta en campo 71 roja (b). genotipo MLG 102 con gametos (c). Fotografía: Andrés Morales.

Tabla 15. Colonias producidas por propagación clonal con gametos genotipificadas

Muestra	Genotipo	Etiqueta en campo
93	MLG.74	74 rojo
95	MLG.24	152 rojo
96	MLG.102	71 rojo
97	MLG.13	58 rojo
98	MLG.95	57 rojo
105	MLG.17	12 verde
106	MLG.94	169 rojo
108	MLG.4	145 rojo
110	MLG.46	27 rojo

6.3 Colonias previamente genotipificadas en Bajito Nizuc

En este apartado se muestran los genotipos de las colonias previamente genotipificadas con microsatélites y que en este proyecto fueron genotipificadas utilizando Secuenciación del Genoma Completo de baja cobertura y SNPs. Con ambas técnicas se obtuvieron genotipos diferentes para cada una de las colonias (Tabla 16). La colonia con la etiqueta 73 (muestra 29) fue excluida de los análisis por presentar el 83% de **datos faltantes** (Anexo II).

Tabla 16. Colonias genotipificadas con microsatélites y SNPs

Muestra	Etiqueta en campo	Genotipo con SNPs	Etiqueta previa en campo	Genotipo con Microsatélites
31	132 verde	MLG.14	58	5
34	81 blanco	MLG.61	62	1
30	84 verde	MLG. 20	67	4

*Esta colonia estaba marcada como genotipificada, pero no contamos con la información del genotipo.

6.4 Genotipificación de colonias reproductoras

En Bajito Nizuc se tenían identificadas (etiquetas: 152, 153 y 161) las colonias de *A. palmata* que desovaron en años previos a la colecta. Se obtuvieron genotipos diferentes para estas colonias (Tabla 17). La colonia con la etiqueta 161 (muestra 55) fue excluida de los análisis por presentar el 60% de datos faltantes (Anexo II).

Tabla 17. Genotipos de colonias reproductoras en Bajito Nizuc

Muestra	Etiqueta en campo	Etiqueta previa en campo	Genotipo
48	59 verde	153	MLG.58
50	32 amarilla	152	MLG.77

6.5 Morfotipos en Bajito Nizuc

Encontramos genotipos diferentes para cada uno de los tres morfotipos asignados (1. Ramas en forma de plato 2. Ramas delgadas y 3. Ramas en forma tubular) (Tabla 18 y Figura 17). Bajito Nizuc es una zona muy somera (0.5 – 4 m), sin embargo, observamos el morfotipo 1 en la base del parche coralino, el 2 en la parte intermedia y el 3 en la parte superior del parche, cercana a la superficie, donde el oleaje es más intenso, probablemente esta forma tubular confiere mayor fuerza a las ramas de *A. palmata*. Lo anterior hace evidente la plasticidad fenotípica de esta especie porque las diferencias fenotípicas responden a los diferentes hábitats.

Tabla 18. Morfotipos de *A. palmata* en Bajito Nizuc con su correspondiente genotipo

Muestra	Genotipo	Etiqueta en campo	Morfotipo
33	MLG.41	174 naranja	1
35	MLG.64	80 blanca	2
42	MLG.62	110 naranja	2
43	MLG.78	141 naranja	3
44	MLG.40	126 verde	2
45	MLG.81	191 verde	1

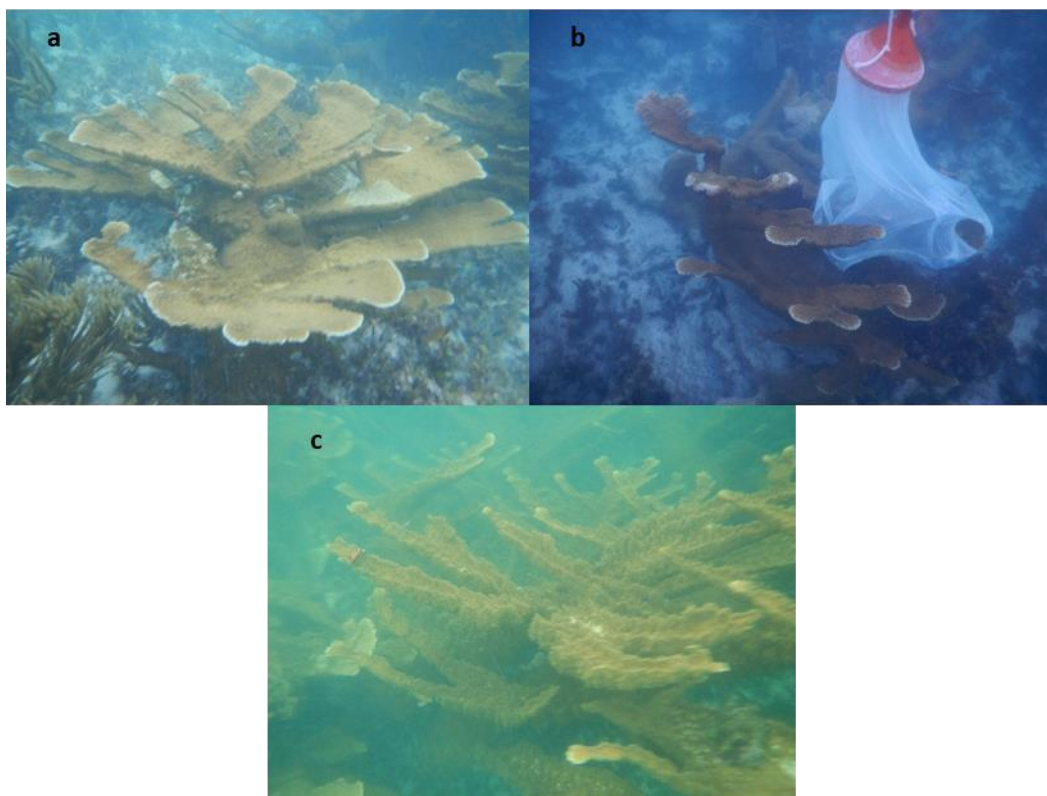


Figura 17. Morfotipos de *A. palmata* en Bajito Nizuc. Genotipo: MLG.41, Morfotipo 1 (a). MLG.64, Morfotipo 2, la colonia presenta una red para la colecta de gametos (b). Genotipo MLG 78 Morfotipo 3 (c).

6.6 Vivero

Los viveros de coral son ecológica y evolutivamente importantes, actúan o funcionan como reservorios genéticos y son la fuente sostenible de tejido de coral que se utiliza para la restauración activa de especies amenazadas como *A. cervicornis* (Drury et al., 2017, Schopmeyer et al. 2012). Los resultados presentados en este trabajo sugieren que el vivero mantiene los patrones naturales de diversidad (Figura 11), convirtiéndose en un recurso que puede replicar la diversidad de las poblaciones silvestres, y que permite aumentar la diversidad intraespecífica; conduciendo potencialmente a una mejora de la biodiversidad y función del ecosistema (Drury et al., 2017). Sin embargo, debe reconocerse que la cría en vivero de larvas y fragmentos impone una selección involuntaria de genes adaptados a viveros (Christie et al., 2012; Horreo et al., 2018; O'Donnell et al., 2018) siendo que algunos individuos mueren al ser trasplantados a los arrecifes degradados o disminuyen su tasa de

crecimiento, aun cuando dicha colonia trasplantada tenga un excelente crecimiento en el vivero.

6.7 ¿Cuántas colonias de coral son adecuadas para el trasplante?

Baums y colaboradores (2019) recomiendan coleccionar y trasplantar de tres a seis colonias diferentes de coral. Tres o cuatro colonias diploides contienen aproximadamente la mitad de los alelos comunes (frecuencia >5%) presentes en una población. Por lo tanto, el muestreo de tres o cuatro colonias de un parche de coral capturaría muchos, si no la mayoría, de los alelos que son localmente adaptativos, ya que se espera que estos alelos sean comunes dentro del parche de coral debido a la selección natural. También mencionan que el número mínimo de colonias de coral diferentes genéticamente, para cada especie propagada, en un vivero debería ser del orden de 20-25 e incluir representantes de sitios de arrecife que abarquen toda la gama de variación ambiental ocupada por la especie dentro de la jurisdicción de restauración. Este número de colonias debería contener más del 95% de los alelos comunes presentes localmente en una especie.

Drury y colaboradores (2017), utilizando la heterocigosidad esperada como métrica de la diversidad, mencionan que es necesario trasplantar al menos cinco individuos de cada vivero para alcanzar la heterocigosidad media de los arrecifes silvestres, si bien cinco individuos cumplen la heterocigosidad media esperada de un arrecife silvestre, se necesitan al menos 10 para garantizar que los efectos del muestreo cumplan este límite, es decir, que todos los conjuntos seleccionados al azar estén por encima del umbral. A medida que el número de individuos mantenidos en los viveros aumenta más allá de 10, no se produce un aumento sustancial de la diversidad genética.

7 IMPLICACIONES EN EL PROGRAMA DE RESTAURACIÓN

- Es una buena estrategia de restauración combinar reproducción sexual y asexual, ya que permite el aumento de la diversidad genética o al menos alcanzar la de los arrecifes naturales actuales. La introducción de genotipos de coral procedentes de otros lugares, permiten acelerar la recuperación y aumentar la resiliencia. Sin embargo, es importante considerar y hacer pruebas, en condiciones controladas para confirmar, si estas colonias son capaces de reproducirse entre sí (compatibilidad sexual), tomando en cuenta los valores de F_{IS} obtenidos.
- Observamos que la heterocigosidad observada es mayor que la esperada, esto indica que la población está compuesta mayormente por heterocigotos, lo que sugiere que las poblaciones presentan reproducción aleatoria y que mantiene la diversidad genética en la población.
- Bajito Nizuc y Limones son los arrecifes naturales más diversos de la zona y presentan un importante flujo genético entre ellos. Por lo que son importantes arrecifes “donadores” para la restauración de arrecifes de coral.
- El vivero de *A. cervicornis* es una importante fuente de variabilidad genética, al estar conformado por diversos genotipos. Sin embargo, se debe reconocer que la cría en vivero de larvas y fragmentos impone una selección involuntaria de genes adaptados a viveros, siendo que algunos individuos mueren al ser trasplantados a los arrecifes degradados o disminuyen su tasa de crecimiento, aun cuando dicha colonia trasplantada tenga un excelente crecimiento en el vivero. Por lo que se recomienda no exceder su estadía en el vivero, una vez que se haya alcanzado la talla adecuada para su trasplante.
- La Cadenita y el Farito son sitios altamente clonales, por lo que es importante no tomar demasiadas colonias donadoras de estos arrecifes y aprovecharlos como fuentes de fragmentos multipoda para acelerar el aumento de la cobertura coralina.

- Después de perder casi el 80% de las poblaciones de acroporidos en el Caribe, se consideraría importante conservar los genotipos que encontramos en este estudio, ya que están mostrando ser resistentes a las condiciones de cambio climático actuales.
- Tomando en cuenta que los arrecifes de esta zona presentan conectividad genética y están manteniendo sus índices de diversidad genética, el programa de restauración representa una buena estrategia de apoyo en la recuperación de los arrecifes del Caribe mexicano.
- **El uso de poblaciones locales preserva la identidad genética preexistente y restaura los patrones anteriores de variación genética (Baums, 2008, 64).**
- **Recuperar las colonias etiquetadas, y que ahora conocemos su genotipo, para hacer el bando genético y comenzar con la rastreabilidad de genotipos, pruebas de compatibilidad sexual y selección de genotipos resistentes.**

8 CONCLUSIÓN

Nuestros resultados muestran que las poblaciones de *A. palmata* y *A. cervicornis* al Norte del Caribe Mexicano no se encuentran estructuradas genéticamente y presentan alto flujo genético, por lo que constituyen dos poblaciones panmícticas. La estrategia de combinar la reproducción asexual y sexual para la restauración de arrecifes ha mostrado ser exitosa en cuanto a mantener e incluso aumentar los valores de diversidad genética. Además, de que el vivero del CRIAP-INAPESCA cuenta con una importante diversidad genética. Se recomienda aplicar las estrategias, evaluadas en este trabajo, del programa del CRIAP y sus colaboradores a otros programas de restauración, esto permitirá la conservación de la diversidad genética en el Caribe mexicano y cumplir los objetivos de los programas de restauración.

9 AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por la Fundación Rufford (secuenciación), el CRIAP-INAPESCA (muestreo) y la beca a Viridiana Alvarado-Ceron número 628613 del CONACyT.

Agradecemos al equipo de trabajo de la Dra. Padilla del CRIAP (Adrián Andrés Morales, Sara Gutiérrez Plata, Andrea Marina Sánchez López, David Jesús González Vázquez y Arcelia Romero Nava) por su apoyo y asistencia en el muestreo; a la Dra. Banaszak y su equipo de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales de Puerto Morelos del ICMYL-UNAM, por proporcionar las muestras de reclutas sexuales colectadas en el arrecife Cuevones; a Margaret Schedl de la Universidad de Rhode Island por la elaboración de las genotecas; al Dr. Emanuel Hernández por prestar el servidor para los análisis bioinformáticos y al Dr. José Quinatzín por su apoyo en la medición de ADN genómico, ambos del CINVESTAV-Unidad Mérida.

10 BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Ayre, D. J., & Hughes, T. P. (2000). Genotypic diversity and gene flow in brooding and spawning corals along the great barrier reef, Australia. *Evolution*, 54(5), 1590–1605. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00704.x>
- Baums, I., Paris, C. B., & Chérubin, L. M. (2006). A bio-oceanographic filter to larval dispersal in a reef-building coral. *Limnology and Oceanography*, 51(5), 1969–1981. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.5.1969>
- Baums, I B, Johnson, M. E., Devlin-Durante, M. K., & Miller, M. W. (2010). Host population genetic structure and zooxanthellae diversity of two reef-building coral species along the Florida Reef Tract and wider Caribbean. *Coral Reefs*, 29(4), 835–842. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0645-y>
- Baums, Iliana B., Miller, M. W., & Hellberg, M. E. (2005). Regionally isolated populations of an imperiled Caribbean coral, *Acropora palmata*. *Molecular Ecology*, 14(5), 1377–1390. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02489.x>
- BJ Knaus, and N. G. J. T. (n.d.). *GBS analysis*. Retrieved June 30, 2022, from https://grunwaldlab.github.io/Population_Genetics_in_R/gbs_analysis.html
- Christie, M. R., Marine, M. L., French, R. A., & Blouin, M. S. (2012). Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(1), 238–242. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1111073109>
- CONANP. (2018). *Programa de Manejo. Reserva de la Biósfera Caribe Mexicano*. 375. https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/191_libro_pm.pdf
- Devlin-Durante, M. K., & Baums, I. B. (2017). Genome-wide survey of single-nucleotide polymorphisms reveals fine-scale population structure and signs of selection in the threatened Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*. *PeerJ*, 5.

- <https://doi.org/10.7717/peerj.4077>
- Drury, C., Schopmeyer, S., Goergen, E., Bartels, E., Nedimyer, K., Johnson, M., Maxwell, K., Galvan, V., Manfrino, C., & Lirman, D. (2017). Genomic patterns in *Acropora cervicornis* show extensive population structure and variable genetic diversity. *Ecology and Evolution*, 7(16), 6188–6200. <https://doi.org/10.1002/ece3.3184>
- Foster, N. L., Baums, I. B., & Mumby, P. J. (2007). Sexual vs. asexual reproduction in an ecosystem engineer: the massive coral *Montastraea annularis*. *The Journal of Animal Ecology*, 76(2), 384–391. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2656.2006.01207.X>
- Gómez-Campo, K. J. (2015). *VARIABILIDAD GENETICA DE Acropora palmata (LAMARCK, 1816) EN EL CARIBE MEXICANO*. UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO.
- Grünwald, J., N., & Hoheisel, G. A. (2006). Hierarchical analysis of diversity, selfing, and genetic differentiation in populations of the oomycete *Aphanomyces euteiches*. *Phytopathology*, 96(10), 1134–1141. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-96-1134>
- Grünwald, N. J., Goodwin, S. B., Milgroom, M. G., & Fry, W. E. (2003). Analysis of genotypic diversity data for populations of microorganisms. *Phytopathology*, 93(6), 738–746. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2003.93.6.738>
- Hemond, E. M., & Vollmer, S. V. (2010). Genetic diversity and connectivity in the threatened staghorn coral (*Acropora cervicornis*) in Florida. *PLoS ONE*, 5(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008652>
- Horreo, J. L., Valiente, A. G., Ardura, A., Blanco, A., Garcia-Gonzalez, C., & Garcia-Vazquez, E. (2018). Nature versus nurture? Consequences of short captivity in early stages. *Ecology and Evolution*, 8(1), 521–529. <https://doi.org/10.1002/ECE3.3555>
- Japaud, A., Bouchon, C., Magalon, H., & Fauvelot, C. (2019). Geographic distances and ocean currents influence Caribbean *Acropora palmata* population connectivity in the Lesser Antilles. *Conservation Genetics*, 20(3), 447–466. <https://doi.org/10.1007/s10592-019-01145-9>
- Johnson, M. E., Key, B. P., Lustic, C., Key, B. P., Bartels, E., Beach, D., & Larson, L. (2011). *Guía de Restauración de Acropora del Caribe*.
- Kramer, P.A. Kramer, P. R. (2000). *Impacts of Hurricane Mitch and 1998 coral bleaching ECOLOGICAL OF THE. January 2000*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.29955.20004>
- Mackenzie, J. B., Munday, P. L., Willis, B. L., Miller, D. J., & Van Oppen, M. J. H. (2004). Unexpected patterns of genetic structuring among locations but not colour morphs in *Acropora nasuta* (Cnidaria; Scleractinia). *Molecular Ecology*, 13(1), 9–20. <https://doi.org/10.1046/J.1365-294X.2003.02019.X>
- O'Donnell, K. E., Lohr, K. E., Bartels, E., Baums, I. B., & Patterson, J. T. (2018). *Acropora cervicornis* genet performance and symbiont identity throughout the restoration process. *Coral Reefs*, 37(4), 1109–1118. <https://doi.org/10.1007/S00338-018-01743-Y/FIGURES/4>
- Padilla-Souza, C., Mata, E. R., Soto, M., González, J., & Ibarra, R. (2016). *Programa de Restauración de Arrecifes Coralinos : El Caso de Dos Áreas Afectadas por Encallamiento Coral Reef Restoration Program : The Case of Two Areas Affected by Ship Grounding Coral Reef Programme de Restauration : Le Cas de Deux Zones Affectés par É.*
- Puritz, J. B. (2022). *SNP Filtering Tutorial* <http://www.ddocent.com/filtering/>
- Reed, D. H., & Frankham, R. (2003). Correlation between Fitness and Genetic Diversity.

- Conservation Biology*, 17(1), 230–237. <https://doi.org/10.1046/J.1523-1739.2003.01236.X>
- Roberts, C. M. (1997). Connectivity and management of Caribbean coral reefs. *Science*, 278(5342), 1454–1457. <https://doi.org/10.1126/science.278.5342.1454>
- Rodríguez-Martínez, R. E., Banaszak, A. T., McField, M. D., Beltrán-Torres, A. U., & Álvarez-Filip, L. (2014). Assessment of *Acropora palmata* in the mesoamerican reef system. *PLoS ONE*, 9(4), 1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096140>
- Sellis, D., Callahan, B. J., Petrov, D. A., & Messer, P. W. (2011). Heterozygote advantage as a natural consequence of adaptation in diploids. *PNAS*, 108, 20666–20671. <https://doi.org/10.1073/pnas.1114573108>
- Shearer, T. L., Porto, I., & Zubillaga, A. L. (2009). Restoration of coral populations in light of genetic diversity estimates. *Coral Reefs*, 28(3), 727–733. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0520-x>
- Toro, M. A., & Caballero, A. (2005). Characterization and conservation of genetic diversity in subdivided populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1459), 1367. <https://doi.org/10.1098/RSTB.2005.1680>
- Vollmer, S. V., & Palumbi, S. R. (2007). Restricted gene flow in the Caribbean staghorn coral *Acropora cervicornis*: Implications for the recovery of endangered reefs. *Journal of Heredity*, 98(1), 40–50. <https://doi.org/10.1093/jhered/esl057>
- ZN Kamvar, S. E. and N. G. (n.d.). *AMOVA*. Retrieved July 1, 2022, from https://grunwaldlab.github.io/Population_Genetics_in_R/AMOVA.html

11 ANEXOS

AnexoII

Genotipos con datos de campo, los clones están marcados con negritas.

Número de muestra	Genotipo	Especie	Etiqueta de campo	Sitio de muestreo	Latitud	Longitud
120	MLG.11	A. cervicornis	105 verde	La Cadenita	21.25888	-86.75713
129	MLG.39	A. cervicornis	170 rojo	La Cadenita	*	*
130	MLG.39	A. cervicornis	31 azul	La Cadenita	*	*
146	MLG.39	A. cervicornis	54 verde	La Cadenita	21.25891	-86.75689
152	MLG.39	A. cervicornis	35 azul	La Cadenita	*	*
153	MLG.21	A. cervicornis	81 blanco	La Cadenita	*	*
163	MLG.8	A. cervicornis	165 rojo	La Cadenita	21.25839	-86.75716
164	MLG.1	A. cervicornis	140 verde	La Cadenita	21.25892	-86.75699
165	MLG.39	A. cervicornis	81 azul	La Cadenita	21.25902	-86.75714
167	MLG.39	A. cervicornis	180 rojo	La Cadenita	*	*
169	MLG.39	A. cervicornis	182 rojo	La Cadenita	21.25891	-86.75712
170	MLG.2	A. cervicornis	181 rojo	La Cadenita	*	*
171	MLG.39	A. cervicornis	12 azul	La Cadenita	21.25894	-86.75708
117	MLG.39	A. cervicornis	189 blanco	El Farito	21.2466	-86.74969

118	MLG.39	A. cervicornis	167 amarillo	El Farito	21.24728	-86.75008
119	MLG.39	A. cervicornis	79 azul	El Farito	21.24725	-86.74998
124	MLG.39	A. cervicornis	120 rojo	El Farito	21.24664	-86.74986
127	MLG.39	A. cervicornis	48 blanco	El Farito	21.24761	-86.75016
128	MLG.39	A. cervicornis	63 verde	El Farito	21.24683	-86.74998
135	MLG.12	A. cervicornis	130 amarillo	El Farito	21.24669	-86.74983
136	MLG.13	A. cervicornis	27 azul	El Farito	21.24655	-86.74961
138	MLG.39	A. cervicornis	189 amarillo	El Farito	21.24655	-86.74961
140	MLG.39	A. cervicornis	21 verde	El Farito	21.24663	-86.74973
144	MLG.39	A. cervicornis	21 verde	El Farito	21.24663	-86.74973
151	MLG.39	A. cervicornis	36 amarillo	El Farito	21.24554	-86.74925
168	MLG.39	A. cervicornis	83 amarillo	El Farito	21.24657	-86.74966
111	MLG.25	A. cervicornis	167 naranja	Vivero	21.206647	-86.743125
112	MLG.39	A. cervicornis	29 rojo	Vivero	21.206647	-86.743125
113	MLG.27	A. cervicornis	142 naranja	Vivero	21.206647	-86.743125
114	MLG.3	A. cervicornis	22 rojo	Vivero	21.206647	-86.743125
64	MLG.29	A. cervicornis	25 rojo	Vivero	21.206647	-86.743125
65	MLG.15	A. cervicornis	143 naranja	Vivero	21.206647	-86.743125
66	MLG.20	A. cervicornis	74 blanca	Vivero	21.206647	-86.743125
67	MLG.18	A. cervicornis	107 rojo	Vivero	21.206647	-86.743125
68	MLG.4	A. cervicornis	44 amarillo	Vivero	21.206647	-86.743125
69	MLG.24	A. cervicornis	192 naranja	Vivero	21.206647	-86.743125
70	MLG.5	A. cervicornis	24 rojo	Vivero	21.206647	-86.743125
71	MLG.19	A. cervicornis	78 blanco	Vivero	21.206647	-86.743125
72	MLG.39	A. cervicornis	77 blanco	Vivero	21.206647	-86.743125
73	MLG.14	A. cervicornis	139 rojo	Vivero	21.206647	-86.743125
74	MLG.44	A. cervicornis	79 blanco	Vivero	21.206647	-86.743125
75	MLG.31	A. cervicornis	26 rojo	Vivero	21.206647	-86.743125
188	MLG.22	A. cervicornis	132 amarillo	Vivero	21.206647	-86.743125
189	MLG.16	A. cervicornis	84 amarillo	Vivero	21.206647	-86.743125
190	MLG.23	A. cervicornis	19 naranja	Vivero	21.206647	-86.743125
194	MLG.39	A. cervicornis	537	Chemuyil	20.328517	-87.341514

Muestra	Genotipo	Especie	Etiqueta en campo	Etiqueta asociada	Sitio	Latitud	Longitud	Observaciones
1	MLG.45	A. pal	82 azul	107 verde	Limones	20.9887	-86.79648	
2	MLG.6	A. pal	18 naranja	16 rojo	Limones	20.9892	-86.79671	
3	MLG.100	A. pal	83 azul	99 naranja	Limones	20.98921	-86.79658	
4	MLG.48	A. pal	30 naranja	30 rojo	Limones	20.9888	-86.79659	
5	MLG.91	A. pal	47 verde	37 azul	Limones	20.98896	-86.79683	
6	MLG.25	A. pal	137 azul	149 blanco	Limones	20.98911	-86.79676	
7	MLG.86	A. pal	150 verde	150 azul	Limones	20.98859	-86.79678	
8	MLG.55	A. pal	28 azul	148 blanco	Limones	20.98828	-86.79398	
9	MLG.21	A. pal	8 azul	12 amarillo	Limones	20.98869	-86.79674	
10	MLG.44	A. pal	143 azul	161 verde	Limones	20.98906	-86.79674	
11	MLG.89	A. pal	49 verde	22 azul	Limones	20.98888	-86.79653	
12	MLG.66	A. pal	78 naranja	74 azul	Limones	20.98935	-86.7966	
14	MLG.27	A. pal	146 azul	163 verde	Limones	20.98883	-86.7966	
15	MLG.57	A. pal	168 naranja	182 verde	Limones	20.9754	-86.80672	
16	MLG.93	A. pal	89 azul	199 verde	Limones	20.97523	-86.80675	
17	MLG.69	A. pal	144 azul	162 naranja	Limones	20.98935	-86.79661	
18	MLG.21	A. pal	181 verde	181 blanco	Limones	20.98895	-86.79672	
19	MLG.113	A. pal	86 azul	102 verde	Limones	20.98924	-86.79655	
21	MLG.63	A. pal	81 blanco	76 rojo	Limones	20.9753	-86.80661	
22	MLG.18	A. pal	88 azul	198 verde	Limones	20.97561	-86.80685	
24	MLG.104	A. pal	112 amarilla grande	108 azul	Limones	20.97493	-86.80553	multipoda
26	MLG.54	A. pal	115 amarilla grande	53 verdee	Limones	20.97474	-86.80551	multipoda
177	MLG.28	A. pal	ND	15 azul	Limones	ND	ND	colecta 04/07/2019
178	MLG.97	A. pal	ND	17 rojo	Limones	ND	ND	colecta 04/07/2019
179	MLG.31	A. pal	ND	14 amarillo	Limones	ND	ND	colecta 04/07/2019
180	MLG.67	A. pal	ND	15 verde	Limones	ND	ND	colecta 04/07/2019
182	MLG.21	A. pal	119 amarilla grande	169 blanco	Limones	20.97543	-86.80665	multipoda
183	MLG.21	A. pal	25 verde	17 amarillo	Limones	20.98917	-86.79654	
184	MLG.21	A. pal	26 verde	15 amarillo	Limones	20.98903	-86.79708	
185	MLG.107	A. pal	167 blanco	ND	Limones	ND	ND	
28	MLG.101	A. pal.	ND	151 blanco	B. Nizuc	ND	ND	
30	MLG.20	A. pal.	81 verde	84 verde	B. Nizuc	ND	ND	genotipo microsatelites
31	MLG.14	A. pal.	58	132 verde	B. Nizuc	21.02016	-86.78644	genotipo microsatelites
32	MLG.47	A. pal.	133 verde	549	B. Nizuc	21.0201	-86.78659	
33	MLG.41	A. pal.	174 Naranja	539	B. Nizuc	21.01998	-86.78627	
34	MLG.61	A. pal.	81 blanco	576	B. Nizuc	ND	ND	genotipo microsatelites
35	MLG.64	A. pal.	80 blanca	562	B. Nizuc	ND	ND	genotipo microsatelites
36	MLG.53	A. pal.	130 verde	130 azul	B. Nizuc	21.02017	-86.78607	
37	MLG.42	A. pal.	144 roja	144 ama	B. Nizuc	21.02012	-86.78611	
38	MLG.50	A. pal.	104 verde	104 azul	B. Nizuc	21.02006	-86.78622	
39	MLG.98	A. pal.	190 blanco	190 verde	B. Nizuc	21.02015	-86.78603	
40	MLG.32	A. pal.	138 azul	138 ama	B. Nizuc	21.02014	-86.78608	

41	MLG.49	A pal.	154 amarilla	154 rojo	B. Nizuc	21.02015	-86.78608	
42	MLG.62	A pal.	110 naranja	79	B. Nizuc	21.01998	-86.78615	
43	MLG.78	A pal.	141 naranja	500	B. Nizuc	21.01994	-86.78616	
44	MLG.40	A pal.	126 verde	548	B. Nizuc	21.01998	-86.78618	
45	MLG.81	A pal.	191 verde	566	B. Nizuc	21.02009	-86.78644	
47	MLG.92	A pal.	35 amarillo	569	B. Nizuc	21.01993	-86.78627	
48	MLG.58	A pal.	153	59 rojo	B. Nizuc	ND	ND	colonia desovadora
49	MLG.68	A pal.	195 verde	76 rojo	B. Nizuc	21.01998	-86.78606	
50	MLG.77	A pal.	32 amarillo	185 naranja	B. Nizuc	21.02009	-86.78624	colonia desovadora
51	MLG.87	A pal.	188 amarilla	186 blanco	B. Nizuc	ND	ND	
52	MLG.103	A pal.	131 verde	131 amarillo	B. Nizuc	21.02012	-86.7861	
53	MLG.35	A pal.	ND	139 amarillo	B. Nizuc	ND	ND	
54	MLG.30	A pal.	187 amarilla	166 naranja	B. Nizuc	21.02018	-86.78593	
56	MLG.52	A pal.	29 azul	29 naranja	B. Nizuc	21.02006	-86.78643	
57	MLG.65	A pal.	ND	164 verde	B. Nizuc	ND	ND	
58	MLG.51	A. pal	ND	468	Ixlache	ND	ND	colecta 31/07/2019
59	MLG.38	A. pal	ND	464	Ixlache	ND	ND	colecta 31/07/2019
60	MLG.96	A. pal	ND	478	Ixlache	ND	ND	colecta 31/07/2019
61	MLG.82	A. pal	ND	538	Ixlache	ND	ND	colecta 31/07/2019
62	MLG.73	A. pal	ND	541	Ixlache	ND	ND	colecta 31/07/2019
63	MLG.43	A. pal	ND	479	Ixlache	ND	ND	colecta 31/07/2019
76	MLG.39	A. pal	1297	1298 RS	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
77	MLG.3	A. pal	179	75 roja	Cuevones	ND	ND	colonia silvestre
79	MLG.99	A. pal	38	170 naranja	Cuevones	ND	ND	colonia silvestre
81	MLG.36	A. pal	184	91 roja	Cuevones	ND	ND	colonia silvestre
82	MLG.2	A. pal	95	56 roja	Cuevones	ND	ND	colonia silvestre
83	MLG.1	A. pal	127	117 roja	Cuevones	ND	ND	colonia silvestre
84	MLG.22	A. pal	89	54 rojo	Cuevones	ND	ND	colonia silvestre
85	MLG.80	A. pal	46	31 roja	Cuevones	ND	ND	colonia silvestre
86	MLG.29	A. pal	88	55 roja	Cuevones	ND	ND	colonia silvestre
87	MLG.75	A. pal	1108	1108	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
88	MLG.34	A. pal	1129	1129	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
89	MLG.5	A. pal	1114	1114	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
90	MLG.19	A. pal	1132	1132	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
91	MLG.71	A. pal	1118	1118	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
92	MLG.110	A. pal	1119	1119	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
93	MLG.74	A. pal	74 rojo	74 verde	Cuevones	ND	ND	propagación clonal
94	MLG.7	A. pal	28 rojo	25 verde	Cuevones	ND	ND	propagación clonal
95	MLG.24	A. pal	152 rojo	109 verde	Cuevones	ND	ND	propagación clonal
96	MLG.102	A. pal	71 rojo	163 verde	Cuevones	ND	ND	propagación clonal
97	MLG.13	A. pal	58 rojo	161 verde	Cuevones	ND	ND	propagación clonal

98	MLG.95	A. pal	57 rojo	164 verde	Cuevones	ND	ND	propagación clonal
99	MLG.37	A. pal	1226	1226	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
100	MLG.76	A. pal	1206	1206	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
101	MLG.56	A. pal	1238	1238 RS	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
101	MLG.56	A. pal	1239	1239 RS	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
102	MLG.59	A. pal	1207	1207 RS	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
103	MLG.15	A. pal	1127	1127 RS	Cuevones	ND	ND	recluta sexual
105	MLG.17	A. pal	12 verde	12amarillo	Cuevones	ND	ND	propagación clonal
106	MLG.94	A. pal	169 rojo	107 verde	Cuevones	ND	ND	propagación clonal
107	MLG.16	A. pal	52 rojo	47 verde	Cuevones	ND	ND	propagación clonal
108	MLG.4	A. pal	145 rojo	102 verde	Cuevones	ND	ND	propagación clonal
110	MLG.46	A. pal	27 rojo	26 verde	Cuevones	ND	ND	propagación clonal
121	MLG.26	A. pal	82 naranja	574	Cadenita	21.2592	-86.75707	
131	MLG.21	A. pal	169 naranja	563	Cadenita	21.25891	-86.75712	
132	MLG.12	A. pal	79 naranja	578	Cadenita	21.25947	-86.75733	
141	MLG.21	A. pal	100 naranja	580	Cadenita	21.25938	-86.75719	
142	MLG.60	A. pal	105 verde	551	Cadenita	21.25888	-86.75713	
143	MLG.83	A. pal	165 naranja	571	Cadenita	ND	ND	corriente elevada
147	MLG.105	A. pal	73 azul	478	Cadenita	21.25904	-86.75711	
154	MLG.11	A. pal	19 blanco	572	Cadenita	ND	ND	corriente elevada
155	MLG.84	A. pal	186 verde	573	Cadenita	21.25892	-86.757	
158	MLG.112	A. pal	17 azul	579	Cadenita	21.25897	-86.7571	
160	MLG.90	A. pal	50 blanco	561	Cadenita	21.25894	-86.75719	
172	MLG.70	A. pal	145 azul	556	Cadenita	21.259	-86.75709	
174	MLG.72	A. pal	39azul	545	Cadenita	21.25857	-86.75718	
175	MLG.79	A. pal	93 verde	494	Cadenita	21.25894	-86.75711	
176	MLG.10	A. pal	187 blanco	577	Cadenita	21.2589	-86.757	
115	MLG.23	A. pal	42 verde	535	El Farito	21.24675	-86.74989	
149	MLG.8	A. pal	42 verde	535	El Farito	21.24675	-86.74989	
195	MLG.33	A. pal	ND	143 amarillos	Akumal	ND	ND	colecta 18/07/2019
196	MLG.9	A. pal	ND	126 azul	Akumal	ND	ND	colecta 18/07/2019

Anexo II
Acropora palmata

Se eliminaron aquellos individuos que tuvieran más del 50% de datos faltantes.

N_INDV	INDV	N_DATA	N_GENOTYPES FILTERED	N_MISS	F_MISS
1	161	41884	0	39460	0.942126
2	156	41884	0	37228	0.888836
3	27	41884	0	36307	0.866847
4	23	41884	0	35552	0.848821
5	29	41884	0	35116	0.838411
6	13	41884	0	34249	0.817711
7	157	41884	0	28461	0.67952
8	46	41884	0	27817	0.664144
9	80	41884	0	25218	0.602091
10	55	41884	0	25058	0.598271
11	25	41884	0	24933	0.595287
12	109	41884	0	23385	0.558328
13	116	41884	0	22200	0.530035

Acropora cervicornis

Se eliminaron aquellos individuos que tuvieran más del 70% de datos faltantes

N_INDV	Mues tra	N_DATA	N_GENOTYPES FILTERED	N_MISS	F_MISS
1	159	10184	0	10184	1
2	137	10184	0	10050	0.986842
3	139	10184	0	9814	0.963668
4	150	10184	0	9648	0.947368
5	192	10184	0	9149	0.89837
6	145	10184	0	9004	0.884132
7	123	10184	0	8576	0.842105
8	134	10184	0	7990	0.784564
9	125	10184	0	7564	0.742734
10	133	10184	0	7494	0.73586
11	166	10184	0	7446	0.731147
12	148	10184	0	7244	0.711312

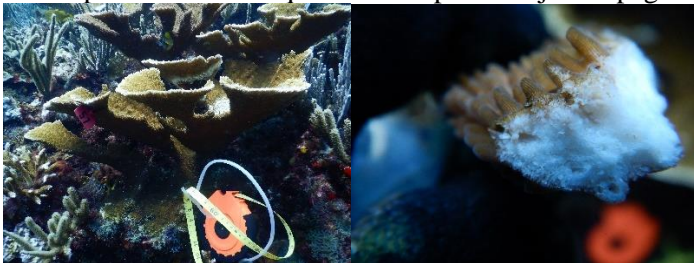
Anexo III

Colonias producidas por propagación clonal y trasplantadas en el arrecife Cuevones que presentaron gametos en su tejido durante la colecta de agosto de 2019. Fotos: Andrés Morales.

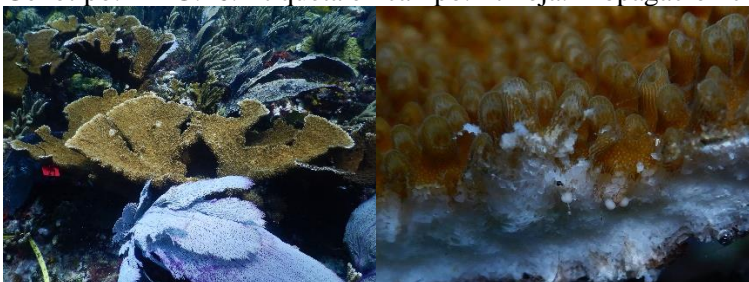
Genotipo: MLG.13. Etiqueta en campo: 58 roja. Propagación clonal



Genotipo: MLG.95. Etiqueta en campo: 57 roja. Propagación clonal



Genotipo: MLG.46. Etiqueta en campo: 27 roja. Propagación clonal



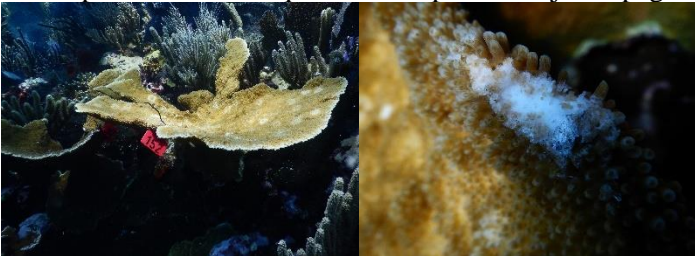
Genotipo: MLG.4. Etiqueta en campo: 145 roja. Propagación clonal.



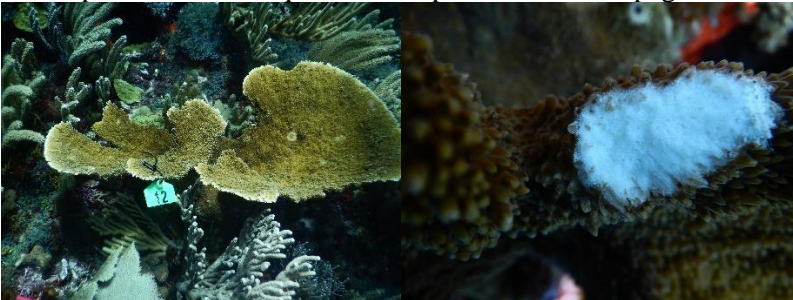
Genotipo: MLG.94. Etiqueta en campo: 169 roja. Propagación clonal.



Genotipo: MLG.24. Etiqueta en campo: 152 roja Propagación clonal.



Genotipo: MLG.17. Etiqueta en campo: 12 verde. Propagación clonal



Genotipo: MLG.74. Etiqueta en campo: 74 roja. Propagación clonal

