

REVISION

Aspectos ecológicos y evolutivos de la arquitectura modular en plantas: perspectivas en algas marinas

Ecological and evolutionary aspects of modular architecture in plants:
Perspectives in marine algae.

LIGIA COLLADO-VIDES

Laboratorio de Ficología, Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-620, Coyoacán
D.F. 04510 México
E-mail: lcv@hp.ciencias.unam.mx

RESUMEN

Se presenta una revisión y análisis sobre varios aspectos de la construcción modular en plantas, enfatizando las distintas consecuencias ecológicas y evolutivas de este tipo de construcción. Inicialmente se dan los fundamentos que permiten al lector seguir todos los conceptos sin problema de definición. Se analizan las modificaciones que se hacen a los modelos de crecimiento poblacional para incorporar el hecho de que las plantas están construidas por unidades iteradas. Las consecuencias que la construcción modular tiene en la forma, tamaño y regulación son tratados analizando ejemplos concretos. Posteriormente, se abordan las interacciones biológicas en organismos modulares, como el tipo de relaciones resultado de la competencia entre organismos clonales. La segunda sección del ensayo se centra en analizar los conceptos de modularidad y clonalidad en el mundo de las macroalgas marinas. Se discute la definición de módulo en algas, y se concluye que éstas pueden ser conceptualizadas como organismos modulares. Todas las consecuencias ecológicas y evolutivas, analizadas para plantas vasculares terrestres, son aplicables al estudio de la ecología de macroalgas marinas.

Palabras clave: arquitectura modular, organismos modulares, algas.

ABSTRACT

A review and analysis about several aspects on the modular construction in plants is presented, with emphasis on the ecological and evolutive consequences of this kind of construction. First of all, fundamentals that allow the reader to follow all the concepts without definition problems are given. Modifications done to the population models are analyzed, in order to incorporate the fact that plants are constructed by iterative unities. With concrete examples, consequences of modular construction in form, size and regulation are described. Subsequently biological interactions with modular construction are approached, such as the relations that results from the competition between clonal organisms. The second section of the review is concentrated on the analysis of the concepts of modularity and clonality in the world of marine macroalgae. The definition of module in marine macroalgae is discussed with the conclusion that they can be conceptualized as modular organisms. All the ecological and evolutive consequences, analyzed for terrestrial vascular plants can be applied to the study of the ecology of marine macroalgae.

Key words: modular architecture, modular organisms, algae.

INTRODUCCION

La arquitectura de cualquier organismo se refiere a la forma y reglas de crecimiento que determinan el desarrollo de un individuo adulto. En la arquitectura modular, la construcción del organismo está basada en la repetición lineal de unidades multicelulares o módulos (metameros) (Hardwick

1986, Mackie 1986, Williams 1986), hasta conformar un organismo generalmente ramificado (Harper & Bell 1979, Harper 1981). White (1979) hace una interesante reseña histórica donde menciona que la concepción de organismos con estructura multiunitaria se remonta a tiempos de Goethe. Erasmo Darwin (1800 en White 1979) pensaba que cada yema daba inicio a

un nuevo individuo que permanecía unido al padre; White (1984) menciona que las plantas están contruidas por segmentos o metamerios que se repiten.

En términos arquitectónicos, la forma modular está determinada por reglas rígidas (genéticas) de iteración (ramificación) y las respuestas diferenciales a cada punto del ambiente (plasticidad fenotípica) (Franco 1986). Los organismos modulares se desarrollan espacialmente como estructuras sésiles, ancladas por enraizamiento o cementadas a rocas, y su arquitectura refleja las respuestas a las presiones ambientales de las cuales no pueden escapar trasladándose a otros espacios.

La ramificación es el resultado de la reiteración de unidades multicelulares básicas conectadas entre ellas (Wallwer & Steingraeber 1985). Para Toumi & Vuorisalo (1989) estas unidades son funcionales, semiautónomas, interactuantes (sensu Hull 1980 en Toumi & Vuorisalo 1989) y/o reproductivas.

El hecho de que el crecimiento modular se da por la repetición de unidades funcionales semiautónomas, implica que durante el desarrollo de un individuo, el ciclo de vida, definido como el programa que va de un cigoto a otro cigoto, se alcanza por una progresión de crecimiento iterativo (Harper 1985).

En la literatura se encuentran diversas posiciones sobre la noción de módulo, entre otras razones, debido a las consecuencias de la modularidad en el ciclo de vida. Para algunos autores, un módulo, en sentido amplio, es una unidad estructural como cualquier unidad tisular de construcción que es iterada (Harper 1981, Watkinson & White 1986); para otros, como Hallé (1986), lo condiciona a que sea un eje de crecimiento. Es interesante que Dyrinda (1986) reduzca el concepto a simplemente la noción de bloques repetidos formados a partir de un punto de crecimiento para aplicarlo al estudio de invertebrados marinos. Estas posiciones diferentes reflejan el tipo de organismo en cuestión (planta, invertebrado, etc.) de los autores y el tipo de trabajo que abordan.

En términos arquitectónicos se reconocen dos grandes tipos de crecimiento: 1) or-

ganismos que crecen esencialmente en forma vertical repartiendo sus módulos en capas sobrepuestas que dan eventualmente como resultado un autosombreado (i.e. los árboles), y 2) organismos que se desarrollan en forma horizontal o lateral, repartiendo sus módulos en o sobre algún substrato (i.e. plantas estoloníferas). Ambos tipos de crecimiento modular son el producto de un cigoto, y dan como resultado un organismo modular que Harper (1981) llama un "genet".

En la arquitectura de organismos modulares existe un continuo desde organismos cuyos módulos permanecen físicamente unidos, hasta organismos cuyos módulos son totalmente independientes. En los totalmente dependientes, el individuo estructural (genet) es en su totalidad la unidad ecológica interactuante. En aquellos organismos en los que se da la separación parcial o total, se generan dos niveles de interacción ecológica: 1) el de módulos por separado, y 2) el de subunidades superiores, o de grupos de módulos interactuantes; dichas subunidades se conocen como unidades fisiológicamente integradas o ramets (Harper 1981, Toumi & Vuorisalo 1989).

Los estudios realizados con organismos de construcción modular están cuestionando diversos conceptos y teorías ecológicas basadas en organismos unitarios. Por ejemplo, el reconocer el crecimiento clonal en invertebrados sésiles marinos ha tenido consecuencias en el estudio de la biología de la población, de la morfología, del desarrollo y evolución de dichos organismos (Jackson 1985).

En esta revisión bibliográfica se analizarán algunas de las consecuencias que el estudio de la arquitectura modular tiene en ciertos temas ecológicos y evolutivos.

El trabajo está dividido en dos partes fundamentales. La primera aborda las modificaciones realizadas a los modelos de crecimiento poblacional con énfasis en el tamaño, forma y regulación de los organismos modulares. Se discuten aspectos sobre las relaciones e importancia relativa de los factores bióticos (interacciones interespecíficas) y abióticos. La segunda parte de la revisión, analiza la posible aplicación de las ideas y métodos utilizados en arquitectura modular en el estudio de algas marinas.

MODELOS DE CRECIMIENTO POBLACIONAL

En general, los modelos de crecimiento poblacional y análisis de historias de vida se han realizado tomando como base a organismos unitarios. Los organismos unitarios se desarrollan a partir de un cigoto, y su ciclo de vida comprende las etapas de nacimiento, juventud, reproducción, vejez y muerte. En contraste, los organismos con arquitectura modular se desarrollan a partir del cigoto y por la iteración secuencial de unidades de construcción. Este tipo de construcción tiene diversas consecuencias en aspectos de crecimiento, reproducción y sobrevivencia, las cuales hacen que los organismos modulares tengan propiedades poblacionales que deben ser trabajadas en escalas apropiadas a su arquitectura (Watkinson & White 1986).

Es importante diferenciar entre reproducción y crecimiento vegetativo; la primera se refiere a la obtención de una nueva generación a partir de un cigoto, mientras que el crecimiento vegetativo es la iteración de una unidad estructural básica (módulo) que da como resultado el incremento del tamaño del genet.

El crecimiento de las poblaciones modulares implica el análisis en dos niveles, el de la población de genets (N), y el de la población de módulos de un genet (p̄).

Harper & Bell (1979) y Harper (1981) proponen las siguientes ecuaciones para el estudio demográfico de ambos niveles:

1) $N = N^{\circ}$ de nacimientos - N° de muertes + N° de inmigrantes - N° de emigrantes

2) $p_{t+1} = p_t +$ nacimiento de módulos - muerte de módulos

donde: N = N° de genets (producto de cigoto o célula sola)

$p = N^{\circ}$ de módulos que componen el genet

La ecuación 2 no tiene información sobre si el módulo es vegetativo o reproductivo, pero da bases para hacer la demografía intragenet.

A través de estudios demográficos intragenet se ha puesto en evidencia la existen-

cia de una organización jerárquica: los módulos, los conjuntos funcionales de módulos y el genet (Harper 1981). Los organismos modulares presentan una estructura de edades dentro de una misma planta; hay nacimientos y muertes de módulos en distintos momentos a lo largo de la vida del genet, por lo que el módulo tiene una historia propia de vida y valores fisiológicos. En consecuencia, cada genet tendrá una estructura de edad, una esperanza de vida y una especificidad de edad para mortalidad (Watkinson & White 1986).

En resumen, el crecimiento del genet total es el producto de la estructura de edad y la actividad específica según la edad de cada módulo.

$p = N^{\circ}$ de nacimientos de p - N° de muertes de p

cuando p es positivo indica que el genet está creciendo, de lo contrario morirá.

Tuomi & Vuorisalo (1989) consideran que es necesario incluir en los modelos de crecimiento el promedio de producción de progenie para poder evaluar cuál es la unidad que está sujeta a selección natural. Proponen la siguiente serie de ecuaciones:

$$W = \sum_{t=0}^p p_{t+1} \cdot W_{t+1}$$

donde p_{t+1} es el número esperado de módulos vivos al inicio de un intervalo de tiempo, y W_{t+1} es el promedio de progenie producido por módulo en el mismo intervalo de tiempo. Al ser p_{t+1} una función de muertes y nacimientos durante el intervalo anterior t, vemos que

$$W = \sum_{t=0}^p p_t \cdot [(1-d_t) + b_t] \cdot W_{t+1}$$

donde d_t es la probabilidad de morir para un módulo vivo al inicio del intervalo t, y b_t es el promedio esperado de módulos que sobreviven. Se espera que el individuo esté vivo sólo si se cumple que:

$$p_{t+1} = p_t \cdot [(1-d_t) + b_t] r 1$$

lo que implica una inmortalidad potencial de individuos estructurales modulares. Toumi & Vuorisalo (1989) concluyen que la unidad fenotípica elemental sujeta a selección es el módulo. El genet puede mejorar su adecuación promedio a través de a) aumentar la producción reproductiva de cada módulo, y/o b) aumentar el nacimiento de módulos en relación a la muerte de módulos. La selección fenotípica en organismos modulares puede ser un proceso demográfico, en un sistema jerárquico basado en unidades interactuantes, con módulos en proceso de reproducción sexual y otros en pleno crecimiento vegetativo, que puede ser el módulo, o bien subsistemas de módulos fisiológicamente unidos al genet cuando éste funciona como individuo estructural.

En el caso de las plantas, donde los módulos se mantienen unidos fisiológicamente integrando un todo a través de un solo eje (crecimiento vertical), es típica una fase de crecimiento exponencial seguida por un período en que la tasa de iteración de nuevos módulos y acumulación de biomasa declina hasta que un tamaño máximo es alcanzado (Franco 1986, Watkinson & White 1986).

En contraste, Harper & Bell (1979), al analizar la dinámica modular en organismos cuyo crecimiento es horizontal (estolonífero), mencionan que la densidad poblacional de los módulos rápidamente se independiza de la densidad de los genets en un proceso de crecimiento. Esto tiene como consecuencia ecológica-evolutiva que la distribución de fecundidad de los genets tiene efecto en las tasas potenciales de cambio evolutivo bajo presión de selección, a través de su influencia profunda en la modificación de la estructura genética de la población. En efecto, pocos individuos de la población contribuyen sorprendentemente en el aporte de cigotos de la siguiente generación, lo que da como resultado el acelerar la fijación de genes en poblaciones bajo presión de selección.

independiente de la edad del mismo, y que la fecundidad y longevidad aumentan con la edad y el tamaño de los ramets.

La dinámica de nacimiento y muerte de los módulos mantienen al genet joven y con una potencialidad de evitar la muerte, por lo tanto éste puede alcanzar edades muy grandes evitando el envejecimiento. Por ejemplo, Vasek (1980) en un estudio de la planta clonal *Larrea tridentata* [DC] Cov., en el suroeste de los Estados Unidos, encuentra genets que por el tamaño y tasa de crecimiento les calcula una edad de 11 000 años.

En algunos organismos modulares, en particular las plantas iteróparas (policárpicas) (Silvertwon & Lovett-Doust 1994), se ha observado que la muerte de algunos órganos está asociada al rejuvenecimiento y continua sobrevivencia del genet. A través del envejecimiento parcial del genet se ha reemplazado la muerte y el envejecimiento de los organismos unitarios (Watkinson & White 1986, Coates & Jackson 1985).

También existen ejemplos de genets semélparos, donde éstos mueren después de florecer, dado que todos los ramets florecen simultáneamente (Silvertwon & Lovett-Doust 1994). Janzen (1976) encontró que después de 120 años de etapa prerreproductiva el bambú gigante *Phyllostachys bambusoides* Sieb Zucc., planta clonal con ramets perennes, florece una sola vez y muere.

La mortalidad de los ramets, o el riesgo de morir es una de las fuerzas que regulan el patrón modular de crecimiento del genet, a través de la alteración del tamaño, de la ubicación de nuevos órganos, surgimiento de nuevos módulos y ramets.

Coates & Jackson (1985) muestran que el riesgo de mortalidad del genet es la fuerza primaria selectiva que da forma a la geometría e integración de módulos en invertebrados epibénticos.

TAMAÑO

Como se ha venido analizando, el tamaño de un genet está en relación directa al número de módulos que lo constituyen, y por lo tanto de la dinámica de nacimiento y muerte de módulos.

ENVEJECIMIENTO Y MORTALIDAD EN ORGANISMOS CLONALES

Watkinson & White (1986) mencionan que la probabilidad de morir para un genet es

El tamaño puede ser limitado por restricciones constructivas; por ejemplo, conforme crece un árbol (crecimiento vertical) sus ramas son cada vez más pequeñas, lo que refleja una restricción física (Watkinson & White 1986, Hallé 1986). En contraste, los organismos clonales que tienen un crecimiento horizontal, con enraizamiento en los nodos, tienen la potencialidad de aumentar indefinidamente su tamaño. Las restricciones en estos casos se reflejan en el sistema de ramificación como una respuesta a la heterogeneidad de la distribución de los recursos en el ambiente. Al tener la posibilidad de crecer indefinidamente, los organismos con crecimiento horizontal tienen la ventaja de poder explorar amplias extensiones de terreno en condiciones de escasez de recursos (Watkinson & White 1986).

El tamaño de los genet puede llegar a ser muy grande (Cook 1983), aunque muestran mucha variación (Silander 1985); por ejemplo, se ha visto que un solo individuo (genet) de *Populus tremuloides* Michx. llega a ocupar 43 ha con más de 47 000 árboles con un promedio de 100 años de edad cada uno (Kemperman & Barnes 1976). En contraste, el caso de *Larrea tridentata*, el genet llega a ocupar 7, 8 m.

Por otro lado, se observa que con una pequeña diferencia en la tasa de crecimiento de los módulos se obtienen grandes asimetrías en el tamaño de los ramets, y por lo tanto de los genet (Watkinson & White 1986). Esta variabilidad intra e intergenet es una consecuencia del crecimiento modular y por lo tanto del número de módulos iterados.

El tamaño del genet tendrá consecuencias ecológicas y evolutivas debido a que el número de módulos producidos afectará directamente el potencial de dejar progenie para la siguiente generación: a mayor número de módulos en fase reproductiva mayor será el número de progenie. A diferencia de muchos organismos unitarios, la relación que existe entre la edad y fecundidad no se mantiene en los organismos modulares. La fecundidad está relacionada al número de módulos reproductivos presentes en cada genet. Es entonces evidente que los organismos modulares disminuyen el riesgo de morir al proliferar el clon, como

Jackson & Coates (1986) lo demuestran para organismos marinos sésiles.

Ryland & Warner (1986) plantean que en invertebrados marinos se pierde la relación proporcional entre área y tamaño (la cual deriva en volumen), y por lo tanto el crecimiento en organismos modulares es potencialmente infinito y evita la alometría metabólica (Hughes & Hughes 1986).

La capacidad de desarrollo diferencial de los módulos, bajo distintas condiciones, confiere al genet una enorme plasticidad con la posibilidad de incrementar o disminuir su tamaño (Waller & Steingraeber 1985). Finalmente, Williams (1986) propone que hay que buscar explicaciones a las uniformidades y heterogeneidades, de tamaño intra e intergenet, a partir de ventajas ecológicas, tales como grandes tamaños para evadir predadores.

FORMA

La forma o arquitectura que es producida por la repetida iteración de módulos de construcción, es de gran importancia en determinar la adecuación de un genet. Muchas de las propiedades de los organismos unitarios móviles, en los organismos sésiles modulares están representadas por aspectos de forma.

Las consecuencias de la arquitectura modular alcanzan múltiples aspectos, desde el hecho de que en organismos modulares es la forma de los módulos lo que utiliza el taxónomo y no la forma general del genet para la identificación de las especies, hasta aspectos de dispersión y tipos de cruzamientos (Silander 1985).

Para Harper & Bell (1979) la forma del genet está determinada por propiedades demográficas (nacimiento-muerte de módulos) y una descripción geométrica de la ubicación de los nuevos módulos que nacen y de los viejos que mueren. Por lo tanto, la arquitectura es el resultado del crecimiento y disposición espacial de los módulos y, en última instancia, de la dinámica de los meristema exitosos, la cual depende de la existencia de un banco de meristema y la suerte de los mismos: mantenerse vegetativos, ser reproductivos, latentes o morir (Noble et al. 1979). Esta dinámica está determinada por un componen-

te genético de cada especie y la variabilidad de manifestación, de cada meristemo, dada por la interacción con el ambiente.

RELACION DE LA FORMA Y EL USO DE LOS RECURSOS

Por ser sésiles, los organismos modulares tienen que utilizar los recursos existentes en el sitio donde se establecieron y desarrollar mecanismos de defensa o de "escape" de posibles competidores. La forma sésil tiene diversas consecuencias morfológicas que evidencian relaciones de la planta con otros módulos de ella misma o de otro genet y con el medio.

Entre las plantas con crecimiento horizontal se han encontrado dos extremos morfológicos representados por las formas "Guerrilla" y "Falange" y todas las estrategias intermedias (Lovett-Doust 1981). Los módulos en la forma de tipo "Guerrilla" se caracterizan por estar relativamente separados por largos estolones, rizomas o internodos; y en general son especies que exploran y colonizan ambientes abiertos donde los vecinos son escasos. En contraste, en la forma de "Falange" los módulos se encuentran muy cercanos entre sí, resisten la invasión de otros organismos y aprovechan al máximo los recursos de un sitio, se presentan en ambientes altamente poblados.

En el caso de los organismos con crecimiento vertical, la distribución de los módulos está en relación, fundamentalmente, con la captura de luz.

La forma representa una manera de explotar los recursos espacialmente distribuidos, y su variación en la arquitectura refleja diferencias en la distribución de los recursos o bien diferencias en la forma de explotarlos (Waller & Steingraeber 1985). Ryland & Warner (1986) observan que existe una relación entre la forma de las colonias de invertebrados y los flujos de las corrientes que aportan nutrientes.

RELACION DE LA FORMA CON LA REPRODUCCION

Silander (1985) menciona la importancia de la arquitectura de las plantas en los sistemas

de cruzamiento y potencial reproductivo. Por ejemplo, en los clones amontonados con distribución restringida los ramets vecinos serán generalmente de un mismo clon y tenderán a tener endocrías debido a que los costos de dispersión lejana son muy altos. Lo contrario sucederá en clones con arquitectura abierta, donde la posibilidad de que el vecino sea de otro clon es mayor, lo que favorecerá la exocría aumentando la diversidad genética. Jackson & Coates (1986) mencionan que una característica que diferencia a los invertebrados modulares de los organismos unitarios es su filopatría, tanto en propágulos sexuales como en asexuales; esto tiene como consecuencia la ocurrencia de endocrías.

Al analizar la relación entre la forma de crecimiento y el reclutamiento de semillas en plantas clonales, Sackville-Hamilton et al. (1987) proponen que en plantas con estrategia falange el reclutamiento de semillas será mayor que en las especies con estrategia guerrilla.

Sin embargo, Eriksson (1989) después de analizar diversas especies clonales encuentra que no es posible generalizar sobre los patrones de reproducción asociados a la clonalidad, y concluye que se requiere profundizar en el conocimiento sobre los costos y beneficios de la reproducción sexual y la propagación vegetativa en organismos modulares clonales y aclonales para poder llegar a establecer generalizaciones.

MODELOS QUE ANALIZAN LA FORMA

Se pueden generar modelos cualitativos que describan la morfología y el desarrollo de los organismos clonales. Estos modelos son de utilidad para clasificar a los organismos y explorar las relaciones entre la forma y los papeles ecológicos de los modelos obtenidos (Waller & Steingraeber 1985). Las simulaciones computarizadas basadas en las reglas de crecimiento que analizan diversas interacciones con el medio (Bell 1984, 1986, Bell & Tomlinson 1980) han permitido evaluar y predecir comportamientos morfológicos de las plantas bajo determinadas presiones selectivas.

Existen modelos cuantitativos para analizar la ramificación en organismos modu-

lares, los que están necesariamente ligados a los patrones de crecimiento. Se obtienen valores específicos de parámetros tales como el número de ramas por bifurcación, y el largo de las ramas y su orientación (Waller & Steingraeber 1985). Franco (1986) menciona que el crecimiento puede ser definido como el cambio en el número de módulos que componen un organismo, y que la forma es un concepto cuantitativamente elusivo; él propone un método que permite analizar las relaciones con los vecinos y la arquitectura que adoptan las plantas como resultado de dicha interacción. Los resultados de ese método pueden ser utilizados para la modelación de interacciones con vecinos. Un ejemplo de la utilidad de los modelos y la simulación en plantas clonales lo ofrece Klimês (1992), discute los efectos del medio (luz) y la competencia en la arquitectura de la planta perenne arbustiva *Rumex L.*

El estudio de la distribución espacial de los módulos con métodos computacionales, generando plantas virtuales que permitan estudiar diversos procesos de la adquisición de la forma, están en amplio desarrollo (Room et al. 1994). Aún existen muchos retos por resolver dentro de la modelación computacional de plantas, por ejemplo, las simulaciones de plantas virtuales presuponen condiciones ambientales constantes y tienen pocas posibilidades de simular respuestas a cambios en las condiciones y estímulos externos. Dentro de los métodos más versátiles están los sistemas Lyndemayer que permiten simular cualquier tipo de patrón de ramificación (Pankhurst 1994).

REGULACION

La regulación se refiere a los mecanismos que regulan el crecimiento de los organismos modulares, tales como el desarrollo ontogénico, el transporte de recursos, la diferenciación de meristemas y el control hormonal. Para lograr entender los procesos de regulación es fundamental separar los efectos del ambiente en el crecimiento del control genético (De Kroon & Groenendael 1990).

En la regulación existen dos fuentes de restricciones primarias: las históricas, de-

pendientes de la herencia filética en las especies, y las "formales", como una consecuencia del desarrollo y construcción física de la planta (Gould 1989).

Entre los factores ontogenéticos se puede mencionar inicialmente la diferencia entre los organismos modulares aclonales y los clonales (Mogie & Hutchings 1990), así como los diferentes niveles de integración de los ramets en clones. El mantener la interconexión entre ramets puede ser beneficioso en diversos aspectos, por ejemplo, la posibilidad de trasladar recursos y hormonas entre ramets (Pitelka & Ashum 1985, Hutchings & Bradbury 1986), o bien que los ramets jóvenes puedan aumentar su probabilidad de sobrevivencia (Sarukhán & Harper 1973, Landa et al. 1992), entre otras. Sin embargo, la integración modular no es beneficiosa en todos los ambientes.

Se ha visto que a pesar de existir una arquitectura delimitada por reglas de crecimiento (Hallé et al. 1978, Bell & Tomlinson 1980), el crecimiento en organismos modulares es muy plástico y depende en gran medida del número de meristema disponibles más que de factores externos y restricciones arquitectónicas (Watson 1990).

En relación al transporte de recursos Marshall (1990) hace un interesante análisis sobre la economía y la arquitectura de las plantas. Con pocas excepciones, Marshall concluye que existe un patrón común en la organización fisiológica de plantas clonales, donde los ramets son unidades semi independientes que llegan a ser totalmente independientes únicamente por la separación física.

RELACIONES CON FACTORES BIOTICOS Y ABIOTICOS

Relaciones interespecíficas

Los organismos modulares deben ser estudiados con un enfoque diferente al de los organismos unitarios en cuanto a sus relaciones interespecíficas.

Interacciones entre plantas

Un organismo sésil puede tener tres tipos de vecinos, dado por la distancia entre ve-

cinos y la frecuencia con la que se hace contacto físico con éstos; en todos los casos la arquitectura de la planta es el factor principal que determina que el vecino sea una hoja del mismo genet, de un conoespecífico o de otra especie. Esto tiene como consecuencia que un solo genet puede interactuar o entrelazarse con distintos vecinos, y por lo tanto, sus módulos se encuentran sujetos a distintas presiones ambientales.

Probablemente, la mayoría de las plantas clonales interactúan entre ellas al entrar en la zona común de agotamiento de recursos, y modifican cada una a la otra su tasa de crecimiento por disminución de recursos, más que por una fuerza positiva de mutua inhibición (Harper 1985).

La arquitectura de la planta juega un papel importante en los atributos competitivos de las especies (Silander 1985). La forma de la interacción depende en gran medida del tipo de crecimiento y arquitectura de la planta. El recurso limitante en organismos con crecimiento vertical es esencialmente la luz, dado que el crecimiento de los módulos se va dando en forma vertical; en contraste, las plantas con crecimiento horizontal, la limitante fundamental para su crecimiento será la distribución de los nutrientes en el espacio. Las plantas con estrategia de crecimiento del tipo "Falange" tendrán contactos intraclonales con una competencia entre ramets de un mismo clon y una alta persistencia en el lugar donde se establecieron, así como una fuerte agresión y resistencia a invasores. Las plantas con estrategia de "Guerrilla" ocuparán el espacio por poco tiempo y serán agresivas en la ocupación de nuevos sitios.

Es interesante notar que la clonalidad es un elemento que modifica las formas de competencia observadas en los organismos unitarios, donde el resultado es una dominancia y supresión; De Kroon et al. (1992) muestran en sus resultados una jerarquía de tamaños de ramets que deriva en una competencia simétrica. Caldwell (1987) propone que al analizar la competencia entre especies, además de los factores ambientales, es muy importante analizar el papel de la arquitectura de las plantas como una serie de restricciones para ella misma y para el competidor.

Finalmente, Harper (1985) enfatiza el hecho de que la mayor heterogeneidad a la que se enfrentan los organismos, en la naturaleza, puede ser la presencia de otros organismos, además de las variaciones en factores abióticos.

INTERACCIONES PLANTA-HERBIVORO

En el caso de la herbivoría, el genet es afectado por el herbívoro a nivel de algunos módulos y rara vez a nivel de genet. Según Dirzo (1984), la herbivoría y los patógenos son factores que incrementan la tasa de mortalidad de los módulos. La disminución del tamaño de las plantas (contracción) como un resultado del pastoreo y la potencialidad de renovar el crecimiento modular implica que la edad y el tamaño de un genet estén pobremente relacionados (Watkinson & White 1986). Para Toumi & Vuorisalo (1989) la depredación afecta la sobrevivencia del genet, y se refleja en el nacimiento de nuevos módulos y en el promedio de progenie que produce el genet. Se ha observado que el principal efecto se da a nivel de la arquitectura del genet en su totalidad, y consiste en modificar la posición de los ramets vivos, el área de ocupación del genet, y su posición competitiva en la jerarquía de una población. La arquitectura del genet determina el tamaño de grano de la población de hojas que están disponibles para el herbívoro (Harper 1981).

FACTORES ABIOTICOS

La forma en que interactúa la planta con el medio, sea éste abiótico o biótico, va a modificar la adecuación de la misma. En el caso de los organismos modulares existen algunas consideraciones por hacer.

Como se ha venido mencionando, los organismos modulares tienen diferentes niveles de interacción con el medio, por lo que es necesario definir cuáles son los interactuantes y/o los grupos de interactuantes para analizar, a nivel demográfico y reproductivo, cómo esas unidades influyen las interrelaciones físicas y fisiológicas, así como el comportamiento entre módulos (Toumi & Vuorisalo 1989).

Existe una relación entre los patrones de crecimiento y el tipo de recursos del ambiente. Según Silander (1985), la plasticidad, en sentido amplio, es la proporción de la expresión fenotípica controlada por el ambiente, y en presencia de heterogeneidad ambiental, la plasticidad provee una estrategia poblacional alternativa a las microdiferencias genéticas. Así, la influencia del medio puede ser significativa en las plantas, manifestándose a través de diferencias a nivel fenotípico en los ramets de un mismo genet.

Ejemplos de cómo la morfología se modifica en función de distintos factores ambientales se muestran en los siguientes trabajos. Barthelemy (1986), al analizar el crecimiento modular de *Isertia coccinea* Vahl en relación a ciertos factores ambientales, encuentra que los cambios observados en la arquitectura vegetativa no afectan la arquitectura básica de la especie, sin embargo, la luz tiene el efecto de retardar la floración y mantener al tronco monopodial. Trinci & Cutter (1986) analizan los procesos que determinan el crecimiento apical en hongos y streptomicetos, y concluyen que el volumen del protoplasma es muy importante, el cual a su vez es afectado por diversos factores ambientales como la concentración de glucosa. Birch & Hutchings (1992) muestran que existe un efecto del ambiente en el desarrollo diferencial de ramets en *Glechoma hederacea* L., mientras que Tucié et al. (1989) muestran que la coloración de los diferentes clones de *Iris pumila* L. tiene una fuerte relación con la temperatura.

Ezcurra et al. (1991) encuentran que existe una adaptación de la arquitectura de las hojas de especies de *Larrea* en relación a la intercepción de luz, y muestran las consecuencias a nivel de distribución biogeográfica de las mismas.

Estos y otros trabajos muestran la importancia de los factores bióticos y abióticos en organismos de organización modular, destacan la modificación de la morfología, reproducción y rasgos como la coloración por elementos abióticos y bióticos.

PERSPECTIVAS DE ESTUDIOS EN ALGAS CON CONSTRUCCION MODULAR

Las macroalgas marinas presentan una alta diversidad de niveles de organización y procesos a partir de los cuales se adquiere la complejidad del talo. Los principales niveles de organización que encontramos entre las algas son: organismos unicelulares, cenobios, colonias, filamentos uniseriados simples y ramificados, pseudoparénquimas y parénquimas verdaderos.

A pesar de que no se puede hablar de un meristemo multicelular en todos los talos, sí se encuentran zonas de crecimiento, por ejemplo, las células apicales que dan origen a ejes de crecimiento ramificados.

Partiendo de la definición que hace Harper (1981) sobre módulo, las células apicales en las algas son estructuras que se repiten y que forman talos característicamente ramificados. Siguiendo a Hallé et al. (1978), donde un módulo implica la existencia de un meristemo y la producción final de un eje de crecimiento, las algas también presentan células apicales (meristemo de crecimiento) que dan origen a ejes de crecimiento ramificados.

Si consideramos que el módulo no es necesariamente una estructura multicelular, en las algas la estructura básica de construcción o módulo es entonces la célula apical o intercalar, la que está constantemente produciendo ejes de crecimiento nuevos, ramificados.

Por el hecho de que las algas presentan construcción modular, independientemente de cuál sea el proceso arquitectónico de adquisición de la complejidad, todas las consecuencias ecológicas y evolutivas analizadas hasta ahora pueden ser aplicadas a este grupo de organismos modulares.

CONSTRUCCION MODULAR EN ALGAS Y SUS CONSECUENCIAS ECOLOGICAS Y EVOLUTIVAS

Como se mencionó anteriormente, en las algas se encuentra una alta diversidad de formas dada por los diferentes niveles de organización y distintas maneras de construcción. La forma en las algas es entonces el resultado, por un lado, de los patrones de

construcción que restringen la diversidad morfológica y, por el otro, de la plasticidad fenotípica de las especies que incrementa la diversidad de manifestación de los grupos.

Entre las algas marinas encontramos, básicamente, algas unicelulares, las cuales no incluyo en este trabajo dado que no se puede hablar de modularidad en organismos unicelulares; algas filamentosas simples y ramificadas, algas pseudoparenquimatosas y algas con parénquimas verdaderos.

La construcción se da por la iteración de los módulos de construcción y, dependiendo de la complejidad del talo, por la iteración de distintos niveles jerárquicos, módulo, conjunto de módulos o subsistemas de módulos. Cualquiera que sea la forma de construcción, en todas ellas encontramos ejes de crecimiento ramificados que caracterizan la construcción modular.

Al igual que en las plantas terrestres, el genet en las algas será el resultado de la germinación de un cigoto, el cual pasará por las etapas de crecimiento, juventud, etapa reproductiva, senescencia y muerte. En el caso de las algas, es importante mencionar que el ciclo de vida de muchas de ellas presenta alternancia de fases de vida libre. Tenemos genets haploides y genets diploides que forman parte de un mismo ciclo de vida. Las fases pueden ser isomórficas (p. e. varias especies del género *Polysiphonia*, entre muchas otras) o heteromórficas (p.e. varias especies del género *Porphyra*, entre muchas otras) e incluso con distintos patrones de construcción y distintos niveles de organización. Por ejemplo, *Falkenbergia ruflana* (Harv.) Schmitz especie filamentosas y *Asparagopsis armata* Harv. de tipo pseudoparenquimatosas, las cuales durante muchos años se determinaron como especies distintas, son en realidad dos fases de una misma especie.

Cuáles sean las consecuencias ecológicas y evolutivas, para la especie, de presentar fases alternantes donde una sea clonal y la otra no, está por estudiarse. Evidentemente habrá que analizar las consecuencias reproductivas de la organización modular como lo hace extensamente Grace (1993) para plantas vasculares acuáticas, donde la construcción modular clonal es dominante y la reproducción sexual es poco frecuente.

Existen varios ejemplos que muestran la importancia del crecimiento clonal contra la reproducción sexual; por ejemplo *Elodea canadensis* Michx. tiene una amplia distribución y prácticamente las poblaciones están constituidas por plantas femeninas (Hutchinson 1975). Otros ejemplos semejantes son los de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (Barret 1980, Watson & Cook 1982).

Una hipótesis que intenta explicar la importancia del crecimiento clonal en contraste con la reproducción sexual es el hecho que los mecanismos de reproducción sexual en ese grupo de organismos es trestre y requieren de floración emergente. Dada la dificultad que esto representa en el medio acuático, las plantas vasculares acuáticas tienen una alta incidencia de crecimiento vegetativo.

Las algas presentan ambos tipos de reproducción, sexual y asexual, y según Santelices (1990b) el ejemplo obvio de reproducción asexual se encuentra entre especies de crecimiento estolonífero presente en prácticamente todo tipo de substrato. Por ejemplo especies de los géneros *Caulerpa* y *Gracilaria*, entre otras, se propagan por crecimiento del estolón o fragmentación.

Existen diversos estudios que analizan el costo de la reproducción sexual en algas, en particular. De Wreede & Klinger (1988) hacen una revisión donde la principal conclusión es que no se tiene suficiente información como para ofrecer generalizaciones sobre el tema. Sin embargo, ellos resaltan el hecho que, en principio, al no tener estructuras especializadas no fotosintéticas, el compromiso que representa la traslocación de recursos a zonas reproductivas no parece ser un elemento importante en las algas.

Por otro lado, Ang (1992), al estudiar el esfuerzo reproductivo en *Fucus distichus* L. emend. Powell no logró encontrar ningún costo sobre el crecimiento de las poblaciones estudiadas. De igual manera, Pfister (1990), al analizar el costo de reproducción, a través de reconocer patrones de asignación de recursos, encontró una relación positiva entre inversión reproductiva, crecimiento y talla de plantas de *Alaria* Greville que pertenecen al orden Laminariales, familia Alariaceae.

Brawley & Johnson (1992), en su trabajo sobre gametos y gametogénesis hacen un

llamado a estudiar la arquitectura de las algas para poder comprender los procesos reproductivos y sus consecuencias ecológicas. En particular, la forma de las estructuras reproductivas en los procesos de fecundación y dispersión de los propágulos, pueden ser, entre otros, un factor determinante en el establecimiento y crecimiento de poblaciones algales.

Hace falta analizar las poblaciones de algas tomando en cuenta las proporciones de organismos diploides, haploides y el aporte reproductivo versus crecimiento vegetativo. Estos datos permitirán hacer estudios de genética de poblaciones que ayuden a reconocer el valor de la arquitectura y tipo de crecimiento en los procesos ecológicos y evolutivos de las poblaciones bajo estudio.

MODELOS POBLACIONALES

En algas, los estudios de análisis de la vegetación, en particular de dinámica poblacional, entendida esta como el cambio en el número de organismos, han recibido muy poca atención (Lobban & Harrison 1994). La aplicación de las modificaciones a las ecuaciones demográficas, resultado de concebir a las plantas como organismos modulares, aún no se llevan a cabo en los modelos poblacionales que se hacen en algas.

El tipo de modelos poblacionales realizados son, por ejemplo, el de Seip (1980), quien utilizó un modelo logístico para evaluar la cosecha óptima de *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol.; Ang & De Wreede (1990) utilizaron modelos de proyección matricial para establecer estrategias de cosecha para especies de *Sargassum* spp. e *Iridaea splendens* (Setchell & Gardner) Papenfuss, ambas especies con crecimiento clonal.

En la gran mayoría de los modelos se cuantifican las plantas individuales (o frondas erectas, en caso de organismos clonales) independientemente de cuantos módulos tengan cada una. Se utiliza la talla para separar clases. Modelos recientes han incorporado aspectos sobre el reclutamiento, y su importancia en la contribución a nuevos individuos en distintos momentos del seguimiento poblacional (Ang & De Wreede 1993).

Dentro del tema de la dinámica poblacional se han dado acercamientos al discutir los resultados de algunos estudios con la morfología de las algas, aunque todavía sin manejarlas como organismos modulares, a pesar de mencionar que las unidades de trabajo presentan crecimiento clonal. Por ejemplo, Martínez & Santelices (1992) hacen un excelente estudio de la dinámica poblacional en *Iridaea laminarioides* Bory, desde el punto de vista de la relación densidad-biomasa o la regla de los $-3/2$ de autoclaramiento, donde es evidente que la morfología modular altera la predicción esperada. En contraste, Reed y Foster (1984) analizan el peso de la morfología de algas laminariales en el crecimiento poblacional, encuentran que el sombreado de las láminas superiores sobre las inferiores de un mismo talo puede disminuir la tasa de crecimiento general. Es un caso en el que el estudio de la morfología del alga permite encontrar una parte de la respuesta al comportamiento denso dependiente de este tipo de poblaciones (Reed 1990).

Las distintas conclusiones a las que llegan Reed & Foster (1984), Reed (1990) y Martínez & Santelices (1992) pueden ser explicadas porque la especie con la cual trabajaron Reed y Foster (1984) y Reed (1990) presenta crecimiento vertical donde la luz es uno de los factores limitantes generando una respuesta de crecimiento denso dependiente, mientras que Martínez & Santelices (1992) lo hicieron con una especie de crecimiento horizontal, donde la luz no es un recurso limitante.

El tamaño y la forma en las algas también tiene una relación con el nacimiento y mortalidad de los módulos y con la ubicación espacial de los mismos. Se encuentran algas con crecimiento clonal donde los módulos erectos crecen en forma densa y otros en forma espaciada, por ejemplo *Caulerpa cupressoides* (West in Vahl) C. Agardh adquiere la estrategia falange en el arrecife donde la presión de herbivoría es alta, y el nivel de oleaje es fuerte, en tanto que en la laguna arrecifal donde el substrato es extenso y la presión de herbivoría es menor, su crecimiento se extiende adoptando una estrategia guerrilla (Collado-Vides et al. manuscrito no publicado).

RELACION CON FACTORES BIOTICOS Y ABIOTICOS

Interacciones biológicas

El estudio de las interacciones biológicas es muy complejo y requiere de estudios a gran escala con manipulaciones y observaciones en tiempos cortos (Lobban & Harrison 1994). Entre las algas, la mayor parte de los estudios se han centrado en dos grandes tópicos: herbivoría y competencia (véase para revisión a: Denley & Dayton 1985, Olson & Lubchenco 1990, Paine 1990, Carpenter 1990, Maggs & Cheney 1990). Es notoria la carencia de estudios donde la construcción modular sea analizada en los procesos mencionados. Sin embargo, existen estudios donde los resultados ofrecidos por los autores delimitan la importancia de la construcción modular, así como de las reglas de crecimiento, y las consecuencias ecológicas a nivel de interacciones biológicas.

Entre las algas es bien conocido que existe una alta plasticidad morfológica como respuesta a distintas presiones ambientales. Por ejemplo, Lewis et al. (1987) muestran la plasticidad de *Padina jamaicensis* (Coll.) Papenf. como respuesta a la presión de herbivoría. A través de diversos experimentos demuestran que cuando la presión de herbivoría es alta, el patrón de crecimiento multiaxial marginal, que origina una lámina, se transforma en un patrón filamentosos apical; cuando la presión disminuye, el patrón original se vuelve a producir. Este fenómeno se produce en cada módulo, por lo que la forma total del genet (o ramet) se modifica, logrando así "escapar" al herbívoro.

Otro ejemplo es el de *Codium dimorphum* que en su fase costrosa puede ser ramoneada exclusivamente en los límites externos, las colonias (genets) tienen una alta longevidad y alta persistencia en el ambiente. Las características que Santelices (1990) menciona para *C. dimorphum*, así como sus consecuencias ecológicas son claramente las de un organismo modular clonal.

Por otro lado, Rodríguez y Collado-Vides (1996) muestran cómo la herbivoría tiene un efecto en el patrón de crecimiento de los módulos, en especies de *Gelidium*, dejando cicatrices en el talo cuando éste retoma su modelo de construcción basal.

Algunas consecuencias ecológicas sobre competencia se han enfatizado como punto a estudiar, tal es el caso del estudio de Paine (1990), quien analiza la importancia de la coalescencia de esporas, talos o parte de talos en las habilidades competitivas de las especies. La individualidad en las algas es un complejo problema, dado que además de las implicaciones del crecimiento modular-clonal se encuentra una gran diversidad de procesos de fusión y coalescencia que tienen como resultado la pérdida de la identidad genética.

Evidentemente, nuevos resultados se obtendrán en el estudio de la interacción alga-alga o alga-animal sésil, al incorporar las consecuencias de la construcción modular de estos organismos.

En cuanto a otros enfoques que analizan los elementos que estructuran las comunidades, además de la competencia y herbivoría, se encuentran los estudios que enfatizan la morfología de las algas como factores importantes en el análisis de la distribución y abundancia de las especies. Por ejemplo en la década de los años 80, Littler y colaboradores (Littler & Arnold 1982, Littler & Littler 1980, Littler et al. 1983) y más recientemente Steneck & Dethier (1994) proponen que existe una relación entre la forma y algunas capacidades de respuesta biológica de las algas, constituyendo grupos morfofuncionales. Son estudios que no abordan la forma de las algas a partir de su tipo de construcción, sino únicamente como unidades con determinados niveles de complejidad y de organización. Santelices (1990), en una revisión de muchos trabajos, llega a detectar que existe una distribución de especies con morfología similar en cada zona del intermareal rocoso, y la abundancia de estas especies está regulada por interacciones competitivas simétricas. La existencia de competencia simétrica se encuentra con frecuencia entre organismos clonales (De Kroon et al. 1992), los que a diferencia de los organismos con crecimiento vertical llegan a la exclusión competitiva por carencia de luz en estratos inferiores.

Por otro lado, Collado-Vides et al. (1995) analizan la importancia de ciertos elementos morfológicos, como el tipo de estructura de fijación al sustrato, como

una limitante para la distribución de las especies en todos los ambientes de un sistema costero tropical.

Una vez más, a pesar de mencionar la importancia de la forma, ninguno de los estudios citados menciona si existe alguna consecuencia ecológica por el tipo de construcción modular en las algas.

A nivel de la interacción de las algas con otros organismos, el tipo de construcción modular también puede ser un elemento determinante. Por ejemplo, *Giffordia mitchelliae* (Harvey) Hamel, un alga altamente ramificada, constituye un hábitat para invertebrados, y explica el hecho de que Hall & Bell (1988) encontraron que la presencia de *G. mitchelliae* incrementa la densidad de invertebrados presentes en el pasto *Thalassia testudinum* ex Koenig.

Relación con factores ambientales

Existen importantes diferencias entre el medio terrestre y el acuático respecto a factores ambientales; la primera, y que considero fundamental, es todo lo relacionado a las diferencias fisicoquímicas entre aire y agua. El agua es mucho más densa con distintos coeficientes de temperatura y disolución de nutrientes y oxígeno. Esto determina que los recursos limitantes y presiones selectivas serán diferentes en estos medios contrastantes.

Para las algas marinas los principales factores que afectan su desarrollo son: la temperatura, salinidad, concentración de nutrientes, oleaje y corrientes, nivel de mareas en la zona intermareal, disponibilidad de substrato y penetración de luz en la columna de agua.

Varios son los trabajos en algas que relacionan la forma con funciones adaptativas al medio (Véase Norton et al. 1980 para revisión); en particular, se pueden mencionar diversos estudios que relacionan ciertos caracteres de las algas o del conjunto de algas, que favorecen y/o explican la presencia de algunas especies en ciertas condiciones. Por ejemplo, Hay (1986) presenta una clasificación de formas de algas asociadas a una geometría funcional en términos de captura de luz. Con otro enfoque, Hay (1981) analiza la función de crecer en for-

ma de tufos (conglomerados de algas pequeñas) y cómo ese tipo de crecimiento es ventajoso para las algas bajo condiciones de estrés. Con la misma perspectiva, Taylor & Hay (1984) discuten las ventajas de los crecimientos colectivos sobre las formas solitarias en algas intermareales. Es evidente que la construcción modular tiene amplias repercusiones no abordadas por los autores, sin embargo, la idea de que la forma, y su relación con factores ambientales, tiene consecuencias ecológicas importantes ha prevalecido entre los ficólogos desde años pasados.

En cuanto al papel de los factores abióticos a nivel de los procesos reproductivos, existe amplia evidencia que sugiere que la diferenciación entre crecimiento vegetativo y el pasar a una etapa de reproducción sexual, está estrechamente vinculada con parámetros ambientales, como la temperatura (Santelices 1990b). A diferencia de los resultados en plantas terrestres, así como en las acuáticas vasculares, en las algas, los mecanismos que están relacionados a la frecuencia de reproducción sexual versus asexual, se ha intentado explicar a nivel fisiológico, especialmente a fotoperíodo y temperatura.

Sin embargo, desde mi punto de vista, aún hacen falta estudios donde se hagan comparaciones entre algas clonales y no clonales en las mismas condiciones ambientales, para llegar a conocer el papel de la construcción modular y sus limitantes y ventajas estratégicas para las especies.

POTENCIALIDAD DE LAS ALGAS EN EL DESARROLLO DE TEORÍA ECOLÓGICA Y EVOLUTIVA DE LOS ORGANISMOS MODULARES

Como se ha visto, el tema de la construcción modular y sus consecuencias ecológicas y evolutivas no ha sido aún abordado por los estudiosos de la ecología de algas marinas. Quedan muchas preguntas por plantear, así como diseñar el método para abordar este interesante tema en un grupo de organismos tan diverso como las algas.

Desde mi punto de vista, los temas que requieren trabajar los ficólogos, en esta línea, van por las siguientes preguntas: ¿qué

tan frecuente es la existencia de plantas modulares en el medio marino?, ¿es el crecimiento clonal una regla rígida de construcción o puede ser un crecimiento optativo?, siendo las algas tan plásticas y el medio marino fluctuante en su oleaje, ¿se puede hablar de una arquitectura predeterminada por reglas de crecimiento definidas genéticamente, o se moldean según las presiones del medio?, si hay plantas modulares y clonales, ¿cuál es la relación entre crecimiento vegetativo, dispersión asexual y dispersión sexual?, además de la importancia del fotoperíodo y temperatura, ¿existe algún factor de tipo denso dependiente que dispare la reproducción sexual?, ¿existe en el medio marino una preferencia por la dispersión a larga distancia (debido a la existencia permanente de corrientes que aseguran una dispersión de propágulos)? Estas, entre muchas otras preguntas, están por ser planteadas y resueltas a través del estudio de la arquitectura y la relación con el medio de la forma y la función.

Por otro lado, dadas las características, morfológicas, funcionales y de ciclo de vida, el estudiar a las algas nos permitirá reevaluar el peso de la arquitectura modular, clonal o aclonal en procesos ecológicos y evolutivos de las poblaciones.

Existen convergencias entre las algas y otros organismos marinos sésiles que pueden dar una idea de la importancia del medio en la delimitación de ciertas estrategias ecológicas que están por encima de la relación filogenética. Un alga es más cercana filogenéticamente a una planta que a un animal, sin embargo, encontramos convergencia con ciertos aspectos mencionados por Jackson & Coats (1986). Por ejemplo, las formas de crecimiento masiva, incrustante o erecta se encuentran también representadas entre las algas marinas, así como la separación en organismos uniseriados y los multi-seriados, lo que directamente abre diferentes planos de crecimiento con una consecuente forma de crecimiento más compleja. La distribución en el ambiente de estas formas es un reflejo de que, en gran medida, utilizan los recursos de la misma forma. Sin embargo, para llegar a reconocer estrategias biológicas será necesario, además de la forma, encontrar similitudes entre los patrones de

reproducción, dispersión, reclutamiento, tipo de crecimiento (modular - clonal/aclonal) y tasas de crecimiento.

Existen un serie de elementos que hacen de las algas un grupo de trabajo muy tentador en el estudio de la arquitectura y su relación con el medio. Estos son la escala de las plantas, son pequeñas (las tropicales) y por lo tanto altamente manipulables; tienen tasas de crecimiento cortas, alcanzando la madurez, en algunos casos, en tres meses (i.e. *Bostrychia radicans* (Mont.) Mont.) Estos elementos permiten diseñar trabajos in vitro así como in situ, logrando controlar ciertos elementos del medio y disminuir el número de variables a controlar.

Existen, sin embargo, varias desventajas. Considero la más importante el precario conocimiento de la filogenia de las algas, lo que dificulta los estudios aplicando métodos comparativos. Otro elemento es la enorme plasticidad de las algas, sobre todo en relación a la forma del talo, la cual se modifica adecuándose al movimiento del agua, a las condiciones generales en las que se encuentren, y separar los caracteres asociados a una filogenia de los adaptativos se puede volver un verdadero dilema.

Finalmente, es un grupo que debido a su antigüedad puede dar información sobre la evolución de la adquisición y persistencia de la modularidad y la clonalidad en plantas.

En varios trabajos mencionados se observa la clara relación entre la ontogenia de las plantas y el desarrollo de la clonalidad (Mogie & Hutchings 1990). En este sentido, la morfología, los patrones de construcción y la ontogenia en las algas presentan todo un universo a analizar. Por ejemplo, se puede buscar la relación entre las dos principales divisiones en los patrones de construcción algal: Modo simple filamentoso y Modo avanzado; a partir de esta separación, en la cual se incluyen diversos grupos filogenéticos, se podrá empezar a buscar si la morfología y la ontogenia están delimitando la clonalidad en las algas.

Es interesante pensar que las grandes diferencias que hacen Mogie & Hutchings (1990) están relacionadas a la existencia de un modo de crecimiento secundario y polaridad; el primer elemento no se encuentra en las algas, donde no existe un sistema vascular y

menos un crecimiento secundario. Sin embargo, existe una adquisición de complejidad por distintos procesos (evección de laterales, compactación de laterales, evección basal de laterales), que dan como resultado diferentes tipos de talo, y sobre todo distinta "firmeza" en la columna de agua. En cuanto a la polaridad, ésta se menciona a nivel de tipos de germinación, con la típica bipolaridad de algunas especies de la familia Rhodomelaceae. Sin embargo, a lo largo de la ontogenia éstas adoptan un hábito postrado con una consecuente adquisición de clonalidad. ¿Es la ontogenia algal más plástica que la de las plantas vasculares? Habrá que descubrir cuáles son las limitaciones que impone la ontogenia a la arquitectura que adopte el talo en su fase adulta.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer particularmente a B. Santelices por motivarme a publicar este ensayo. A M. Franco por sus ideas y discusiones sobre el tema de la modularidad en plantas, que abrieron el interés en mí para trabajar este tema en las algas. A J. Meave por sus comentarios durante la elaboración del manuscrito. Finalmente deseo agradecer los comentarios de un revisor anónimo y del editor que ayudaron a mejorar significativamente el escrito. La última actualización del escrito se realizó con apoyo del proyecto IN205594 de la DGAPA, UNAM.

LITERATURA CITADA

- ANG Jr PO (1992) Cost of reproduction in *Fucus distichus*. Marine Ecology Progress Series 89: 25-35.
- ANG Jr PO & RE DE WREEDE (1990) Matrix models of algal life history sages. Marine Ecology Progress Series 59: 171-181.
- ANG Jr PO & RE DE WREEDE (1993) Simulation and analysis of the dynamis of a *Fucus distichus* (Phaeophyceae, Fucales) population. Marine Ecology Progress Series 93: 253-265.
- BARTHELEMY D (1986) Establishment of modular growth in a tropical tree: *Isertia coccinea* Vahl. (Rubiaceae). En: Harper J, B Rosen & J White (eds) The growth and form of modular organisms: 89-94. Cambridge University Press, Cambridge.
- BARRET SC (1980) Sexual reproduction in *Eichornia crassipes* (Water Hyacinth). Journal of Applied Ecology. 17: 113-124.
- BELL A (1984) Dynamic morphology: A contribution to plant population ecology. En: Dirzo R & J Sarukhán (eds) Perspectives on Plant Population ecology: 48-65. Sinauer, Sunderland, MA.
- BELL A (1986) The simulation of branching patterns in modular organisms. En: Harper J, B Rosen & J White (eds) The growth and form of modular organisms: 143-160. Cambridge University Press, Cambridge.
- BELL A & P TOMLINSON (1980) Adaptive architecture in rhizomatous plants. Botanical Journal of the Linnean Society 80: 125-160.
- BIRCH A & M HUTCHINGS (1992) Analysis of ramet development in the stoloniferous herb *Glechoma hederacea* using a plastochron index. Oikos 63: 387-394.
- BRAWLEY S & L JOHNSON (1992) Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae. British Phycological Journal 27: 233-252.
- CALDWELL M (1987) Plant architecture and resource competition. En: Schulze E & H Zwolfer (eds) Potentials and limitations of ecosystem analysis: 164-170 Springer-Verlag, Berlin.
- CARPENTER R (1990) Competition among marine macroalgae: a physiological perspective. Journal of Phycology 26: 6-12.
- COATES A & J JACKSON (1985) Morphological themes in the evolution of clonal and aclonal marine invertebrates. En: Jackson J, L Buss & R Cook (eds.) Population biology and evolution of clonal organisms: 67-106. Yale University Press, New Haven.
- COLLADO-VIDES L, J GONZALEZ-GONZALEZ & E EZCURRA (1995) Patrones de distribución ficoflorística en el sistema lagunar de Nichupté, Quintana Roo, México. Acta Botánica Mexicana: 31: 19-32.
- COOK R (1983) Clonal plant population. American Scientist 71: 244-253.
- DE KROON H & J VAN GROENENDAEL (1990) Regulation and function of clonal growth in plants: an evaluation. Groenendael J & H de Kroon (eds.) Clonal growth in plants: regulation and function. 177-186. SPB Academic Pub., The Hague.
- DE KROON H, T HARA & R KWANT (1992) Size hierarchies of shoots and clones in clonal herb monocultures: do clonal and non-clonal plants compete differently? Oikos 63: 410-419.
- DE WREEDE R & T KLINGER (1988) Reproductive strategies in algae. En: Lovett Doust J & L Lovett Doust (eds) Plant reproductive ecology. Patterns and strategies. 267-284 pp. Oxford University Press, Oxford.
- DENLEY E & P DAYTON (1985) Competition among macroalgae. En: Littler M & D Littler (eds) Handbook of phycological methods: ecological field methods: Macroalgae: 511-530. Cambridge University Press, Cambridge.
- DIRZO R (1984) Herbivory: A phytocentric overview. En: Dirzo R & J Sarukhán (eds) Perspectives on plant population ecology. 141-165. Sinauer, Sunderland, MA.
- DYRYNDA P (1986) Defensive strategies of modular organisms. En: Harper J, B Rosen & J White (eds) The growth and form of modular organisms: 227-244. Cambridge University Press, Cambridge.
- ERIKSSON O (1989) Seedling dynamics and life histories in clonal plants. Oikos 55: 231-238.
- EZCURRA E, C MONTAÑA & S ARIZAGA (1991) Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. Ecology 72: 23-34.
- FRANCO M (1986) The influence of neighbours on the growth of modular organisms with an example from

- trees. En: Harper J, B Rosen & J White (eds) The growth and form of modular organisms: 209-226. Cambridge University Press, Cambridge.
- GOULD S (1989) A developmental constraint in *Cerion*, with comments on the definition and interpretation of constraints in evolution. *Evolution* 43: 516-539.
- GRACE J (1993) The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany* 44: 159-180.
- HALL M & S BELL (1988) Response of small motile epifauna to complexity of epiphytic algae on seagrass blades. *Journal of Marine Research* 46: 613-630.
- HALLE F, R OLDEMAN & P TOMLINSON (1978) Tropical trees and forests, An architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin. 441 pp
- HALLE F (1986) Modular growth in seed plants. En: Harper J, B Rosen & J White (eds.) The growth and form of modular organisms: 77-88. Cambridge University Press, Cambridge.
- HARDWICK R (1986) Physiological consequences of modular growth in plants. En: Harper J, B Rosen & J White (eds) The growth and form of modular organisms: 161-174. Cambridge University Press, Cambridge.
- HARPER J (1981) The concept of population in modular organisms. En: May R (ed) Theoretical ecology: principles and applications. 53-77. Blackwell Scientific Pub. London.
- HARPER J (1985) Modules, branches, and capture of resources. En: Jackson J, L Buss & R Cook (eds) Population biology and evolution of clonal organisms: 1-34. Yale University Press. New Haven
- HARPER J & A BELL (1979) The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. En: Anderson R, B Turner & L Taylor: 29-52. Population dynamics. Oxford University Press, Oxford.
- HAY M (1981) The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology* 62:739-750.
- HAY M (1986) Functional geometry of seaweeds: ecological consequences of thallus layering and shape in contrasting light environments. En: Givnish T (ed) On the economy of plant form and function 17: 635-666. Cambridge University Press, Cambridge.
- HUGHES D & R HUGHES (1986) Metabolic implications of modularity: studies on the respiration and growth of *Electra pilosa*. En: Harper J, B Rosen & J White (eds) The growth and form of modular organisms: 23-30. Cambridge University Press, Cambridge.
- HUTCHINGS M & I BRADBURY (1986) Ecological perspectives on clonal perennial herbs. *BioScience* 36: 178-182.
- HUTCHINSON G (1975) Treatise on Limnology. III Limnological Botany. John Wiley & Sons, New York. 660 pp.
- JACKSON J & A COATES (1986) Life cycles and evolution of clonal (modular) animals. En: Harper J, B Rosen & J White (eds) The growth and form of modular organisms: 7-22. Cambridge University Press, Cambridge.
- JACKSON J (1985) Distribution and ecology of clonal and aclonal benthic invertebrates. En: Jackson J, L Buss & R Cook (eds) Population biology and evolution of clonal organisms: 297-356. Yale University Press, New Haven.
- JANZEN DH (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-391.
- KEMPERMAN & BARNES (1976) Rown size in American aspens. *Canadian Journal of Botany* 54: 2603-07.
- KLIMES L (1992) The clone architecture of *Rumex alpinus* (Polygonaceae). *Oikos* 63: 402-490.
- LANDA K, B BENNER, M WATSON & J GARTNER (1992) Physiological integration for carbon in mayapple (*Podophyllum peltatum*), a clonal perennial herb. *Oikos* 63: 348-356.
- LEWIS S, J NORRIS & R SEARLES (1987) The regulation of morphological plasticity in tropical reef algae by herbivory. *Ecology* 68: 636-641
- LITTLER M & K ARNOLD (1982) Productivity of marine macroalgal functional-form groups from Southwestern North America. *Journal of Phycology* 18: 307-311.
- LITTLER M & D LITTLER (1980) The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional-form model. *American Naturalist* 116: 25-44.
- LITTLER M, D LITTLER & P TAYLOR (1983) Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae. *Journal of Phycology* 19: 229-237.
- LOBBAN C & P HARRISON (1994) Seaweed ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge. 366 pp.
- LOVETT DOUST L (1981) Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology* 69: 743-755.
- MACKIE G (1986) From aggregates to integrates: physiological aspects of modularity in colonial animals. En: Harper J, B Rosen & J White (eds.) The growth and form of modular organisms: 175-196. Cambridge University Press, Cambridge.
- MAGGS C & D CHENEY (1990) Competition studies of marine macroalgae in laboratory culture. *Journal of Phycology* 26: 17-24.
- MARSHALL C (1990) Source-sink relations of interconnected ramets. 23-42. Groenendaal J & H de Kroon. Clonal growth in plants: Regulation and function. SPB Academic Pub., The Hague.
- MARTINEZ E & B SANTELICES (1992) Size hierarchy and the $-3/2$ "power law" relationship in a coalescent seaweed. *Journal of Phycology* 28: 259-264.
- MOGIE M & M HUTCHINGS (1990) Phylogeny, ontogeny and clonal growth in vascular plants. En: Groenendaal J & H de Kroon (eds) Clonal growth in plants: regulation and function. 3-22. SPB Academic Pub., The Hague.
- NOBLE J, A BELL & J HARPER (1979) The population biology of plants with clonal growth. *Journal of Ecology*. 67: 983-1008.
- NORTON T, A MATHIESON & M NEUSHUL (1980) A review of some aspects of form and function in seaweeds. *Botanica Marina* 25: 501-510.
- OLSON A & J LUBCHENCO (1990) Competition in seaweeds: linking plant traits to competitive outcomes. *Journal of Phycology* 26: 1-6.
- PAINE R (1990) Benthic macroalgae competition: complications and consequences. *Journal of Phycology* 26: 12-17.
- PANKHURST R (1994) The representation of shape and form by computer. En: Ingram D & A Hudson (eds) Shape and Form in Plants and Fungi. Linnean Society Symposium Series 16: 153-168. Academic Press, London.
- PFISTER C (1990) Costs of reproduction in plants: analyses of demography and allocation in an intertidal seaweed. *Bulletin of the Ecological Society of America*. 71(2): Suppl. 284.
- PITELKA L & J ASHUM (1985) Physiology and integration of ramets in clonal plants. En: Jackson J,

- L Buss & R Cook (eds) Population biology and evolution of clonal organisms: 399-436. Yale University Press, New Haven.
- REED D (1990) An experimental evaluation of density dependence in a subtidal algal population. *Ecology* 71: 2286-2296.
- REED D C & M S FOSTER (1984) The effects of canopy shading on algal recruitment and growth in a giant kelp forest. *Ecology* 65: 937-948.
- RODRIGUEZ D & L COLLADO-VIDES (1996) Architectural models for apical growth patterns in *Gelidium* L. (Gelidiales, Rhodophyta). *Phycological Research* 44: 95-100.
- ROOM P, L MAILLETTE & J HANAN (1994) Module and metamer dynamics and virtual plants. En: Begon M & A Fitter (eds) *Advances in Ecological Research* 25: 105-157.
- RYLAND J & G WARNER (1986) Growth and form in modular animals: ideas on the size and arrangement of zooids. En: Harper J, B Rosen & J White (eds) *The growth and form of modular organisms*: 53-76. Cambridge University Press, Cambridge.
- SACKVILLE-HAMILTON NR, B SCHIMD & J HARPER (1987) Life-history concepts and the population biology of clonal organisms. *Proceedings of the Royal Society of London B* 232: 35-57.
- SANTELICES B (1990) Patterns of organization of intertidal and shallow subtidal vegetation in wave exposed habitats of central Chile. *Hydrobiologia* 192: 35-57.
- SANTELICES B (1990b) Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanograph and Marine Biology Annual Review* 28: 177-276.
- SARUKHAN J & J HARPER (1973) Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. hibernicus* L., and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology* 61: 675-716.
- SCHMID B & J HARPER (1985) Clonal growth in grassland perennials. *Journal of Ecology* 73: 793-808.
- SEIP K L (1980) A computational model for growth and harvesting of marine alga *Ascophyllum nodosum*. *Ecological Modelling* 8: 189-199.
- SILANDER J (1985) Microevolution in clonal plants. En: Jackson J, L Buss & R Cook (eds) *Population biology and evolution of clonal organisms*: 107-152. Yale University Press, New Haven.
- SILVERTWON JW & J LOVETT-DOUST (1994) *Introduction to plant population biology*. Blackwell Scientific Publications. 366 pp. Oxford.
- STENECK R & M DETHIER (1994) A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.
- TAYLOR P & M HAY (1984) Functional morphology of intertidal seaweeds: adaptive significance of aggregate vs. solitary forms. *Marine Ecology Progress Series* 18: 295-302.
- TRINCI A & E CUTTER (1986) Growth and form in lower plants and the occurrence of meristems. En: Harper J, B Rosen & J White (eds) *The growth and form of modular organisms*: 95-114. Cambridge University Press, Cambridge.
- TUCIE B, S MILOJKOVIE, A TARASJEV & S VUJEIE (1989) The influence of climatic factors on clonal diversity in a population of *Iris pumila*. *Oikos* 56: 115-120.
- TUOMI J & T VUORISALO (1989) What are the units of selection in modular organisms? *Oikos* 54: 227-233.
- VASEK F (1980) Cresosote bush Long-lived clones in the Mohave Desert. *American Journal of Botany* 67: 246-255.
- WALLER D & D STEINGRAEBER (1985) Branching and modular growth: Theoretical models and empirical patterns. En: Jackson J, L Buss & R Cook (eds) *Population biology and evolution of clonal organisms*: 225-257. Yale University Press, New Haven
- WATSON M & C COOK (1982) The development of spatial pattern in clones of an aquatic plant, *Eichornia crassipes* Solms. *American Journal of Botany* 9: 248-253.
- WATKINSON A & J WHITE (1986) Some life-history consequences of modular construction in plants. En: Harper J, B Rosen & J White (eds) *The growth and form of modular organisms*: 31-52. Cambridge University Press, Cambridge.
- WATSON M (1990) Phenological effects on clone development and demography. En: Groenendaal J & H De Kroon (eds) *Clonal growth in plants: regulation and function*. 43-56. SPB Academic Pub. The Hague.
- WHITE J (1979) The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109-145.
- WHITE J (1984) Plant metamerism. En: Dirzo R & J Sarukhan (eds) *Perspectives on plant population ecology*: 15-47. Sinauer, Sunderland, MA.
- WILLIAMS G (1986) Retrospect on modular organisms. En: Harper J, B Rosen & J White (eds) *The growth and form of modular organisms*: 245-250. Cambridge University Press, Cambridge.