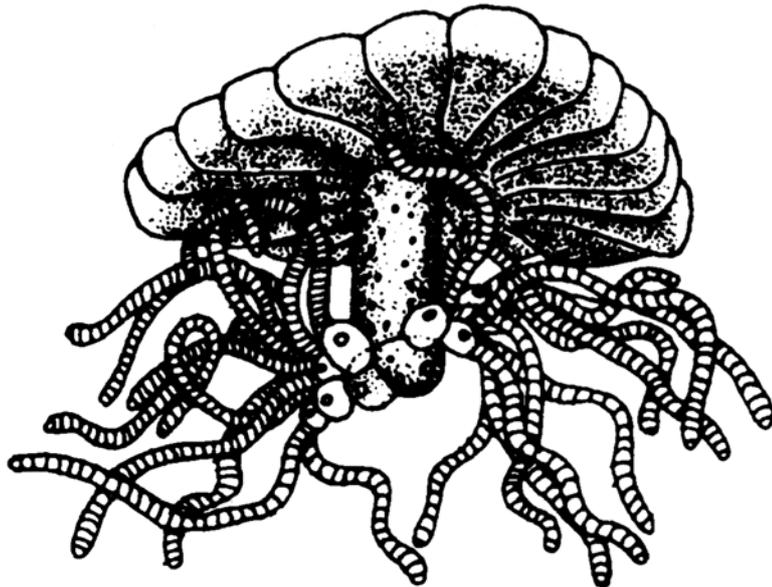


Crecimiento y forma de las algas marinas



LIGIA COLLADO-VIDES Y M. ROSARIO A. BRAGA

Las algas forman un conjunto de organismos fotosintéticos con niveles de organización y patrones de construcción semejantes. Habitan tanto en ambientes marinos como dulceacuícolas, ya sea en arenas, suelos o cascadas, entre otros. Son grupos muy heterogéneos que se agrupan de acuerdo con criterios fenéticos, es decir, los diversos grupos se unifican taxonómicamente a partir de semejanzas morfológicas y funcionales, y no por un origen filogenético común. Se diferencian de las plantas superiores porque carecen de un sistema vascular y de diferenciación de la planta en raíz, tallo y hojas. Para referirse a la planta, en ficología, disciplina que estudia las

algas, se utiliza el término *talo*, de allí que estos organismos se agrupen bajo el nombre de talofitas, es decir, plantas carentes de sistema vascular.

Las macroalgas marinas, a las que se referirá este trabajo, presentan una gran 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 o conjunto de células embebidas en un mucílago sin ninguna división del trabajo; colonias o incipiente agrupación de células en un talo; filamentos uniseriados, se refiere a talos constituidos por hileras de células

que pueden ser simples o ramificados. También encontramos talos constituidos por la unificación de filamentos y que forman pseudoparénquimas. Los parénquimas verdaderos son aquellos talos cuya médula es el resultado de un cambio en la división celular.

En las tres grandes divisiones —Rhodophyta, Phaeophyta y Chlorophyta— existen especies filamentosas uniseriadas. El filamento uniseriado es la unidad básica de construcción a partir de la cual se adquiere, por diversas rutas, la complejidad de los talos mayores. Esencialmente el crecimiento de las algas se puede dividir en dos grandes vías: crecimiento uniaxial (a partir de una sola célula apical) y crecimiento multiaxial (a partir de múltiples células apicales).

Uno de los procesos más comunes a partir del cual se adquiere la complejidad del talo es, entre las especies de la división Chlorophyta, por la unión de filamentos de manera paralela, llamada anastomosis de filamentos, por medio del cual se forman láminas de una capa, como en el caso de *Anadyomene*. Cuando la división celular de los filamentos cambia, también se conforman parénquimas verdaderos que dan origen a talos laminares de una o varias capas, como en *Monostroma* y *Ulva*. Otro proceso es el entrecruzamiento de filamentos, generalmente coenocíticos, que da como resultado talos complejos, pseudoparenquimatosos, como en *Halimeda* y *Udotea*, ambos con depósitos de carbonato de calcio, o como el caso de *Codium*, sin depósito de carbonato de calcio.

En las especies de la división Rhodophyta, los procesos para la adquisición de complejidad son: en el caso de las uniaxiales, por medio de la organización radial de los primeros filamentos laterales que conforman talos polisifónicos (organizados por hileras de células del mismo largo y en orden radial) como en *Polysiphonia*; por agregación de las laterales como en *Spyridia*; por agregación de las células basales de las laterales

como en *Dasya*; o por compactación de las laterales como en el caso de *Hypnea*, la cual presenta una estructura interna medular.

En las especies cuyo crecimiento es multiaxial, encontramos talos medulares como *Jania*, costrosos como *Mesophyllum* o huecos como *Champia*. Entre los parenquimatosos están las láminas como *Porphyra*.

El grupo de algas con mayor complejidad está en la División Phaeophyta, en el que encontramos una incipiente diferenciación celular y construcción de tubos cribosos (células alargadas y conectadas) cuya función es la conducción de sustancias a lo largo del talo. Existen algas cuya complejidad se da a partir de la diferenciación de las células de la corteza interna como en *Fucus*, o por un meristodermo superficial (conjunto de células superficiales con actividad meristemática) como en *Macrocystis*.

Además de esta diversidad en patrones de construcción se añade la variedad en patrones de ramificación (alterna, radial, opuesta etc.), ritmos de crecimiento (continuo, discontinuo, rítmico etc.), orientación de los talos (erectos o postrados), estrategia de crecimiento (unitarios, clonales) y condiciones ambientales en las que crecen las poblaciones; esto origina una gran diversidad de formas entre las algas.

La forma de 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 la manifestación de los grupos. La morfología se puede analizar a partir de la forma de los talos adultos, o bien, como un proceso de transformación intrínseca delimitado por reglas de crecimiento y regulado por el ambiente.

La importancia del estudio de la morfología en los trabajos ecológicos ha sido ampliamente mencionada en la literatura ficológica. Los estudios se han basa-

do en la forma externa del talo y su anatomía, y las distintas consecuencias que cada forma tiene en su interacción con el medio, es decir, la relación que existe entre la forma y la función.

Han sido diversos los enfoques para abordar el estudio de la relación entre la forma y la función. Por ejemplo, Norton y otros autores se centraron en el análisis de la modificación de la forma como resultado de ciertas presiones ambientales. Las algas que se desprenden del substrato y terminan su ciclo de vida como flotantes adquieren una forma redondeada debido a la pérdida de la polaridad que les da el estar fijas en algún punto.

Otro enfoque ha sido analizar la forma desde un punto de vista geométrico, Mark Hay estudia las características geométricas de algunas algas y las asocia al área fotosintética de los talos. También desde un punto de vista biomecánico, al igual que Neushul, Hay demuestra la importancia de la rugosidad de la lámina en talos de las grandes laminariales, como un elemento que afecta la difusión de nutrientes.

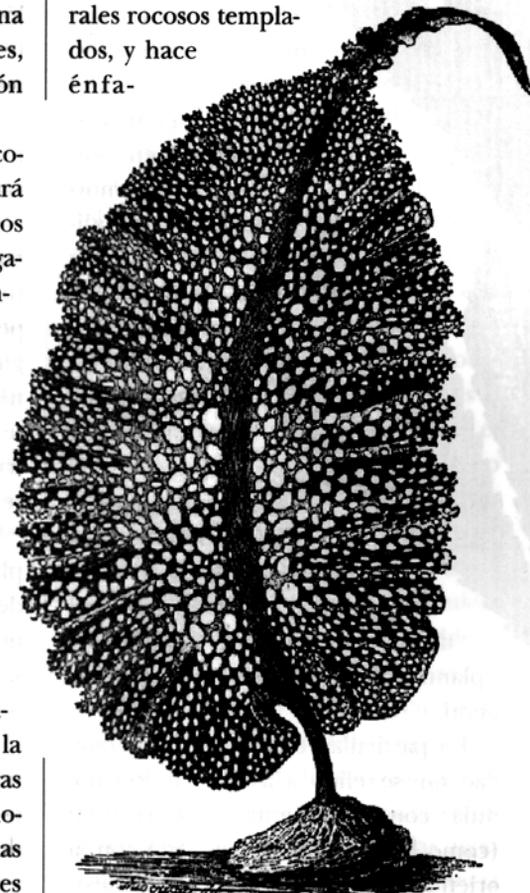
Brawley y Johnson proponen que conocer la morfología de las algas ayudará a resolver algunos problemas sobre los procesos de reproducción (espórica, gamética o propágulo) y las consecuencias ecológicas que estas relaciones conllevan. Por ejemplo, en los procesos de fertilización, la ubicación física de los órganos reproductivos puede determinar con quién se dará un entrecruzamiento. En el caso de las plantas clonales, la probabilidad de tener contactos intra o interindividuales dependerá de qué tan denso o abierto sea el crecimiento del alga.

En lo que se refiere a estudios autecológicos, Reed y Foster analizan la importancia 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 densodependiente de este tipo de poblaciones.

En la década de los años ochenta, Littler y su grupo proponen la clasificación de las algas marinas en 7 grupos morfofuncionales de las zonas tropicales arrecifales. Sugieren la existencia de diversas convergencias evolutivas entre la forma y la función, y agrupan las algas a partir de cualidades morfológicas como son la anatomía (filamentos, láminas, medulares, medulares con corteza, medulares con depósito de carbonato de calcio) y cualidades funcionales como son la tasa fotosintética y la defensa contra la herbivoría.

Por otro lado, desde el punto de vista de las comunidades algales, Santelices encuentra convergencias morfológicas características de los litorales rocosos templados, y hace énfasis



sis en el hecho de que la morfología puede ser un buen punto de partida para analizar las zonas que se encuentran en el litoral rocoso de Chile.

En otra línea de estudios se muestra la importancia de la forma de las algas en relación con las distintas comunidades que albergan. Por ejemplo, se ha visto que el aspecto externo de las algas tiene una estrecha relación con la complejidad del hábitat de los invertebrados, encontrándose diferencias en las comunidades de invertebrados asociados al tipo y grado de ramificación de las algas en las que habitan.

A pesar de la diversidad de trabajos ficológicos en los que se relaciona la morfología con la función, aún existen diversas características de la morfología de las plantas terrestres que no han sido tra-

bajadas detalladamente en las algas. Por ejemplo, las plantas tienen una construcción modular, es decir, están constituidas por unidades semejantes, repetibles y que a diferencia de los organismos unitarios, tienen todo un proceso de mortalidad y natalidad de módulos de construcción intraplanta que altera todos los conceptos demográficos y ecológicos.

Esta concepción de construcción ha cambiado completamente la visión que en el medio de la botánica terrestre se tenía sobre las plantas y los organismos sésiles en general.

En particular, el tema de la clonalidad, que se refiere a la construcción modular con una orientación horizontal (como los pastos), en contraste con la orientación vertical (como los árboles),

ha sido trabajado ampliamente por Harper y colaboradores. Relativo a las algas marinas bentónicas, este tema está apenas siendo incorporado. Por ejemplo, con respecto a la propagación vegetativa de especies de interés comercial, Santelices menciona que la arquitectura clonal es una cualidad que debe ser aprovechada en programas de manejo y cosecha. Rui Santos describe la arquitectura clonal de *Gelidium sesquipedale* como el punto de partida que le permite buscar la talla y parte del talo óptimos para cosechar. Otro enfoque es conocer las reglas de construcción clonales para la modelación del crecimiento e invasión del espacio en las algas de los manglares, trabajo que actualmente desarrollan en conjunto el laboratorio de Ficología y el Departamento de Matemáticas de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Consideramos que es importante abordar este tema en la ecología de las algas, y explorar las consecuencias ecológicas y evolutivas que puede llegar a tener en la teoría hasta ahora generada, tema que se tratará a continuación.

Para comprender qué significa la clonalidad en las plantas se requiere analizar el concepto de modularidad.

La concepción de organismos con estructura multiunitaria se remonta a los tiempos de Goethe. Erasmus Darwin pensaba que a partir de cada yema se originaba a un nuevo individuo que permanecía unido al padre; por otro lado, White menciona que las plantas están constituidas por segmentos o metámeras que se repiten.

Harper describe el crecimiento de la planta como un proceso de repetición de unidades básicas de construcción o módulos, esto 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, es decir, por multiplicación o repetición de módulos.

En la literatura hallamos diversas pos-

turas sobre la noción de módulo, entre otras, debido a las consecuencias de la modularidad en el ciclo de vida. Para Harper, así como para Watkinson y White, en sentido amplio un módulo es una unidad estructural como cualquier unidad tisular de construcción que es iterada; Hallé y colaboradores lo condicionan a que sea una estructura que dé origen a un eje de crecimiento; Maillete menciona que la importancia del módulo es que en ellos se encuentra el meristemo. Sin embargo, al estudiar a los invertebrados marinos, Dyrynda reduce el concepto de módulo a la noción de bloques repetidos formados a partir de un punto de crecimiento.

Cabe preguntarse si existe la modularidad en las algas, y en su caso, definir si todas ellas lo son. Si consideramos que las algas son modulares, entonces es necesario definir cuál es la unidad que iterativamente llega a construir un talo. Es de esperarse que, dada la diversidad de los niveles de organización en las algas, se den diferentes nociones de módulo. Este aspecto es fundamental, dado que a partir de la definición de cuál es la unidad básica de construcción se podrá abordar el estudio demográfico de los genets, o bien del organismo modular.

Al considerar un organismo modular, Waller y Steingraeber describen la ramificación como un proceso reiterativo de unidades multicelulares, repetibles, conectadas entre ellas. Para Toumi y Vuorisalo, estas unidades son funcionales, semiautónomas, interactuantes y/o reproductivas, de tal manera que cada planta pasa a ser un organismo integrado por múltiples unidades, donde cada una tiene un tipo de relación con el medio. Por ejemplo, cuando Reed señala que unas láminas obtienen una incidencia luminosa mayor que otras, también describe cómo distintas partes de un mismo organismo presentan diferentes interacciones con el medio; se podría decir que cada lámina es una unidad reiterada semiautónoma o módulo en las laminariales.



En la arquitectura de organismos modulares se reconocen dos grandes tipos de crecimiento: a) en el que se mantiene una individualidad fisiológica y morfológica con orientación vertical, como los árboles, y b) en el que el crecimiento puede o no mantener la unidad fisiológica y morfológica entre sus partes, y su orientación es horizontal, a este último tipo de plantas se les conoce como organismos clonales, como los pastos.

Ambos tipos de crecimiento modular son producto de un cigoto, y dan como resultado un organismo modular que Harper llama "genet". En el crecimiento clonal se forman más de un individuo de composición genética idéntica que puede o no mantener continuidad fisiológica. Reconocer la existencia del crecimiento clonal ha tenido consecuencias en el estudio de la dinámica de poblaciones, de la morfología, del desarrollo y evolución de dichos organismos.

Para ejemplificar el alcance que tiene considerar a organismos como modulares en contraste con la idea de organismos unitarios se muestra un modelo poblacional para organismos modulares.

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 (®). Harper y Bell proponen las siguientes ecuaciones para el estudio demográfico de ambos niveles:

1) $N = \# \text{ de nacimientos} - \# \text{ de muertes} + \# \text{ de inmigrantes} - \# \text{ de emigrantes}$

2) $®_{t+1} = ®_t + \text{nacimiento de módulos} - \text{muerte de módulos}$

donde: $N = \# \text{ de genets (producto de cigoto o célula sola)}$

$® = \# \text{ de módulos que componen el genet}$

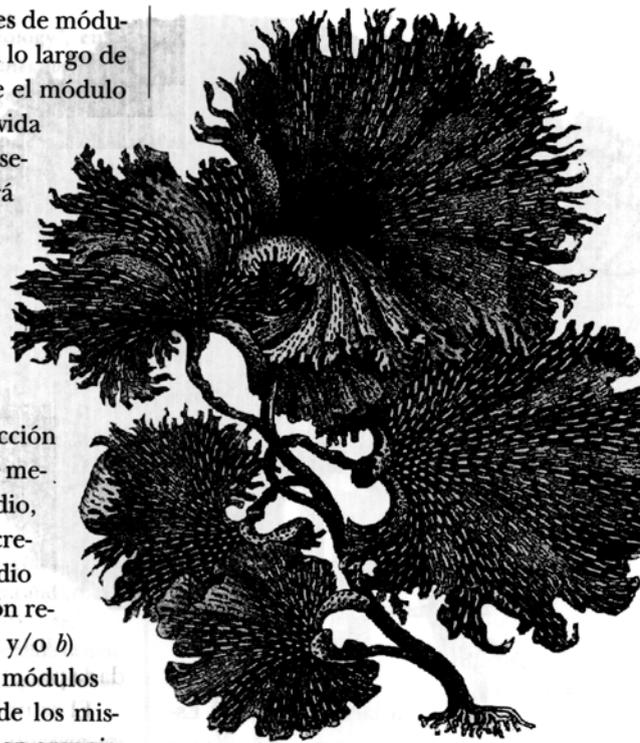
Mediante estudios demográficos intragenet se ha puesto en evidencia la existencia de una organización jerárquica: los módulos, los conjuntos funcionales de módulos y el genet. Los organismos modulares presentan una estructura de edades dentro de una misma plan-

ta, 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.

Toumi y Vuorisalo concluyen que la unidad fenotípica elemental sujeta a selección es el módulo. El genet puede mejorar su adecuación promedio, es decir, su capacidad de incrementar la población, por medio de a) aumentar la producción reproductiva de cada módulo, y/o b) aumentar el nacimiento de módulos en relación con la muerte de los mismos. La selección fenotípica en organismos modulares puede ser un proceso demográfico; dado que existe una manifestación diferencial de los módulos. Por ejemplo, algunos módulos se encuentran en proceso de crecimiento vegetativo y otros en fase reproductiva. Es decir, una parte de la planta continúa su crecimiento vegetativo con la actividad propia del mismo (i.e. colonización de espacios por crecimiento vegetativo, tejidos dedicados a la fotosíntesis); y al mismo tiempo otra parte de la planta concentra su energía en la elaboración de estructuras reproductoras (i.e. meiosis, fertilización, diversificación genética).

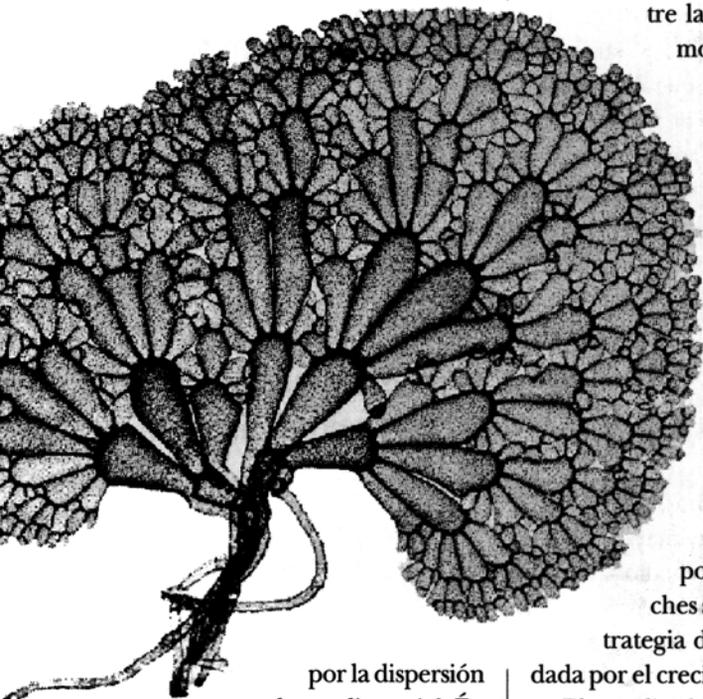
Una consecuencia interesante de la construcción modular clonal es que el genet logra un periodo largo de vida, debido a la dinámica de nacimiento y muerte de los módulos, éstos mantienen al genet con una potencialidad a evitar la muerte.

La causa de mortalidad en organismos modulares puede ser de carácter extrínseco, como la desecación, la depredación, la competencia, o bien de carácter intrínseco al alcanzar un tamaño físicamente insostenible. Si se toma en



cuenta que las algas viven en el medio acuático, los factores que provoquen la mortalidad y limiten el crecimiento de los talos serán diferentes a los factores que afecten el crecimiento de plantas terrestres o animales marinos. Según Coates y Jackson el riesgo de mortalidad del genet es la fuerza primaria selectiva que da forma a la geometría e integración de módulos en invertebrados epibénticos.

En el mundo de las algas nos podemos preguntar: ¿qué tan frecuente es la existencia de plantas modulares en el medio marino?, ¿es la clonalidad algo común, optativo?, siendo las algas tan plásticas y el medio marino fluctuante, ¿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?, ¿existe algún factor que dispare la reproducción sexual?, ¿existe entre las algas con crecimiento clonal una preferencia



por la dispersión a larga distancia? Estas, entre muchas otras preguntas deben plantearse y resolverse por medio del estudio de la morfología y la relación con el medio de la forma y la función.

Perspectivas

Los estudios realizados con organismos de construcción modular (clonales y aclonales) están cuestionando diversos conceptos y teorías ecológicas basadas en organismos unitarios.

Es evidente que las algas abren un abanico de preguntas acerca de la arquitectura modular, la clonalidad y la relación con el ambiente. Por otro lado, desde un punto de vista evolutivo, el estudio arquitectónico permitirá discutir las convergencias morfológicas encontradas en ambientes particulares.

Por ejemplo, la convergencia con ciertos aspectos mencionados por Jackson y Coates son sorprendentes. Ellos mencionan la existencia de formas de crecimiento masivo, encrustante (con forma de costra que invade en su totalidad el sustrato disponible) o erecto en cnidarios sésiles, formas que se presentan en-

tre las algas (ambos organismos sésiles marinos). El papel de la modularidad (clonal o no) en la formación de parches, es una forma alternativa para estudiar la causas de estos patrones de distribución. Mucho se ha buscado por medio de factores como la herbivoría, y las limitaciones fisiológicas, sin embargo, no se ha analizado la posibilidad de que los parches sean resultado de una estrategia de colonización espacial dada por el crecimiento modular clonal.

El estudio de las algas, debido a que son tan antiguas, puede aportar información sobre la evolución de la adquisición y persistencia de la modularidad y la clonalidad de las plantas. Además de eso, por su diversidad en los niveles de organización del talo, también puede contribuir significativamente al conocimiento del desarrollo de la modularidad, pues existen ventajas para la realización de experimentos en cultivo e *in situ* por el hecho de que algunas algas tienen tasas de crecimiento cortas y alcanzan la madurez en corto plazo; a pesar de lo cual se deben enfrentar varios desafíos para que sea posible estudiar su modularidad y clonalidad.

Consideramos que uno de estos desafíos es la enorme plasticidad de las algas, sobre todo en relación con la forma del talo, la cual se modifica adecuándose al movimiento del agua y a las condiciones generales en las que se encuentran.

Se requiere también encontrar la(s) escala(s) adecuada(s) en la(s) cual(es) se deberá abordar el problema de la modularidad y clonalidad de las algas.

Consideramos que para abrir una nueva línea de investigación sobre eco-

logía de algas marinas es necesario hacer estudios desde diferentes puntos de vista que pueden caer dentro de la llamada ciencia reduccionista; sin embargo, sólo el acercamiento a las partes nos podrá permitir retornar a la globalidad y conocer la distribución y abundancia de las especies.

De acuerdo con esta perspectiva, la propuesta de González-González, al analizar la ecología de las algas como procesos que tienen una transformación propia y que están sujetos a diferentes fuentes de alteración debido a la interacción con el medio, es un marco de referencia que permite ubicar los distintos estudios como las partes dinámicas que finalmente construyen la realidad que pretendemos conocer.

En resumen, proponemos que se retomen los estudios según la siguiente perspectiva: por un lado, la resolución de problemas parciales dentro de sistemas de conocimiento parciales, y por el otro, hacemos un llamado para que sea reconsiderado el valor de la morfología en la búsqueda de explicaciones para la distribución y la abundancia de los organismos en la naturaleza.

Agradecimientos

Deseamos agradecer la revisión y sugerencias de A. Buschmann, las cuales mejoraron sustancialmente el manuscrito. A la Red Latinoamericana de Botánica por su apoyo a través de una beca de perfeccionamiento a LCV, y a M. Franco por interesarnos en el tema de la modularidad, así como por su asesoría y discusión en diversos momentos formativos. Este trabajo fue realizado con apoyo del proyecto IN205594 de la DGAPA/UNAM. 

Bibliografía

Brawley S. y L. Johnson. 1992. Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae. *British Phycological Journal* 27:233-252.

Coates, A. y J. Jackson. 1985. "Morphological themes in the evolution of clonal and aclonal marine invertebrates", en J. Jackson, L. Buss y R. Cook (eds.) *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*, Yale Univ. Press, Londres, pp. 67-106.

Dyrynda, P. 1985. "Defensive strategies of modular organisms", en J. Harper, B. Rosen y J. White (eds.) *The Growth and Form of Modular Organisms*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 227-244.

González-González, J. 1991. Los procesos transformados y los procesos alterados: Fundamentos para una teoría procesual del conocimiento biológico. *Uruboros* 2:45-90.

González-González, J. 1992. Flora ficológica de México: concepciones y estrategias para la integración de una flora ficológica nacional. *Ciencias* 6:13-33.

Hallé, F., R. Oldeman y P. Tomilson. 1978. *Tropical Trees and Forests, an Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Países Bajos.

Harper, J. 1981. "The concept of population in modular organisms", en R. May. (ed.) *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, Blackwell Scientific Pub., Oxford, pp. 53-77.

Harper, J.L. 1985. "Modules, branches, and capture of resources", en J. Jackson, L. Buss y R. Cook (eds.) *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*, Yale Univ. Press, Londres, pp. 1-34.

Harper, J.L. y A.D. Bell. 1979. "The population dynamics of growth form in organisms with modular construction", en R.D. Anderson, B.D. Turner y L.R. Taylor (eds.) *Population Dynamics*, Blackwell Scientific Pub., Oxford, pp. 29-52.

Hay, M.E. 1986. "Functional geometry of seaweeds: ecological consequences of thallus layering and shape in contrasting light environments", en T.J. Givnish (ed.) *On the Economy of Plant Form and Function*, pp. 635-666.

Jackson J. y A. Coates 1986. "Life cycles and evolution of clonal (modular) animals", en J. Harper, B. Rosen y J. White, *The Growth and Form of Modular Organisms*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 7-22.

Littler, M. y D. Littler. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional-form model. *Am. Nat.* 116(1): 25-44.

Littler M., D. Littler y P.R. Taylor. 1983. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae. *J. Phycol.* 19:229-237.

Maillete, L. 1992. Seasonal model of modular growth in plants. *J. Ecol.* 80:123-130.

Neushul, M. 1972. "Functional interpretation of

benthic marine algal morphology", en I. Abbott, y M. Kurogi (eds.) *Contributions to the Systematics of Benthic Marine Algae of the North Pacific*, Japanese Society of Phycology, pp. 47-73.

Norton T.A. y A.C. Mathieson. 1983. "The biology of unattached seaweeds", en F.E. Round y D.J. Chapman (eds.) *Progress in Phycological Research*, vol. 2, Elsevier Sci. Pub., Países Bajos, pp. 333-386.

Norton T.A., Mathieson A.C. y M. Neushul. 1980. A review of some aspects of form and function in seaweeds. *Botanica Marina* 25:501-510.

Norton T.A., A.C. Mathieson y M. Neushul. 1981. "Morphology and environment", en C.S. Lobban y M.J. Wynne (eds.) *The Biology of Seaweeds*, Blakwell Scientific Publications, Oxford, pp. 421-451.

Reed, D.C. y M.S. Foster. 1984. The effects of canopy shading on algal recruitment and growth in a giant kelp forest. *Ecology* 65:937-948.

Reed, D. 1990. An experimental evaluation of density dependence in a subtidal algal population. *Ecology* 7:2286-2296.

Santos, R. 1993. Plucking or cutting *Celidium sesquipedale*? A demographic simulation of harvest impact using a population projection matrix model. *Hydrobiologia* 260/261:269-276.

Santelices, B. 1990. Patterns of organizations of intertidal and shallow subtidal vegetation in wave-exposed habitats of Central Chile. *Hydrobiologia* 192(1):35-58.

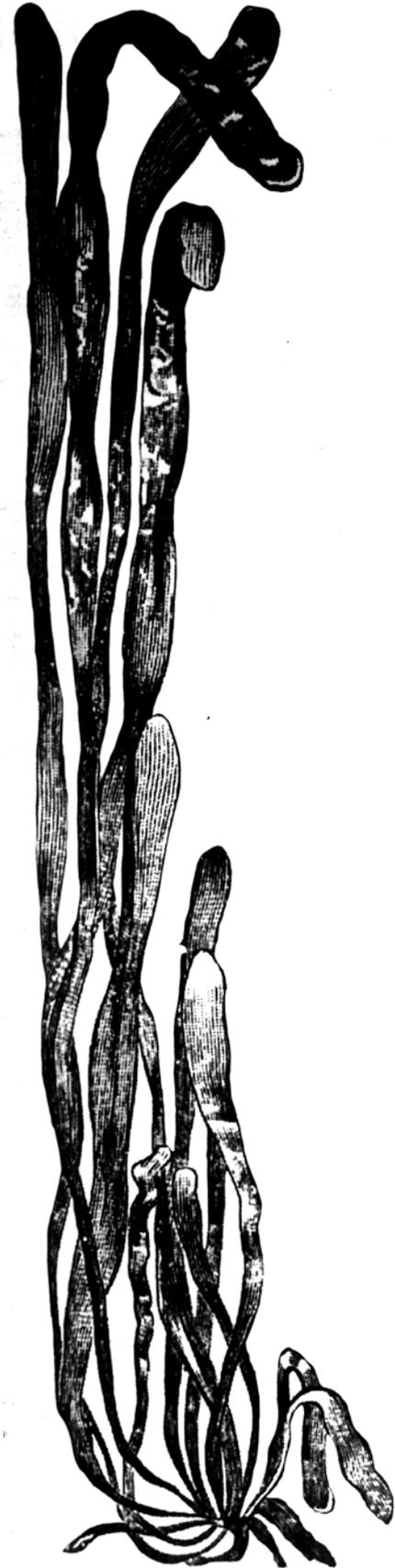
Santelices, B. 1992. "Strain selection of clonal seaweeds", en F.E. Round, y D.J. Chapman (eds.) *Progress in Phycological Research*, Elsevier Sci. Pub., Países Bajos, pp. 85-115.

Toumi J. y T. Vuorisalo. 1989. What are the units of selection in modular organisms? *Oikos* 54 :227-233.

Waller, D. y D. Steingraeber. 1985. "Branching and modular growth: Theoretical models and empirical patterns", en J. Jackson, L. Buss y R. Cook (eds.) *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*, Yale University Press, Londres, pp. 7:225-257.

Watkinson A. y J. White. 1985. "Some life-history consequences of modular construction in plants", en J. Harper, B. Rosen y J. White (eds.) *The Growth and Form of Modular Organisms*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 31-52.

White, J. 1984. Plant metamerism. R. Dirzo y J. Sarukhán. *Perspectives on Plant Population Ecology*. *Sinauer* 1:15-47.



Ligia Collado-Vides: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM.
 M. Rosario A. Braga: Est. Dom Joaquim Mamede, Rio de Janeiro, Brasil.