

Fenología de macroalgas marinas

Phenology of marine macroalgae

Julio Espinoza-Avalos

ECOSUR, Apartado postal 424, Chetumal, Quintana Roo 77000, México
Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Apartado postal 453, Ensenada, Baja California 22800, México

J. Espinoza-Avalos 2005. Fenología de macroalgas marinas. *Hidrobiológica* 15 (1): 109-122.

RESUMEN

El uso laxo del término fenología en estudios de macroalgas marinas ha propiciado que se registren como fenológicos a eventos que no son de ese tipo. Para uniformizar criterios que generen estudios ficológicos comparables entre investigadores, se sugiere adoptar la siguiente definición de fenología: "estudio de la temporalidad de los eventos biológicos recurrentes y las causas de su empate temporal con respecto a factores abióticos y bióticos". Esta definición es adecuada para aplicarse en estudios fenológicos de otros organismos y contiene una serie de acotamientos, de acuerdo a un análisis de la fenología en plantas vasculares. Se sugieren formas de medición y análisis de eventos fenológicos de macroalgas. Se resalta la importancia de efectuar estudios de largo plazo y a escalas espaciales amplias. De manera similar, se destaca la importancia de considerar las diversas fases del ciclo de vida de las macroalgas en estudios fenológicos.

Palabras clave: Fenología, estacionalidad, ciclos de vida, eventos no fenológicos, disparadores ambientales, comunidades.

ABSTRACT

A loose usage of the term phenology in marine macroalgae studies has caused that other type of events have been recorded as phenological. In order to develop criteria as uniform as possible that allow conducting comparable studies among phycologists, the following definition of phenology is proposed to be adopted: "the study of the timing of recurring biological events and the causes of their timing with regard to abiotic and biotic factors". The use of this definition is appropriate in phenological studies of other organisms and encompasses a set of delimitations, based on an analysis of vascular plant phenology. Approaches to gather and analyze phenological variables are suggested. The importance of undertaking long term and large spatial scale studies is highlighted. The relevance of including all reproductive phases of macroalgae life histories is also emphasized in carrying out phenological studies.

Keywords: Phenology, seasonality, life cycles, non-phenological events, environmental triggers, communities.

INTRODUCCIÓN

El término fenología se propuso por primera vez en 1853 por el botánico belga Charles Morren, aunque a quien se le considera como el padre de la moderna fenología de plantas es el sueco Carlos Lineo (Hopp, 1974). En su obra *Philosophia Botanica*, Lineo delineó los métodos para registrar 'calendarios anuales de plantas' con respecto a la aparición y caída de hojas, floración y presencia de frutos, ligados a observaciones climatológicas (Hopp, 1974). El concepto se usa tanto en plantas como en animales, la fitofenología y la zoofenología (Pujol y Bosch 1980). La definición del término en plantas vasculares ha tenido cambios a lo largo del tiempo, inicialmente enfatizando los aspectos descriptivos, incorporando luego la relación entre la temporalidad de los eventos biológicos y los climáticos, y actualmente agregando las interacciones bióticas en la causalidad de los eventos fenológicos (Williams-Linera y Meave, 2002).

En comparación con los estudios fenológicos de plantas vasculares, los de macroalgas marinas no se han fundamentado en una definición explícita, y no rigen criterios para determinar cuáles eventos deben considerarse como fenológicos; tampoco se ha publicado una revisión del tema, y en consecuencia parece existir un uso laxo del concepto. Esta situación ha generado que algunas variables biológicas que no son fenológicas se incluyan como tales en trabajos fitológicos. En esta revisión primero se exponen aspectos fenológicos generales relativos a plantas vasculares, los cuales se usarán como referencia para delimitar y analizar en lo general a los eventos fenológicos de macroalgas marinas.

Fenología de plantas vasculares

Definición. Fenología se deriva de los vocablos griegos 'phaino' (aparecer o mostrar) y 'logos' (estudio o tratado), y se define como el estudio de la temporalidad de los eventos biológicos recurrentes y las causas de su empate temporal con respecto a factores abióticos y bióticos. Esta definición, dada por Dougherty *et al.* (1994), y que se puede aplicar a otros organismos, es la que se sugiere adoptar para estudios de macroalgas. A diferencia del contenido o énfasis de otras definiciones de fenología (ver abajo), la de Dougherty *et al.* (1994) contiene elementos para estudiar aspectos fenológicos de manera integral, y se analizan a continuación.

Temporalidad. En su forma esencial, un estudio de fenología debe incluir los "cuándo" de la ocurrencia de los eventos biológicos relativos al crecimiento y reproducción (Stark, 2002). La escala temporal en algunas definiciones de fenología se restringe a periodos de un año (Lieth, 1974; Kramer, 1997; Fischer, 2000), tal vez considerando los ritmos regulares en la temperatura y duración del día que ocurren en zonas templadas, lo que hace que ahí predominen ciclos anuales en

la fenología de plantas (Sakai, 2001). Sin embargo, existen eventos fenológicos reproductivos con recurrencias mayores a un año, por lo que esas definiciones excluyen a las plantas que tienen esa fenología. Por otra parte, en su análisis de plantas tropicales, Sakai (2001) distinguió cinco patrones reproductivos: con floración continua, anual, subanual (más de una ocasión en un año, frecuentemente irregular), sin floración y supra-anual. Este último patrón, también denominado floración general, con ocurrencia una vez cada 2-10 años, se refiere a la floración secuencial, por varios meses, de especies pertenecientes a diferentes familias: tiene lugar al nivel de la comunidad vegetal. En consecuencia, la definición propuesta a seguir contempla estudios a las diferentes escalas que ocurren los eventos fenológicos.

Recurrencia y estacionalidad. La definición que se sugiere adoptar contiene el término recurrente para describir los eventos fenológicos que se repiten en la historia de vida de los organismos a lo largo del tiempo. No contiene otros, como ritmos periódicos, ritmos predecibles, patrón regular, ciclos, ni estacionalidad (Frankie, 1972, en Lieth 1974; Hinojosa-Cuellar, 1981; Alm *et al.*, 1991; Allaby, 1994; Chuine, 2000; Menzel *et al.*, 2001; Williams-Linera y Meave, 2002). Esto se debe a que si bien en zonas templadas predominan ciclos fenológicos anuales –regulares– (Sakai, 2001), en la zona tropical los tiempos de floración, despliegue o producción y caída de hojas de plantas son frecuentemente irregulares, asincrónicos, o se presentan a lo largo de todo el año (Sakai, 2000, 2001; Williams-Linera y Meave, 2002). La inclusión en la definición de algunos términos de la serie mencionada arriba excluiría a parte de la vegetación tropical, que posee características fenológicas irregulares.

Factores bióticos. En varias definiciones de fenología generalmente hay un mayor énfasis en la relación de los eventos fenológicos con el clima (Pujol y Bosch, 1980; Calow, 1998; Chuine, 2000; Chidumayo, 2001), aunque en ocasiones esa relación no se menciona, resaltando sólo la dinámica de los eventos fenológicos *per se* (Kramer, 1997; Lieth, 1997; Menzel *et al.*, 2001). En la definición adoptada aquí, se explicitan los factores biológicos como causas de la recurrencia de eventos fenológicos. Entre ellos, quedan incluidos la competencia interespecífica e intraespecífica por recursos, las plagas, los herbívoros, los polinizadores, las otras plantas que comparten polinizadores, lo mismo que los predadores y dispersores de semillas y frutos (Sakai, 2001). Por ejemplo, para el caso de los herbívoros, Williams-Linera y Meave (2002) analizan ejemplos en los que una producción sincrónica de hojas de plantas tropicales en época de secas les permite escapar de la herbivoría de insectos, que en ese periodo tienen una abundancia reducida, por lo que llegan a saciarse rápidamente. Williams-Linera y Meave (2002) también expu-

sieron que hay disparadores ambientales o endógenos en la actualidad (causas próximas), pero que un cierto comportamiento resulta de haber estado sometido durante un tiempo considerable a una presión de selección específica (causas últimas).

Individuos / rametos. En los estudios fenológicos se incluyen inicialmente las observaciones y mediciones efectuadas en individuos de una especie. Posteriormente (por adición de la fenología de diferentes especies) se pueden ampliar al nivel de gremio, comunidad o grupo taxonómico (Sakai, 2001; Williams-Linera y Meave, 2002). Sin embargo, aun cuando se realizan análisis por arriba del nivel de especie, en muchos casos se cuantifican estructuras directamente en individuos marcados (Williams-Linera y Meave, 2002). Igualmente, cuando se obtiene información que no distingue individuos (como en colecta de semillas en trampas), la información puede combinarse con observaciones directas de plantas marcadas (Sakai, 2001). Entonces, la mejor estrategia metodológica en estudios fenológicos consiste en obtener información por medio de la observación directa en el campo, de individuos preferentemente marcados (Williams-Linera y Meave 2002).

Importancia de los estudios fenológicos de largo plazo.

La tradición de efectuar estudios fenológicos de largo plazo ha permitido acumular información para poder analizar procesos y eventos ecológicos a escalas regional y global (Foley *et al.*, 1998; Chuine y Beaubien, 2001; Chuine *et al.*, 2000; Theurillat y Guisan, 2001). El cúmulo de información fenológica llega a ser de dos centurias para el caso de Europa (Lieth, 1997). Un ejemplo del potencial de los estudios a largo plazo son los registros fenológicos ocurridos entre 1950 y 2000, los cuales permitieron a Peñuelas y Filella (2001) analizar efectos relativos al calentamiento global; ellos encontraron que tanto plantas (*e.g.* deciduas) y animales (*e.g.* mariposas) han adelantado o retrasado diferentes eventos fenológicos, lo cual ha alterado las relaciones tróficas así como la estructura y el funcionamiento de ecosistemas. Por ejemplo, el adelanto en la expansión foliar y el retraso en la caída de hojas de las plantas alarga su periodo de crecimiento, con efectos en la fijación de carbono global, la cantidad de CO₂ en la atmósfera, y en los ciclos de nutrimentos y del agua.

Fenología de macroalgas marinas

Aspectos generales. Una diferencia entre los estudios fenológicos de plantas vasculares y los de macroalgas marinas es que en los primeros es común que se incluya una definición de fenología, pero esto no se hace prácticamente nunca en los segundos. Por ejemplo, en 49 de los 50 trabajos incluidos en la Tabla 1 no se proporcionó una definición del concepto. Schoschina *et al.* (1996) incluyeron lo que aparen-

temente es la única definición dada en estudios ficológicos: "patrones estacionales de crecimiento y reproducción". Estos autores estudiaron sólo el crecimiento y la reproducción de nueve macroalgas, por lo que su definición es un tanto operacional; es decir, es útil o se acomoda al tipo de trabajo que realizaron. Sin embargo, es limitada si se consideran los elementos que se proporcionaron en la sección de plantas vasculares.

Las algas son un grupo artificial y diverso de organismos fotosintéticos, cuyos medios de reproducción (gametos, esporas, propágulos multicelulares) carecen de una capa de células protectoras. Tienen diversos orígenes y habitan ambientes acuáticos, aéreos y terrestres; presentan tamaños microscópicos y macroscópicos. Las macroalgas marinas comprende a las Rhodophyta, las Phaeophyta y las Chlorophyta; son morfológicamente mucho menos complejas que las plantas vasculares, ya que carecen de raíces, tallos, hojas, flores y frutos, lo mismo que de tejidos de conducción. En muchas especies de macroalgas, cualquier parte del talo vegetativo se desarrolla en estructuras reproductivas, en ocasiones ocupando casi todo el talo.

Individuos / rametos. Como ocurre con algunas plantas terrestres, las macroalgas pueden presentar una configuración modular o clonal (*vs.* la propia de organismos unitarios; ver Collado-Vides y Braga, 1996; Collado-Vides, 2002), donde varias unidades funcionales (rametos y / o módulos) forman un conjunto interconectado celularmente (el geneto). Cada unidad clonal crece vegetativamente multiplicando los módulos y / o rametos. Una característica de los rametos es que tienen el potencial de desarrollarse independientemente del geneto, en caso de sufrir eventos de separación. Los talos de las macroalgas se originan a partir de un cigoto, espora o gameto partenogénico. Considerando que el elemento fenotípico elemental sujeto a selección es el rameto, la unidad de estudio en el caso de fenología de macroalgas con crecimiento modular son los talos, mientras que para especies unitarias es el individuo.

Crecimiento y reproducción. Varios procesos del desarrollo de las macroalgas, como el crecimiento y reproducción, están estrechamente relacionados entre sí. Por ejemplo, McLachlan y Bird (1984) no pudieron aislar en el laboratorio estos dos eventos al someter a diez especies de la rodofita *Gracilaria* a diferentes condiciones de temperatura, nutrimentos, intensidad de luz y fotoperiodo, ya que ellos obtenían plantas reproductivas cuando conseguían buen crecimiento, mientras que bajo condiciones que reducían el crecimiento, la reproducción cesaba. Algo similar ocurre con los eventos fenológicos de algunas feofitas, como *Sargassum* spp., ya que todos ellos tienen una secuencia y recurrencia muy marcada y están relacionados unos con otros. Esa

Tabla 1. Grupos de variables biológicas medidas en trabajos fenológicos de macroalgas marinas. Las variables se separan de acuerdo a si los autores los consideraron eventos fenológicos o cuando los trataron aparte (no fenológicos). Grupos: A. En estos estudios se separaron los eventos fenológicos (F) y no fenológicos (NF), de acuerdo a la definición dada en este trabajo, B. Aquí todos los eventos fueron fenológicos, pero no fueron considerados como tales, C. Se reconocieron como fenológicos casi únicamente a los eventos reproductivos, a pesar de que midieron otros que se ajustarían a la definición de este estudio, y D. Se incluyen como eventos fenológicos a una serie de mediciones que no lo son (ver texto para mayores detalles). Se abrevian como Ba (biomasa por unidad de área), Bf (biomasa general por fase reproductiva), Bi (biomasa individual; peso por planta, en ocasiones por fase reproductiva = Bif), Co (cobertura; porcentaje del sustrato ocupado), Cr (crecimiento; por diferencia de talla o peso), De (densidad; número de individuos o talos por unidad de área), Di (distribución; vertical u horizontal), Er (esfuerzo reproductivo; proporción de tejido reproductivo: vegetativo), Re (reproducción; como porcentaje de plantas fértiles; en ocasiones separando por fase reproductiva), Ri (riqueza de especies), Ta (talla, tamaño, longitud; en ocasiones también ancho del talo). Se subrayan los eventos que son fenológicos pero no fueron considerados como tales, y con doble-subrayado quedan señalados los que no lo son, pero que se consideraron como si lo fueran.

Grupo	Eventos		Referencias
	Fenológicos	No fenol.	
A.1	Re		Kain, 1982; Morrison, 1984; Hannach y Waaland, 1986; Novaczek <i>et al.</i> , 1986; Aguilar-Rosas y Machado-Galindo, 1990; Pérez-Ruzafa, 1990; Kogame y Yamagishi, 1997; Kogame <i>et al.</i> , 1998; Clifton y Clifton, 1999; Rojas-González y Afonso-Carrillo, 2000; Servièze-Zaragoza y Scrosati, 2002
A.2	Re, Cr		Schoschina <i>et al.</i> , 1996
A.3	Re, Ta		Espinoza, 1990; Arenas y Fernández, 1998
A.4	Re, Cr, Ta		Prince y O'Neal, 1979; Ang, 1985
A.5	Re, Bif, Ta		DeWreede, 1978; Gerung <i>et al.</i> , 1997
A.6	Ta		Chirapart <i>et al.</i> , 1995
A.7	Re	Di	Guimares y Coutinho, 1996; Cormaci <i>et al.</i> , 2000; Neto, 2000; Rodríguez-Prieto y Vergés, 2001
A.8	Re, Bi, Ta	Ba	Cecere <i>et al.</i> , 2000
B.1	Re	<u>Cr</u> y/o <u>Ta</u>	Hoyle, 1978; Pinheiro-Joventino y Frota-Bezerra, 1980; Sideman y Mathieson, 1983; Carter, 1985; Kain, 1986; Kaliaperumal <i>et al.</i> , 1986; Lee y Brinkhuis, 1986; Penniman <i>et al.</i> , 1986; García-Lepe <i>et al.</i> , 1997
C.1	Re	Ba, <u>Cr</u>	Schenkman, 1989
C.2	Re	Co, Di, <u>Ta</u>	McCourt, 1984
C.3	Re	Co, <u>Ta</u>	Rindi y Cinelli, 2000
C.4	Re	<u>Cr</u> , De, <u>Ta</u>	Pickering <i>et al.</i> , 1990
C.5	Re	Di, <u>Ta</u>	Sheath <i>et al.</i> , 1985
C.6	Re, Bif	Ba, <u>Bi</u>	Breda y Foster, 1985
D.1	<u>Bf</u>		Reis y Yoneshigue-Valentin, 2000
D.2	<u>Bf</u> , <u>Ba</u> , Er, <u>De</u> , Ta		Avila <i>et al.</i> , 1997
D.3	Bi, <u>Co</u> , Ta		Wernberg <i>et al.</i> , 2001
D.4	<u>Di</u>		Cho <i>et al.</i> , 2000
D.5	Re, <u>Ba</u> , Bi, <u>De</u> , Ta		Paula y Oliveira, 1980; Nelson, 1989
D.6	Re, <u>Ba</u> , <u>De</u>		Avila <i>et al.</i> , 1999
D.7	Re, <u>Ba</u> , Ta		DeWreede, 1976
D.8	Re, <u>Co</u> , <u>De</u> , Ta		Fernández, 1999
D.10	Re, <u>Di</u> , <u>Ri</u>		Mathieson, 1989
D.11	Re, <u>Ri</u>	Co	Davis y Wilce, 1987

recurrencia en secuencia del desarrollo algal incluye una fase temprana vegetativa del talo, otra de crecimiento máximo unida al periodo reproductivo, una fase de senescencia, y finalmente la muerte de toda la planta o de las ramificaciones donde se presentó la reproducción. Junto a esos eventos también coinciden otros, como los cambios en la biomasa por unidad de área (DeWreede, 1976; Prince, 1980; Ang, 1985).

Por su parte, Kinlan *et al.* (2003) demostraron que las fases tempranas (embriones) de los esporofitos de *Macrocystis pyrifera* (L.) C.A. Agardh pueden detener su desarrollo cuando la luz es sub-óptima para el crecimiento, actuando como "banco de formas microscópicas", con el resultado posterior de modificar el reclutamiento y la fenología de esa feofita.

Con relación a la reproducción, cabe hacer notar que para que las macroalgas inicien su etapa reproductiva, deben alcanzar una talla mínima (DeWreede y Klingler, 1988), pero también esa etapa es el resultado de los cambios en los factores ambientales que satisfacen los requerimientos fisiológicos de la reproducción, o del uso de disparadores ambientales y / o factores bióticos que coordinan ese proceso (Santelices, 1990; Brawley y Johnson, 1992).

Eventos fenológicos y demográficos. La morfología simple y la coincidencia en tiempo de varios procesos biológicos que ocurren en las macroalgas tal vez ha favorecido que en estos organismos no se distingan con certeza los eventos fenológicos. Para eliminar esa incertidumbre, aquí se seguirán los acotamientos planteados en la definición de fenología con plantas vasculares, en particular a que incluye variables biológicas recurrentes que se miden en individuos (talos en el caso de macroalgas). Bajo ese marco de referencia, las variables que en macroalgas se pueden considerar como fenológicas son los eventos (asociados a procesos, con una duración en el tiempo) de reproducción (frecuentemente registrado como porcentaje de plantas fértiles) y crecimiento (diferencia o incremento de tamaño, biomasa o área de tejido entre dos fechas continuas de medición), además de los atributos (resultado de procesos) de talla y biomasa individual; los dos últimos sin ser eventos en sentido estricto, pero que normalmente se reportan en estudios fenológicos en ficología. El primer evento pertenece a la fenología reproductiva; los otros a la fenología vegetativa (Deysher, 1984; Novaczek y McLachlan, 1987; Rindi y Cinelli, 2000).

En la literatura ficológica es común encontrar otro grupo de variables que se han considerado fenológicas, como la riqueza -número de especies por zona o unidad de área- (Davis y Wilce, 1987; Mathieson, 1989), la biomasa -peso algal por unidad de área- (DeWreede, 1976; Paula y Oliveira, 1980), la cobertura -porcentaje del sustrato ocupado por plantas- (Wernberg *et al.* 2001), la distribución -presencia algal en

sentido vertical u horizontal- (Mathieson, 1989; Cho *et al.*, 2000) y la densidad -individuos o talos por unidad de área- (Avila *et al.*, 1997; Fernández, 1999). Sin embargo, este grupo se excluye de los eventos fenológicos, por definición, ya que las mediciones no se hacen directamente en talos. Los autores anteriores no dieron justificaciones para incluir esa serie de variables en sus estudios fenológicos, pero se resalta la laxitud existente en cuanto al uso del concepto de fenología (ver también la Tabla 1), y la importancia de unificar criterios en relación a su uso en ficología.

Comparación entre eventos fenológicos y demográficos. Es oportuno mencionar otros eventos que no son fenológicos. Por ejemplo, la demografía queda bien diferenciada de la fenología en el estudio de Trowbridge (1996). Esta autora estudió a lo largo de tres años cuántos individuos se reclutaron y murieron de la clorofita *Codium setchelli* Gardner; variables (y otras como la densidad poblacional y fecundidad) que pertenecen a la demografía, la cual primariamente estudia la dinámica o fluctuación numérica de las poblaciones. Trowbridge (1996) registró por separado los eventos fenológicos, como el crecimiento y porcentaje de plantas individuales en reproducción.

La reproducción de las macroalgas obviamente se puede estudiar desde diferentes perspectivas, incluyendo la fenológica y otras como la fisiológica, la química, la genética y la filogenética. Otra es la morfométrica: midiendo la forma, el tamaño, la disposición de células y el desarrollo de las estructuras reproductoras (Carter, 1985; Kogame *et al.*, 1998). Estas observaciones se convierten en herramientas para luego estudiar a los eventos fenológicos con mayor fundamento (ver también el siguiente apartado).

El estudio conjunto de aspectos fenológicos y demográficos puede conducir a un mejor conocimiento ecológico de las especies. Por ejemplo, Ang (1991) reportó que la cantidad de microreclutas (microscópicos; plántulas menores de un mes de edad) de *Fucus distichus* L. estaba relacionada a la fenología reproductiva. Sin embargo, no hubo relación de la fenología con los macroreclutas (reconocidos en el campo a simple vista), los cuales frecuentemente se consideran como los reclutas en estudios ecológicos de macroalgas.

Ciclos de vida y fenología. Un ciclo de vida (CV) describe la secuencia de fases o generaciones morfológicas y nucleares (haploide / diploide) de un alga (Hine 1977). La mayoría de las especies de algas presentan reproducción asexual o sexual, con plantas que producen esporas o gametos. Estas plantas se refieren como esporofitos y gametofitos. En la mayoría de las especies, los gametofitos haploides y los esporofitos diploides se alternan de manera cíclica, ligado a los procesos de singamia y meiosis (Santelices, 1990).

El CV puede ser isomórfico, cuando las fases nucleares son morfológicamente parecidas, o heteromórfico, cuando son morfológicamente diferentes. Un caso extremo del último CV lo presenta la feofita *Macrocystis pyrifera*, en el cual la fase gametofítica mide unas micras, mientras que la esporofítica llega a medir decenas de metros. Sólo en las Rhodophyta se presenta un CV trifásico, con una fase haploide (gametofito) y dos diploides (tetrasporofito y carposporofito).

Los CV de las macroalgas no son objeto de estudio de la fenología, ya que generalmente se determinan en investigaciones de laboratorio. Ello, porque sus ciclos de vida incluyen fases microscópicas (esporas, gametos, propágulos multicelulares) que son difíciles de estudiar directamente en el campo. Sin embargo, los CV constituyen un elemento básico para efectuar estudios fenológicos. Por ejemplo, Kogame y Yamagishi (1997) primero describieron el CV heteromórfico de la feofita *Colpomenia peregrina* (Sauvageau) Hamel; luego establecieron su fenología, en el campo. Antes de identificarse su CV en el campo, la fase esporofítica, que mide 1-3 mm, había sido confundida por investigadores de diferentes partes del mundo y la habían considerado como perteneciente a cinco géneros diferentes.

Las investigaciones fenológicas de algas con CV heteromórfico son escasas; se centran en la fase macroscópica, prefiriendo no estudiar la fase microscópica (*e.g.* Schoschina *et al.*, 1996) por las dificultades inherentes a su estudio en el campo. Sin embargo, en ocasiones una especie puede ocurrir en una localidad a lo largo del año, a través de la ocurrencia de diferentes fases nucleares, las cuales tienen diferencias en su desarrollo óptimo a las condiciones ambientales (Maggs y Guiry, 1987) o en su resistencia a herbívoros (Lubchenco y Cubit (1980). Es decir, cada fase nuclear puede adoptar estrategias que le permitan hacer un mayor uso o explotación de las condiciones ambientales favorables o escapar de los herbívoros, y con ello cada una alcanzar un mejor desarrollo en épocas diferentes del año (Dyck y DeWreede, 1995). En su momento, Lubchenco y Cubit (1980) recomendaron estudiar la fenología de las fases costrosas e incrustantes de las macroalgas heteromórficas.

Más frecuente es encontrar estudios fenológicos de especies con CV isomórfico de plantas macroscópicas, aunque la similitud morfológica de sus fases no siempre indica que tienen respuestas fenológicas similares. Por ejemplo, si sólo consideramos a las rodofitas Gracilariales, encontramos que su crecimiento puede ser diferente, de acuerdo a la fase reproductiva de las plantas (Jones, 1959; Hoyle, 1978; Destombe *et al.*, 1993). De manera similar, diferentes fases reproductivas de especies isomórficas de Rhodophyta tienen diferencias en cuanto a su distribución horizontal, vertical y temporal, lo mismo que en los factores ambientales que con-

trolan su reproducción y abundancia (Santelices, 1990; Espinoza-Avalos, 1996).

Medición y análisis de eventos fenológicos. En los estudios fenológicos se ha utilizado una serie de métodos que a continuación se revisan, con el propósito de encontrar criterios que permitan hacer comparaciones en un marco común. El ejercicio está basado en la literatura de la sección precedente de Fenología de Macroalgas Marinas.

1. Tamaño de muestra. El número de talos medidos ha sido muy variable, entre 5 y 450. En aproximadamente la mitad de los trabajos el número de talos fue de 30 o menos, y en un tercio de las investigaciones, de 100 o más. Varias de las mediciones se realizaron en talos marcados. Los tamaños de cuadros (o parcelas) utilizados en los muestreos variaron entre 1 cm y 5 m de lado; el más utilizado fue de 50 cm. Los tamaños de los cuadros para coleccionar las algas variaron generalmente (aunque no necesariamente) de acuerdo al tamaño y la abundancia de las plantas que se coleccionaron. En dos estudios (DeWreede, 1976; Trowbridge, 1996) la unidad de muestreo fue un círculo, de 0.166 m² y 1 cm de diámetro, respectivamente.

Para tener una muestra representativa y hacer un muestreo eficiente, se recomienda efectuar muestreos prospectivos para determinar estadísticamente el tamaño mínimo de muestra (Croy y Dix, 1984; DeWreede, 1985). Para la colecta por cuadros (o círculos) se recomienda emplear un número grande de parcelas pequeñas, en lugar de pocas grandes (Pringle, 1984).

2. Periodicidad. El periodo más usado entre muestreos fue mensual, con un caso de dos veces al día. Éste se siguió en un estudio de especies Bryopsidales tropicales, con tiempos de reproducción que ocurren en horas (Clifton y Clifton, 1999). Es decir, la periodicidad de muestreo se debe ajustar de acuerdo a las características biológicas de la especie y al evento particular que se estudia; en principio, mientras más periódicas sean las colectas, mejor. Una frecuencia quincenal de observaciones fue planteada como ideal para plantas vasculares por Williams-Linera y Meave (2002); sin embargo, ésta no es una regla. El registro de datos fenológicos (para algas perennes, en este caso) debe abarcar un año como mínimo, aunque para estudiar variaciones interanuales se requieren registros de al menos cinco años, mientras que para estudios de largo plazo (como en el análisis de efectos de El Niño) la duración necesaria es de al menos una década (Williams-Linera y Meave, 2002). Para algas anuales también se recomienda que los estudios se lleven a cabo por al menos un año, tratando de identificar las fases microscópicas o costrosas de resistencia para el periodo en que no haya fases macroscópicas de las especies que se estén estudiando.

Conocer las respuestas fenológicas de las fases microscópicas es muy importante, ya que las respuestas fenológicas de las fases macroscópicas en ocasiones pueden ser irrelevantes para explicar la distribución espacial de las especies de macroalgas (Breeman, 1988).

3. Factores abióticos y bióticos. El factor ambiental más frecuentemente medido es la temperatura del agua, seguido por la salinidad, el fotoperiodo, el nitrógeno total (suma de nitratos, nitritos y amonio disueltos), los fosfatos disueltos, la irradiación solar, el tipo de sustrato, la altura de olas, la profundidad, la sedimentación, la precipitación pluvial, la altura de marea, el pH, la velocidad del viento, el movimiento del agua y el porcentaje de cobertura del fondo por arena. A pesar de que todos los factores mencionados pueden afectar el desarrollo de las macroalgas en situaciones particulares, aquéllos que deben ser medidos tienen que ser los que se consideren relevantes. Por ejemplo, en aguas con pocas variaciones de salinidad no es necesario medir este factor; por el contrario, en un sitio lluvioso se tendrá que medir, especialmente si se estudian poblaciones intermareales, lo mismo que la irradiación solar, la cual será muy variable, según esté o no nublado.

El efecto de microambientes o micrositos en los eventos fenológicos es un aspecto complejo que apenas está empezando a ser explorado en plantas vasculares (Williams-Linera y Meave, 2002), pero se ha contemplado muy poco para el caso de macroalgas, a pesar de su importancia. Por ejemplo, Reed y Foster (1984) demostraron que la remoción de macroalgas a diferentes niveles de dosel, esto es, el sombreado de ellas, en una comunidad de *Macrocystis pyrifera*, determinaba qué macroalgas se reclutaban. Esa diferencia de reclutamiento, de acuerdo a si existe uno u otro determinado dosel, probablemente se refleja en un mosaico o parches de macroalgas con fenologías diferentes.

En la definición de fenología propuesta en este trabajo se reconoce explícitamente a los factores bióticos como causas de los eventos fenológicos. Aunque Maggs y Guiry (1987) y Brawley y Johnson (1992) plantearon respectivamente que la competencia interespecífica algal y la herbivoría pueden actuar en ese sentido, es recomendable obtener en el campo mucha más información de este tipo, como también del efecto de la depredación.

El estudio de Reed *et al.* (1991) relaciona el tema de CV con el de factores bióticos y fenología. En ese trabajo se demostró en el laboratorio la relación denso-dependiente existente entre la fase microscópica (gametofítica) y la producción de esporofitos (fase macroscópica) de *Macrocystis pyrifera* y *Pterygophora californica* Ruprecht. Los gametofitos los establecieron usando la inoculación de espo-

ras a diferentes densidades. Mientras mayor fue la densidad de esporas (y de gametofitos), menor fue la producción de esporofitos. Luego faltaría conocer de qué manera la disminución en la producción de esporofitos modificaría la fenología de esas especies de macroalgas.

También con el estudio de Worm *et al.* (1999) se puede relacionar el tema de CV y el de factores bióticos, además de los factores abióticos, con la fenología. Esos autores reportaron que ciertos herbívoros consumen algas anuales, favoreciendo la persistencia de las perennes, pero que ello se revierte por el incremento antropogénico de nutrientes en el agua, lo que favorece el crecimiento de fases microscópicas de algas anuales, que se encontraban presentes como "banco de propágulos". Una diferente proporción de los herbívoros y de las fases microscópicas de las algas (como propágulos) seguramente modificaría la fenología de las especies algales componentes de una comunidad, pero eso faltaría estudiarlo con detalle. En otras palabras, es la interacción de factores abióticos y bióticos la que puede influir en la fenología de la macroalgas marinas.

En aproximadamente la mitad de los estudios fenológicos de macroalgas que se mencionan en el apartado de fenología de macroalgas no se midieron directamente factores abióticos, lo cual no es recomendable, si por definición la fenología intenta relacionar los eventos biológicos con esos factores. Sin embargo, es posible no medir factores ambientales si sólo se desea conocer la ocurrencia de ritmos periódicos, independientemente de las causas. Por otra parte, los factores abióticos y bióticos que se piense son relevantes, deben ser medidos al mismo tiempo que se evalúen las variables fenológicas.

4. Metámeros y fenofases. Novaczek (1984) introdujo la idea de estudiar la fenología de macroalgas por metámeros o fitómeros (sin nombrarlos así). Éstos son unidades morfológicas vegetales particulares (en plantas terrestres: hojas, nodos, internodos y retoños axilares y adventicios, entre otros; Alm *et al.*, 1991). Esto pudiera aplicarse a especies de macroalgas que tienen morfologías con partes del talo un tanto diferenciadas, como ocurre en las Fucales y Laminariales. Por ejemplo, Novaczek (1984) estudió una especie perteneciente a las Laminariales; por una parte el comportamiento fenológico vegetativo, de la fronda, del estipe, del hapterio, del crecimiento, y por otra parte el reproductivo, medido como porcentaje de plantas fértiles y área de talo fértil.

Printz (1955), Sideman y Mathieson (1983) y Núñez-López y Casas-Valdéz (1996), dividieron el desarrollo de las Fucales que ellos estudiaron de cinco a ocho fases fenológicas (fenofases), tanto vegetativas como reproductivas. Por ejemplo, los dos últimos autores utilizaron las categorías de plántulas,

juvenil, joven a, joven b, madura, senescente a, senescente b y senescente c. En otras palabras, la fenología de macroalgas se pueden estudiar sectorialmente en función de su morfología. Una ventaja probable del enfoque de estudiar la fenología por metámeros es que pudiera ayudar a conocer mejor las historias de vida de las macroalgas en el campo. Por ejemplo, bajo condiciones adversas del ambiente, el disco de fijación de *Chondracanthus squarulosus* (Dawson) Hughey, P.C. Silva & Hommersand permanece vivo, al mismo tiempo que la parte erecta del talo perece. Debido a ello, una parte de la población de esa rodofita se regenera anualmente de los discos de fijación remanentes, cuando las condiciones ambientales propicias para el desarrollo del alga se restablecen (Pacheco-Ruiz, 1999). Para el caso de *Sargassum siliquosum* J. Agardh, las plántulas que anualmente se reclutan provienen principalmente de la regeneración de los discos de fijación, y menos las que provienen de los gametos (Ang y DeWreede, 1990)

Estacionalidad y disparadores fenológicos. El concepto de estacionalidad se encuentra asociado al de fenología de macroalgas, pero con diferentes connotaciones. Por ejemplo, McCourt (1984) y Espinoza y Rodríguez (1987) lo usaron para resaltar el desarrollo estacional (a lo largo de las estaciones climáticas) de eventos fenológicos. Por su parte, Kain (1989) especificó que para ella *estación* significaba no las cuatro estaciones climáticas, sino un continuo de cambios ambientales a lo largo del tiempo. Ella misma (Kain, 1989) señaló que existen organismos que responden ('responders'), y otros que se anticipan ('anticipators') a las 'estaciones' (organismos llamados tipos 1 y 2 por Lüning y Dieck, 1989). Mientras que los primeros crecen y se reproducen como una respuesta a condiciones ambientales favorables, en los segundos el crecimiento no obedece a condiciones ambientales favorables, sino a un disparador o señal interna, principalmente. Lüning y Dieck (1989) postularon la existencia de otro tipo de estacionalidad algal (tipo 3), para organismos que poseen un oscilador circanual endógeno, lo cual se demostró más tarde (Lüning, 1993). En el tipo 3, el disparador ambiental, básicamente el curso anual del fotoperiodo, es usado como sincronizador para ligar el reloj anual endógeno al año natural.

Santelices (1990) y Brawley y Jonhson (1993) revisaron los factores ambientales a los cuales las macroalgas responden en sus eventos fenológicos, principalmente reproductivos, y la información siguiente se basa principalmente en sus revisiones. Aparentemente el fotoperiodo es el factor más importante, pudiendo existir algas que inducen su reproducción en días cortos o largos. No sólo la cantidad sino la calidad de luz puede ser importante; por ejemplo, algunas Laminariales necesitan una cantidad mínima de luz azul para que ocurra su gametogénesis. La temperatura también puede favorecer la

reproducción: algunas algas pardas producen gametos a temperaturas bajas, pero esporas con temperaturas altas. Concentraciones bajas de nutrientes en ocasiones inducen la gametogénesis, como en *Ulva*. Cambios repentinos en los factores ambientales también provocan la reproducción, lo cual es usado en el laboratorio para inducir la liberación de gametos y esporas. Para el caso de algas verdes holocárpicas (la planta entera se transforma en gametangio) de ambientes tropicales, varios factores, como los cambios en la luz y la temperatura del agua, pudieran inducir la liberación sincrónica de gametos alrededor del amanecer, sin embargo, los disparadores ambientales, abióticos o bióticos, de esa repentina liberación de gametos permanecen desconocidos (Clifton, 1997; Clifton y Clifton, 1999).

Existen varios problemas relativos a las respuestas fisiológicas o fenológicas que las condiciones abióticas controlan en las macroalgas. Por ejemplo, varios factores ambientales pueden interactuar en conjunto y no aisladamente: la formación de talos erectos de la rodofita *Dumontia contorta* se inhibe en fotoperiodos largos y en condiciones pobres de nutrientes, pero se desarrollan si hay enriquecimiento de nutrientes. La presencia de ecotipos, con respuestas diferentes a los factores ambientales que rigen en diferentes localidades, puede generar fuentes de variación fenológica dentro de una misma especie. Algo similar ocurre con las respuestas fenológicas de acuerdo a la clase de edad que se estudie en una especie dada. Por ejemplo, la etapa reproductiva de plantas de un año de la feofita *Laminaria angustata* Kjellman se presenta de octubre a marzo (con pico reproductivo en enero), pero esto ocurre de junio a febrero (con pico reproductivo en octubre-noviembre) en las plantas cuya edad es de dos a tres años. El estudio por clases de edad para el caso de especies perennes puede dar una mejor idea de la complejidad fenológica de las macroalgas en el campo.

Fenología y latitud. La estacionalidad reproductiva (fenológica) aumenta con la latitud (Kain, 1989), o, visto de otra manera, en los trópicos la secuencia de crecimiento / descanso puede ocurrir más de una vez en el año (Lüning y Dieck, 1989). Esto es, el número de periodos con valores máximos en el número de plantas fértiles en ocasiones se incrementa hacia la zona tropical (Hay y Norris 1984). Por ejemplo, el número de picos con valores máximos de plantas fértiles en el año es de uno para *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, de aguas frías; dos para *Sargassum sinicola* Setchell et Gardner, de aguas subtropicales, y tres para *Dasya baillouviana* (S.G. Gmel.) Mont., de aguas tropicales (Espinoza, 1990; Espinoza y Rodríguez, 1987; Quan-Young *et al.*, 2004).

Otro aspecto reproductivo de las macroalgas que puede cambiar con la latitud es la proporción de plantas gametofíti-

cas y esporofíticas presentes en las poblaciones (Dyck *et al.*, 1985; DeWreede y Green, 1990), además de que las respuestas fenológicas de las especies (particularmente el inicio de su etapa reproductiva) cambian con la latitud. Por ejemplo, *Lomentaria baileyana* en Florida es visible de otoño a primavera y se reproduce en otoño y primavera, mientras que las poblaciones ubicadas más hacia el norte de la costa Este de América acortan su periodo reproductivo a dos meses de verano (Breeman, 1988). Los cambios reproductivos de las algas con respecto a la latitud pueden ser tales, que en sus límites de distribución la reproducción haploide y diploide se inhibe y sólo ocurre crecimiento vegetativo de las plantas (Santelices, 1990).

Temporalidad y comunidades. A diferencia de los estudios de plantas vasculares, para macroalgas no existen estudios fenológicos de largo plazo (décadas). Sin embargo, los trabajos fenológicos realizados durante 2-3 años revelan notorias diferencias interanuales y entre sitios en aspectos reproductivos (McCourt, 1984; Espinoza y Rodríguez, 1987; Nelson, 1989; Avila *et al.*, 1999; Reis *et al.*, 2000). En estos trabajos y otros a esa escala de tiempo (Novaczek, 1984; Nelson, 1989; Arenas y Fernández, 1998), no se incluye el nivel de comunidad. Ese nivel sí fue incluido por Mathieson (1989) y Whittick *et al.* (1989), aunque ellos utilizaron información ya publicada o muestras de diferentes meses o años, sitios, métodos y tamaños de muestra. Esa información puede esconder o revelar eventos fenológicos tal vez inexistentes. Por ejemplo, con ellos no se podría discernir si en esas macroalgas se presentan etapas reproductivas masivas, como llega a ocurrir en algunas plantas vasculares.

La fenología reproductiva, de la talla y el crecimiento de un grupo de macroalgas (entre 9 y 14 especies), sólo se ha registrado con detalle para pocos trabajos (Kain, 1982; Schoschina *et al.*, 1996; Quan-Young *et al.*, 2004), pero estos números están lejos de representar una comunidad algal. En otros trabajos, donde el número de especies estudiadas es mayor (20; Airoidi *et al.*, 1995; Guimaraens y Coutinho, 1996) se pierden detalles y el tamaño de muestra tal vez no es representativo. Se recomienda seguir realizando este tipo de trabajos, con un diseño de muestreo o de observación que permita resaltar con eficacia los eventos fenológicos de una comunidad algal a largo plazo. Esto quizá implicará decidir cuáles (pocos) eventos y atributos estudiar; por ejemplo, la reproducción y talla; uno reproductivo y otro vegetativo.

Una serie de estudios sobresalientes en varios sentidos fueron los llevados a cabo por Clifton (1997) y por Clifton y Clifton (1999), quienes estudiaron poblaciones de 22 especies pertenecientes a las Caulerpaceae y Udoteaceae (Bryopsida-

les). Observaron que las plantas presentaron liberación sincrónica de gametos, lo cual ocurría (desde el inicio de la fertilidad hasta la liberación de gametos) entre 36 y 96 h. La liberación de gametos en especies distantes filogenéticamente ocurría al mismo tiempo, pero había diferencia entre 5-15 min entre especies muy relacionadas filogenéticamente, presumiblemente para limitar la hibridación (Hay, 1997). Estos procesos reproductivos sincrónicos en la reproducción masiva de una comunidad algal de Bryopsidales son similares a las registradas para plantas vasculares (Sakai, 2001).

CONCLUSIONES

En los estudios de macroalgas es recomendable incluir una definición de fenología, pero más deseable es llegar a un consenso sobre el uso de ese término. La adopción de la definición de fenología en macroalgas como el "estudio de la temporalidad de los eventos biológicos recurrentes y las causas de su empare temporal con respecto a factores abióticos y bióticos", permite hacer énfasis, entre otros, en la importancia de investigar las interacciones bióticas (*e.g.* competencia, herbivoría, densidad poblacional) como causalidades de los eventos fenológicos. Los ciclos de vida de las macroalgas con alternancia de generaciones nucleares, principalmente los del tipo heteromórfico, donde distintas fases tienen diferentes respuestas a las condiciones ambientales, resalta la necesidad de incrementar los trabajos fenológicos de fases microscópicas en condiciones marinas. Hacerlo ayudaría a tener más claridad sobre por qué las especies presentan la distribución latitudinal que tienen y cuáles pueden ser las ventajas evolutivas de poseer fases nucleares con diferentes respuestas fenológicas. El estudio en el campo de esas fases microscópicas también ayudaría a clarificar problemas taxonómicos existentes de esas fases creciendo en el ambiente. Igualmente, ayudaría a entender las diferentes estrategias que una especie utiliza para hacer mejor uso o explotación de las condiciones ambientales favorables en una localidad o región particular. Las investigaciones de largo plazo (décadas) que se han llevado a cabo con plantas vasculares permiten promover la realización de ese tipo de investigaciones con macroalgas, para eventualmente tener una perspectiva de los cambios que ocurren en los procesos ecológicos al nivel regional y global del ambiente marino costero. Trabajar con esa escala temporal probablemente ayudaría a tener información útil para la conservación, manejo y entendimiento de la biodiversidad y las fuerzas de selección que intervienen en ciclos decadales o aún mayores. En otra escala espacial, el estudio de la fenología en microambientes dará una perspectiva de la complejidad del estudio de las comunidades algales. Un uso adecuado del concepto de fenología en

macroalgas puede ayudar a avanzar en las alternativas de estudio aquí bosquejadas.

AGRADECIMIENTOS

A K.M. Dreckmann y en especial a J. Meave del Castillo y L. Collado-Vides, por sus importantes sugerencias y opiniones directas que mejoraron sustancialmente la presentación del manuscrito. Este trabajo de revisión forma parte de los requisitos doctorales de J.E.A. en la Universidad Autónoma Metropolitana. El estudio fue posible realizarlo gracias al apoyo financiero de CONACYT, a través del proyecto 0418P-T.

LITERATURA CITADA

- AGUILAR-ROSAS, R. Y A. MACHADO-GALINDO, 1990. Ecological aspects of *Sargassum muticum* (Fucales, Phaeophyta) in Baja California, Mexico: reproductive phenology and epiphytes. *Hydrobiologia* 204/205: 185-190.
- AIROLDI, L., F. RINDI Y F. CINELLI, 1995. Structure, seasonal dynamics and reproductive phenology of a filamentous turf assemblage on a sediment influenced, rocky subtidal shore. *Botanica Marina* 38: 227-237.
- ALLABY, M., 1994. *The concise Oxford dictionary of ecology*. Oxford University Press. Oxford. 415 p.
- ALM, D.M., M.E. MCGIFFEN Y J.D. HESKETH, 1991. Weed phenology. pp. 191-218. En: T. Hodges (Ed.). *Predicting crop phenology*. CRC Press, Boston.
- ALOCILJA, E.C. Y J.T. RITCHIE, 1991. A model for the phenology of rice. pp. 181-189. En: T. Hodges (Ed.). *Predicting crop phenology*. CRC Press, Boston.
- ANG, P.O., 1985. Phenology of *Sargassum siliquosum* J. Ag. and *S. paniculatum* J. Ag. (Sargassaceae, Phaeophyta) in the reef flat of Balibago (Calatagan, Philippines). *International Coral Reef Congress* 5: 51-57.
- ANG, P.O. 1991. Natural dynamics of a *Fucus distichus* (Phaeophyceae, Fucales) population: reproduction and recruitment. *Marine Ecology Progress Series* 78: 71-85.
- ANG, P.O. Y R.E. DEWREEDE. 1990. Matrix models for algal life history stages. *Marine Ecology Progress Series* 59: 171-181.
- ARENAS, F. Y C. FERNÁNDEZ, 1998. Ecology of *Sargassum muticum* (Phaeophyta) on the North coast of Spain III. Reproductive ecology. *Botanica Marina* 41: 209-216.
- AVILA, M., A. CANDIA, M. NÚÑEZ Y H. ROMO, 1999. Reproductive biology of *Gigartina skottsbergii* (Gigartinales, Rhodophyta) from Chile. *Hydrobiologia* 399: 149-157.
- AVILA, M., M. NÚÑEZ, A. CANDIA Y R. NORAMBUENA, 1997. Patrones fenológicos reproductivos de una población de *Gigartina skottsbergii* (Gigartinales, Rhodophyta), en Ancud, Chile. *Gayana Oceanol.* 5: 21-32.
- BRAWLEY, S.H. Y L.E. JOHNSON, 1992. Gametogenesis, gametes and zygotes: an ecological perspective on sexual reproduction in the algae. *British Phycological Journal* 27: 233-252.
- BREDA, V.A. Y M.S. FOSTER, 1985. Composition, abundance, and phenology of foliose red algae associated with two central California kelp forests. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 94: 115-130.
- CALOW, P. (EDITOR-IN-CHIEF), 1998. *The encyclopedia of ecology and environmental management*. Blackwell Science, Oxford, 805 p.
- CARTER, A.R., 1985. Reproductive morphology and phenology, and culture studies of *Gelidium pristoides* (Rhodophyta) from Port Alfred in South Africa. *Botanica Marina* 28: 303-311.
- CECERE, E., O.D. SARACINO, M. FANELLI Y A. PETROCELLI, 2000. Phenology of two *Acanthophora najadiformis* (Rhodophyta, Ceramiales) populations in the Ionian Sea (Mediterranean Sea). *Botanica Marina* 43: 109-117.
- CHIDUMAYO, E.N., 2001. Climate and phenology of savanna vegetation in southern Africa. *Journal of Vegetation Science* 12: 347-354.
- CHIRAPART, A., M. OHNO, M. SAWAMURA Y H. KUSUNOSE, 1995. Phenology and morphology on new member of Japanese *Gracilaria* in Tosa Bay southern Japan. *Fishery Science* 61: 411-414.
- CHO, T.O., H.G. CHOI, G. HANSEN Y S.M. BOO, 2000. *Corallophila eatoniana* comb. nov. (Ceramiales, Rhodophyta) from the Pacific coast of North America. *Phycologia* 39: 323-331.
- CHUINE, I., 2000. A unified model for budburst of trees. *Journal of Theoretical Biology* 207: 337-347.
- CHUINE, I. Y E.G. BEAUBIEN, 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters* 4: 500-510.
- CHUINE, I., G. CAMBON Y P. COMTOIS, 2000. Scaling phenology from the local to the regional level: advances from species-specific phenological models. *Global Change Biology* 6: 943-952.
- CLIFTON, K.E., 1997. Mass spawning by green algae on coral reefs. *Science* 275: 1116-1118.
- CLIFTON, K.E. Y L.M. CLIFTON, 1999. The phenology of sexual reproduction by green algae (Bryopsidales) on Caribbean coral reefs. *Journal of phycology* 35: 24-34.
- COLLADO-VIDES, L., 2002. Clonal architecture in marine macroalgae: ecological and evolutionary perspectives. *Evolutionary Ecology* 15: 531-545.
- COLLADO-VIDES, L. Y M.R.A. BRAGA, 1996. Crecimiento y forma de las algas marinas. *Ciencias* 42: 20-25.

- CORMACI, M., G. FURNARI, G. ALONGI, M. CATRA Y D. SERIO, 2000. The benthic flora on rocky substrata of the Tremiti Islands (Adriatic Sea). *Plant Biosystems* 134: 133-152.
- CROY, C.D. Y R.L. DIX, 1984. Notes on sample size requirements in morphological plant ecology. *Ecology* 65: 662-666.
- DAVIS, A.N. Y R.T. WILCE, 1987. Algal diversity in relation to physical disturbance: a mosaic of successional stages in a subtidal cobble habitat. *Marine Ecology Progress Series* 37: 229-237.
- DESTOMBE, C., J. GODIN, M. NOCHER, S. RICHERD Y M. VALERO, 1993. Differences in response between haploid and diploid isomorphic phases of *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyta: Gigartinales) exposed to artificial environmental conditions. *Hydrobiologia* 260/261: 131-137.
- DEWREDE, R.E., 1976. The phenology of three species of *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta) in Hawaii. *Phycologia* 15: 175-183.
- DEWREDE, R.E., 1978. Phenology of *Sargassum muticum* (Phaeophyta) in the Strait of Georgia, British Columbia. *Syesis* 11: 1-9.
- DEWREDE, R.E. 1985. Destructive (harvest) sampling. pp. 147-160. En: M.M. Littler y D.S. Littler (Eds.). *Handbook of phycological methods. Ecological field methods: macroalgae*. Cambridge University Press, New York.
- DEWREDE, R.E. Y L.G. GREEN, 1990. Patterns of gametophyte dominance of *Iridaea splendens* (Rhodophyta) in Vancouver Harbour, Vancouver, British Columbia, Canada. *Journal of Applied Phycology* 2: 27-34.
- DEWREDE, R.E. Y T. KLINGER, 1988. Reproductive strategies in algae pp. 267-284. En: J.L. Doust y L.L. Doust (Eds.). *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies*. Oxford University Press, New York.
- DEYSHER, L.E., 1984. Reproductive phenology of newly introduced populations of the brown alga, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. *Hydrobiologia* 116/117: 403-407.
- DOUGHERTY, P.M., D. WHITEHEAD Y J.M. VOSE, 1994. Environmental influences on the phenology of pines. *Ecological Bulletin* 43: 64-75.
- DYCK, L. Y R.E. DEWREDE, 1995. Patterns of seasonal demographic change in the alternate isomorphic stages of *Mazzaella splendens* (Gigartinales, Rhodophyta). *Phycologia* 34: 390-395.
- DYCK, L., R.E. DEWREDE Y D. GARBARY, 1985. Life history in *Iridaea cordata* (Gigartinales): relative abundance and distribution from British Columbia to California. *Japanese Journal of Phycology (Sorui)* 33: 225-232.
- ESPINOZA, J., 1990. The southern limit of *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Phaeophyta, Fucales) in the Mexican Pacific. *Botanica Marina* 33: 193-196.
- ESPINOZA, J. Y H. RODRÍGUEZ, 1987. Seasonal phenology and reciprocal transplantation of *Sargassum sinicola* Setchell et Gardner in the southern Gulf of California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 110: 183-195.
- ESPINOZA-AVALOS, J., 1996. Estructura de talla y reproducción de *Gelidium robustum* (Rhodophyta) en la parte central de Baja California, México. *Ciencias Marinas* 22: 415-426.
- FERNÁNDEZ, C., 1999. *Ecology of Sargassum muticum* (Phaeophyta) on the North coast of Spain: IV. Sequence of colonization on a shore. *Botanica Marina* 42: 353-362.
- FISCHER, H.S., 2000. Multivariate analysis of phenological data. *Phytocoenologia* 30: 477-489.
- FOLEY, J.A., S. LEVIS, I.C. PRENTICE, D. POLLARD Y S.L. THOMPSON, 1998. Coupling dynamic models of climate and vegetation. *Global Change Biology* 4: 561-579.
- GARCÍA-LEPE, M.G., G. BALLESTEROS-GRIJALVA, J.A. ZERTUCHE-GONZÁLEZ Y A. CHEE-BARRAGÁN, 1997. Variación anual de talla y fenología reproductiva del alga roja *Chondracanthus canaliculatus* (Harvey) Guiry en Punta San Isidro, Baja California, México. *Ciencias Marinas* 23: 449-462.
- GERUNG, G.S., S. KAMURA Y M. OHNO, 1997. Phenology and agar yield of *Gracilaria blodgettii* in the tropical water, Okinawa, Japan. *Bulletin of Marine Science and Fisheries, Kochi University* 17: 23-28.
- GUIMARAENS, M.A. Y R. COUTINHO, 1996. Spatial and temporal variation of benthic marine algae at the Cabo Frio upwelling region, Rio de Janeiro, Brazil. *Aquatic Botany* 52: 283-299.
- HANNACH, G. Y J.R. WAALAND, 1986. Environment, distribution and production of *Iridaea*. *Aquatic Botany* 26: 51-78.
- HAY, M., 1997. Synchronous spawning: when timing is everything. *Science* 275: 1080-1081.
- HAY, M.E. Y J.N. NORRIS, 1984. Seasonal reproduction and abundance of six sympatric species of *Gracilaria* Grev. (Gracilariaceae; Rhodophyta) on a Caribbean subtidal sand plain. *Hydrobiologia* 116/117: 63-72.
- HINE, A.E., 1977. *A glossary of phycological terms for students of marine macroalgae*. St. Alden's in the Weeds, Florida. 91 p.
- HINOJOSA-CUELLAR, G.A., 1981. *Fenología*. Boletín Técnico (U.A. Chiapas) 3: 1-59.
- HODGES, T., 1991. Introduction. pp. 1-2. En: T. Hodges (Ed.). *Predicting crop phenology*. CRC Press, Boston.
- HOPP, R.J., 1974. Plant phenology observation network. pp. 25-43. En: H. Lieth (Ed.). *Phenology and seasonality modelling*. Springer-Verlag, New York.
- HOYLE, M.D., 1978. Reproductive phenology and growth rates in two species of *Gracilaria* from Hawaii. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 35: 273-283.
- JONES, W.E., 1959. The growth and fruiting of *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom* 38: 47-56.

- KAIN, J.M., 1982. The reproductive phenology of nine species of Rhodophyta in the subtidal region of the Isle of Man. *British Phycological Journal* 17: 321-331.
- KAIN, J.M., 1986. Plant size reproductive phenology of six species of Rhodophyta in subtidal Isle of Man. *British Phycology Journal* 21: 129-138.
- KAIN, J.M., 1989. The seasons in the subtidal. *British Phycological Journal* 24: 203-215.
- KALIAPERUMAL, N., V.S.K. CHENNUHOTLA, S. KALIMUTHU Y J.R. RAMALINGAM, 1986. Growth, phenology & spore shedding in *Gracilaria arcuata* var. *arcuata* (Zanardini) Umamaheswara Rao & G. *corticata* var. *cylindrica* (J. Agardh) Umamaheswara Rao (Rhodophyta). *Indian Journal of Marine Science* 15: 107-110.
- KINLAN, B.P., M.H. GRAHAM, E. SALA Y P.K. DAYTON. 2003. Arrested development of giant kelp (*Macrocystis pyrifera*, Phaeophyceae) embryonic sporophytes: a mechanism for delayed recruitment in perennial kelps? *Journal of Phycology* 39: 47-57.
- KOGAME, K., H. HORIUCHI, T. YOSHIDA Y M. MASUDA, 1998. Morphology, phenology and culture of *Analipus gunjii* (Ralfsiales, Phaeophyceae). *Botanica Marina* 41: 339-344.
- KOGAME, K. Y Y. YAMAGISHI, 1997. The life history and phenology of *Colepomenia peregrina* (Scytosiphonales, Phaeophyceae) from Japan. *Phycologia* 36: 337-344.
- KRAMER, K., 1997. Phenology and growth of European trees in relation to climate change. *Progress in Biometeorology* 12: 39-50.
- LEE, J.-A. Y B.H. BRINKHUIS, 1986. Reproductive phenology of *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. (Phaeophyta) at the southern limit of its distribution in the northwestern Atlantic Ocean. *Journal of Phycology* 22: 276-285.
- LIETH, H., 1974. Purposes of a phenology book. En: H. Lieth (Ed.). *Phenology and seasonality modelling*. Springer-Verlag, New York.
- LIETH, H., 1997. Aims and methods in phenological monitoring. *Progress in Biometeorology* 12: 1-21.
- LIU, X., P.W. ROBINSON, M.A. MADORE, G.W. WITNEY Y M.L. ARPAIA, 1999. 'Hass' avocado carbohydrate fluctuations. I. Growth and phenology. *Journal of American Society of Horticulture Science* 124: 671- 675.
- LUBCHENCO, J. Y J. CUBIT. 1980. Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variations in herbivory. *Ecology* 61: 676-687.
- LÜNING, K., 1993. Environmental and internal control of seasonal growth in seaweeds. *Hydrobiologia* 260/261: 1-14.
- LÜNING K. E I.T. DIECK, 1989. Environmental triggers in algal seasonality. *Botanica Marina* 32: 389-397.
- MAGGS, C.A. Y M.D. GUIRY, 1987. Environmental control of macroalgal phenology. En: R.M.M. Crawford (Ed.). *Plant life in aquatic and amphibious habitats* 5: 359-373.
- MATHIESON, A.C., 1989. Phenological patterns of northern New England seaweeds. *Botanica Marina* 32: 419-438.
- MCCOURT, R.M., 1984. Seasonal patterns of abundance, distributions and phenology in relation to growth strategies of three *Sargassum* species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74: 141-156.
- MCLACHLAN, J. Y C.J. BIRD, 1984. Geographical and experimental assessment of the distribution of *Gracilaria* species (Rhodophyta: Gigartinales) in relation to temperature. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 38: 319-334.
- MENZEL, A., N. ESTRELLA Y P. FABIAN, 2001. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Global Change Biology* 7: 657-666.
- MORRISON, D., 1984. Seasonality of *Batophora oerstedii* (Chlorophyta), a tropical macroalga. *Marine Ecology Progress Series* 14: 235-244.
- NELSON, W.A., 1989. Phenology of *Gracilaria sordida* W. Nelson populations. Reproductive status, plant and population size. *Botanica Marina* 32: 41-51.
- NETO, A.I., 2000. Observations on the biology and ecology of selected macroalgae from the litoral of São Miguel (Azores). *Botanica Marina* 43: 483-498.
- NOVACZEK, I., 1984. Development and phenology of *Ecklonia radiata* at two depths in Goat Island Bay, New Zealand. *Marine Biology* 81: 189-197.
- NOVACZEK, I., C.J. BIRD Y J. MCLACHLAN, 1986. The effect of temperature on development and reproduction in *Chorda filum* and *C. tomentosa* (Phaeophyta, Laminariales) from Nova Scotia. *Canadian Journal of Botany* 64: 2414-2420.
- NOVACZEK, I. Y J. MCLACHLAN, 1987. Correlation of temperature and daylength responses of *Sphaerotrichia divaricata* (Phaeophyta, Chordariales) with field phenology in Nova Scotia and distribution in eastern North America. *British Phycological Journal* 22: 215-219.
- Nuñez-López, R.A. y M.M. Casas-Valdéz, 1996. Fenología de las especies de *Sargassum* (Fuciales: Sargassaceae) en tres zonas de Bahía Concepción, B.C.S., México. *Revista de Biología Tropical* 44: 455-464.
- OTERO-ARNAIZ, A. Y K. OYAMA, 2001. Reproductive phenology, seed-set and pollination in *Chamaedorea alternans*, an understory dioecious palm in a rain forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 17: 745-754.
- PACHECO-RUIZ, I. 1999. Historia de vida de *Chondracanthus pectinatus* (Gigartinales, Rhodophyta) en la costa noroeste del Golfo de Cali-

- fornia. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California México, 123 p.
- PAULA, E.J. Y E.C. OLIVEIRA, 1980. Aspectos fenológicos de duas populações de *Sargassum cymosum* (Phaeophyta – Fucales) do litoral de São Paulo, Brasil. *Boletim de Botânica, Universidad Sao Paulo* 8: 21-39.
- PENNIMAN, C.A., A.C. MATHIESON Y C.E. PENNIMAN, 1986. Reproductive phenology and growth of *Gracilaria tikvahiae* McLachlan (Gigartinales, Rhodophyta) in the Great Bay Estuary, New Hampshire. *Botanica Marina* 29: 147-154.
- PEÑUELAS, J. Y I. FILELLA, 2001. Responses to a warming world. *Science* 294: 793-794.
- PÉREZ-RUZAFÁ, I.M., 1990. Fenología de las algas del Mar Menor (Murcia, SE de España). *Botánica Complutensis* 16: 21-36.
- PICKERING, T.D., M.E. GORDON Y L.J. TONG, 1990. Seasonal growth, density, reproductive phenology and agar quality of *Gracilaria sordida* (Gracilariales, Rhodophyta) at Mokomoko Inlet, New Zealand. *Hydrobiologia* 204/205: 253-262.
- PINHEIRO-JOVENTINO, F. Y C.L. FROTA-BEZERRA, 1980. Estudo de fenologia e regeneração de *Gracilaria domingensis* Sonder (Rhodophyta, Gracilariaceae), no estado de Ceará. *Arq. Ciên. Mar.* 20: 33-41.
- PRINCE, J.S., 1980. The ecology of *Sargassum pteropleuron* Grunow (Phaeophyceae, Fucales) in the waters off South Florida. *Phycologia* 19: 190-193.
- PRINCE, J.S. Y S.W. O'NEAL, 1979. The ecology of *Sargassum pteropleuron* Grunow (Phaeophyceae, Fucales) in the waters off South Florida. I. Growth, reproduction and population structure. *Phycologia* 18: 109-114.
- PRINGLE, J.D., 1984. Efficiency estimates for various quadrat sizes used in benthic sampling. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science* 41: 1485-1489.
- PRINTZ, H., 1955. Phenology of *Ascophyllum nodosum*. *International Seaweed Symposium* 2: 198-202.
- PUJOL, C. Y M.A. BOSCH (DIRECCIÓN), 1980. *Gran enciclopedia Larousse. Tomo 4*. Editorial Planeta. Barcelona, 1032 pp.
- QUAN-YOUNG, L.I., M.A. DÍAZ-MARTÍN Y J. ESPINOZA-AVALOS. 2004. Floristics, cover and phenology of marine macroalgae from Bajo Pepito, Isla Mujeres, Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* 75: 11-25.
- 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.C., M. NEUSHUL Y A.W. EBELING. 1991. Role of settlement density on gametophyte growth and reproduction in the kelps *Pterygophora californica* and *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyceae). *Journal of Phycology* 27: 361-366.
- REIS, R.P. Y Y. YONESHIGUE-VALENTIN, 2000. Phenology of *Hypnea musciformis* (Wulfen) Lamouroux (Rhodophyta, Gigartinales) in three populations from Rio de Janeiro State, Brazil. *Botanica Marina* 43: 299-304.
- RINDI, F. Y F. CINELLI, 2000. Phenology and small-scale distribution of some rhodomelacean red algae on a western Mediterranean rocky shore. *European Journal of Phycology* 35: 115-125.
- RODRÍGUEZ-PRIETO, C. Y A. VERGÉS, 2001. Geographical distribution, habitat and reproductive phenology of the genus *Kallymenia* (Gigartinales, Rhodophyta) from Catalonia, Spain. *Botanica Marina* 44: 479-492.
- ROJAS-GONZÁLEZ, B. Y J. AFONSO-CARRILLO, 2000. Notes on Rhodomelaceae (Rhodophyta) from the Canary Islands: observations on reproductive morphology and new records. *Botanica Marina* 43: 147-155.
- SAKAI, S., 2000. Reproductive phenology of gingers in a lowland mixed dipterocarp forest in Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 16: 337-354.
- SAKAI, S., 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* 43: 77-86.
- SANTELICES, B., 1988. Synopsis of biological data on the seaweed genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Rhodophyta). *FAO Fisheries Synopsis* 145: 55 pp.
- SANTELICES B., 1990. Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 28: 177-276.
- SCHENKMAN, R.P.F., 1989. *Hypnea musciformis* (Rhodophyta): ecological influence on growth. *Journal of Phycology* 25: 192-196.
- SCHOSCHINA, E.V., V.N. MAKAROV, G.M. VOSKOBOINIKOV Y C. VAN DEN HOEK, 1996. Growth and reproductive phenology of nine intertidal algae of the Murman coast of the Barents Sea. *Botanica Marina* 39: 83-93.
- SERVIÈRE-ZARAGOZA, E. Y R. SCROSATI, 2002. Reproductive phenology of *Pterocladia capillacea* (Rhodophyta, Gelidiales) from southern Baja California, Mexico. *Pacific Science* 56: 285-290.
- SHEATH, R.G., K.L. VAN ALSTYNE Y K.M. COLE, 1985. Distribution, seasonality and reproductive phenology of *Bangia atropurpurea* (Rhodophyta) in Rhode Island, U.S.A. *Journal of Phycology* 21: 297-303.
- SIDEMAN, E.J. Y A.C. MATHIESON, 1983. The growth, reproductive phenology and longevity of non-tidepool *Fucus distichus* (L.) Powell in New England. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 68: 111-127.
- SIGURDSSON, B.D., 2001. Elevated [CO₂] and nutrient status modified leaf phenology and growth rhythm of young *Populus trichocarpa* trees in a 3-year field study. *Trees* 15: 403-413.

- STARK, L.R., 2002. Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses. *The Bryologist* 105: 204-218.
- THEURILLAT, J.P. Y A. GUIBAN, 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic Change* 50: 77-109.
- TROWBRIDGE, C.D., 1996. Demography and phenology of the intertidal green alga *Codium setchellii*: the enigma of local scarcity on sand-influenced rocky shores. *Marine Biology* 127: 341-351.
- WERNBERG, T., M.S. THOMSEN, P.A. STÆHR Y M.F. PEDERSEN, 2001. Comparative phenology of *Sargassum muticum* and *Halidrys siliquosa* (Phaeophyceae: Fucales) in Limfjorden, Denmark. *Botanica Marina* 44: 31-39.
- WHITTICK, A., R.G. HOOPER Y G.R. SOUTH, 1989. Latitude, distribution and phenology: reproductive strategies in some Newfoundland seaweeds. *Botanica Marina* 32: 407-417.
- WILLIAMS-LINERA, G. Y J. MEAVE, 2002. Patrones fenológicos. pp. 407-431. En: M.R. Guariquata y G.H. Kattan (Comps.). Ecología y conservación de bosques neotropicales. Ediciones LUR, San José, 691 p.
- WORM, B., H.K. LOTZE, C. BOSTRÖM, R. ENGVIST, V. LABANAUSKAS Y U. SOMMER. 1999. Marine diversity shift linked to interactions among grazers, nutrients and propagule banks. *Marine Ecology Progress Series* 185: 309-314.

Recibido: 5 de abril de 2004.

Aceptado: 17 de febrero de 2005.