



ARTÍCULO DE REVISIÓN / REVIEW ARTICLE

Dos siglos de conocimiento sobre el género *Dictyota* (Phaeophyceae, Dictyotales): un enfoque histórico

Two centuries of knowledge on the genus *Dictyota* (Phaeophyceae, Dictyotales): a historical approach

María del Carmen Altamirano-Cerecedo^{1,2}

0000-0002-3062-5744

malt@uabcs.mx

Francisco Omar López-Fuerte²

0000-0002-0828-9107

folopez@uabcs.mx

Juan Manuel López-Vivas²

0000-0002-3417-1153

jmlopez@uabcs.mx

Elisa Serviere-Zaragoza³

0000-0003-2385-3527

serviere04@cibnor.mx

Karla León-Cisneros²

0000-0002-6929-927X

kleon@uabcs.mx

1. Departamento Académico de Economía, Universidad Autónoma de Baja California Sur. Boulevard Forjadores s/n Col. Universitario, La Paz, Baja California Sur, 23080. México.

2. Departamento Académico de Ciencias Marinas y Costeras, Universidad Autónoma de Baja California Sur. Boulevard Forjadores s/n Col. Universitario, La Paz, Baja California Sur, México 23080.

3. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB-NOR), Calle IPN 195, Col. Palo de Santa Rita, La Paz, Baja California Sur, 23096. México

* Autor de correspondencia / Corresponding author

Recibido / Received: 17/10/2024

Aceptado / Accepted: 06/03/2025

Citación / Citation: Altamirano-Cerecedo, M.C.; López-Fuerte, F.O.; López-Vivas, J.M.; Serviere-Zaragoza, E.; León-Cisneros, K. 2025. Two centuries of the knowledge of the genus *Dictyota* (Phaeophyceae, Dictyotales): a historical approach. Bol. Invest. Mar. Cost., 54(2): 11-31

RESUMEN

La mayoría de las recientes revisiones sistemáticas en macroalgas son concisas y descriptivas. Las revisiones que se enfocan en un solo tema aún son escasas, pero son importantes para facilitar una visualización de los tipos de investigaciones publicadas, los métodos relevantes y las áreas de oportunidad. El objetivo de este estudio fue elaborar un estado del arte respecto al conocimiento sobre *Dictyota*, con base en una revisión sistemática de la información generada desde su descripción. Se realizó una búsqueda tanto de nombres como de publicaciones en diferentes bases de datos, seguido de un análisis temporal (por siglos y vicenios). Hasta la fecha, un total de 318 nombres han sido registrados para *Dictyota*, de los cuales 110 son actualmente aceptados taxonómicamente. El mayor número de nombres (211) fue registrado durante el siglo XIX, lo que se derivó principalmente de las grandes expediciones. El análisis de la literatura incluyó 206 publicaciones, 88 de taxonomía alfa, 74 de taxonomía beta y 44 de taxonomía gamma. Se observa una tendencia hacia la taxonomía integrativa, incluyendo diversas disciplinas para abordar aspectos más allá de la descripción taxonómica. Nuestros hallazgos resaltan la necesidad de realizar revisiones extensivas y monográficas de taxonomía integrativa para mejorar nuestro entendimiento de la sistemática de *Dictyota*, un género desafiante.

Palabras clave: taxonomía alfa; taxonomía beta; taxonomía gamma; macroalgas; taxonomía integrativa

ABSTRACT

Most current systematized reviews of macroalgae are concise and descriptive. Reviews focusing on a single topic remain scarce, but they are important to facilitate visualizations of the types of published research, relevant methods, and areas of opportunity. This study aimed to elaborate on the state-of-the-art in the knowledge of *Dictyota* based on a systematic review of the information generated worldwide since its original description. We conducted a search for names and studies in different databases, followed by a temporal analysis (by century and vicennium). To date, a total of 318 names have been registered for *Dictyota*, of which 110 are accepted names. The largest number of registered taxonomic names (211) was found for the 19th century, mainly derived from large expeditions. Our literature analysis involved 206 publications, 88 of which were on alpha taxonomy, 74 were on beta taxonomy, and 44 were on gamma taxonomy. We observed a trend towards integrative taxonomy, including diverse disciplines, in order to address aspects beyond taxonomic description. Our findings highlight the need for extensive reviews and monographies focused on integrative taxonomy to enhance our systematic understanding of *Dictyota*, a challenging genus.

Key words: alpha taxonomy; beta taxonomy; gamma taxonomy; macroalgae; integrative taxonomy.



INTRODUCCIÓN

Conocer el estado del arte sobre un tema de investigación permite que los científicos, de manera ágil y precisa, identifiquen teorías importantes, conceptos clave y autores destacados, además de definir los métodos más citados sobre un tópico o campo de estudio particular. Aunque los parámetros específicos que se utilizan para definir y evaluar estos aspectos difieren entre disciplinas —como la medicina y la biología—, los esfuerzos requeridos siempre se basan en el análisis del conocimiento publicado, en aras de catalogar y sistematizar la producción de un campo particular (Molina Montoya, 2005; Borenstein *et al.*, 2009).

En el caso de las macroalgas, estas revisiones sistemáticas tienden a enfocarse en temas específicos como la ecología, la importancia económica o la caracterización bioquímica (Sosa y Lindstrom, 1999; Williams y Smith, 2007; Miller *et al.*, 2011; Ulbricht *et al.*, 2013; Pal *et al.*, 2014; Makkar *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2017; Patarra *et al.*, 2019), y buscan contextualizar, organizar y analizar los datos producidos para cada tema, identificando, en algunos casos, áreas con carencias en la investigación existente. Algunas revisiones se han enfocado en géneros —como *Caulerpa* J.V. Lamouroux, *Dictyota* J.V. Lamouroux y *Meristotheca* J. Agardh— o en especies, brindando una descripción del conocimiento existente sobre diversos temas como la taxonomía, la ecología y la biogeografía, sin realizar un examen profundo (Zubia *et al.*, 2019; Bogaert *et al.*, 2020; Borlongan *et al.*, 2020). No obstante, las revisiones que se centran en un único tema como la taxonomía —si bien son más escasas— logran proporcionar análisis detallados y establecer recomendaciones para estudios futuros, como es el caso de la revisión sobre *Sargassum* C. Agardh (Mattio y Payri, 2011). Es importante realizar revisiones sobre un mayor número de taxones de macroalgas que tengan un enfoque temático, facilitando así la visualización de la investigación básica (e.g., biogeografía, filogeografía y ecología). Las especies del género *Dictyota* son muy comunes en hábitats intermareales y submareales someros a lo largo de las costas rocosas en todo el mundo. Si bien está presente en aguas templado-frías, este género presenta su mayor diversidad en ambientes tropicales y templado-cálidos, donde múltiples especies suelen coexistir y alcanzar densidades altas (Tronholm *et al.*, 2010a), especialmente en ambientes de arrecife de coral. Algunas especies constituyen una fuente de alimento o proporcionan sustrato y refugio a una variedad de organismos marinos (Cronin y Hay, 1996a, 1996b). Sin embargo, también se

INTRODUCTION

Knowing the state-of-the-art of a research topic allows scientists to quickly and accurately identify important theories, key concepts, leading authors, and defining methods which are most cited in a particular topic or field of study. While the specific parameters used to define and assess these aspects differ across disciplines, such as medicine and biology, the efforts required are always based on analyses of published knowledge with the aim for cataloguing and systematizing production in a particular field (Molina Montoya, 2005; Borenstein *et al.*, 2009).

In the case of macroalgae, these systematic reviews tend to focus on specific themes, such as ecology, economic importance or biochemical characterization (Sosa and Lindstrom, 1999; Williams and Smith, 2007; Miller *et al.*, 2011; Ulbricht *et al.*, 2013; Pal *et al.*, 2014; Makkar *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2017; Patarra *et al.*, 2019), and aim to contextualize, organize, and analyze the data produced for each theme, in some cases identifying areas where the existing research is lacking. Some reviews have focused on genera—such as *Caulerpa* J.V. Lamouroux, *Dictyota* J.V. Lamouroux, and *Meristotheca* J. Agardh— or species, providing a description of the existing knowledge in different topics, such as taxonomy, ecology, and biogeography, without an in-depth revision (Zubia *et al.*, 2019; Bogaert *et al.*, 2020; Borlongan *et al.*, 2020). However, reviews that focus on a single topic, such as taxonomy—although scarcer—manage to provide detailed analyses and establish recommendations for future studies, such as the review conducted on *Sargassum* C. Agardh (Mattio and Payri, 2011). It is important to conduct reviews of a greater number of macroalgal taxa, with a thematic focus, thus facilitating the visualization of basic research (e.g., taxonomic and nomenclatural reassessments), relevant methods (e.g., molecular techniques), and areas of opportunity and topics in the field (e.g., biogeography, phylogeography, and ecology). Species of the genus *Dictyota* are very common in intertidal and shallow subtidal habitats along rocky shores worldwide. Although present in cold-temperate waters, the genus reaches its highest diversity in tropical and warm-temperate environments, where multiple species often coexist and reach high densities (Tronholm *et al.*, 2010a), especially in coral reef environments. Some species constitute a food source or provide substrate and shelter to a variety of marine organisms (Cronin and Hay, 1996a, 1996b); however, the genus is also known to compete actively with other

sabe que este género compite activamente por sustrato con otros organismos como los corales (Beach *et al.*, 2003).

Las primeras descripciones de *Dictyota* fueron publicadas a mediados del siglo XVIII. La mayoría de las especies fueron descritas como *Fucus* Linnaeus (e.g., *F. fasciola* Roth o *F. implexus* Desfontaines) o *Ulva* Linnaeus. (e.g., *U. dichotoma* Hudson) (De Clerck, 2003). No fue sino hasta 1809 que Lamouroux estableció el nombre *Dictyota* (Lamouroux 1809a, 1809b). Desde su descripción y circunscripción, el género ha enfrentado varios desafíos taxonómicos, lo que ha llevado a reorganizaciones de nomenclatura, e.g., una sinonimia temprana con *Dichophyllum* Kützinger, que posteriormente fue revertida. Se han descrito otros géneros estrechamente relacionados (*Dilophus* J. Agardh, *Glossophora* J. Agardh, *Glossophorella* Nizammudin & A. Campbell, y *Pachydictyon* J. Agardh), pero en los siglos XX y XXI ocurrieron dos cambios importantes de taxonomía y nomenclatura. En primer lugar, *Dilophus* fue sinonimizado con *Dictyota* en 1992 (Hörnig *et al.*, 1992a, 1992b). En segundo lugar, en 2006, varios géneros relacionados fueron reducidos a la sinonimia dentro de *Dictyota*, y surgieron dos nuevos géneros (*Canistrocarpus* De Paula y De Clerck, y *Rugulopterix* De Clerck y Coppejans) a partir de especies antes pertenecientes a *Dictyota* (De Clerck *et al.*, 2006) (ver Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de la historia de *Dictyota*, basado principalmente en De Clerck (2003).

organisms, such as corals, for substrate (Beach *et al.*, 2003).

The first descriptions of *Dictyota* species were published in the middle of the 18th century. Most *Dictyota* species were described as *Fucus* Linnaeus (e.g., *F. fasciola* Roth or *F. implexus* Desfontaines) or *Ulva* Linnaeus. (e.g., *U. dichotoma* Hudson) (De Clerck, 2003). It was not until 1809 that Lamouroux established the name *Dictyota* (Lamouroux 1809a, 1809b). Since its description and circumscription, the genus has faced several taxonomic challenges, resulting in nomenclatural shuffling: for example, earlier synonymy with *Dichophyllum* Kützinger, which was later reversed. Other closely related genera have been described (*Dilophus* J. Agardh, *Glossophora* J. Agardh, *Glossophorella* Nizammudin & A. Campbell, and *Pachydictyon* J. Agardh). However, in the 20th and 21st centuries, two major taxonomic and nomenclatural changes occurred. First, in 1992, *Dilophus* was synonymized with *Dictyota* (Hörnig *et al.*, 1992a, 1992b). Second, in 2006, several related genera were reduced to synonymy within *Dictyota*, and two new genera (*Canistrocarpus* De Paula and De Clerck and *Rugulopterix* De Clerck and Coppejans) emerged from former *Dictyota* species (De Clerck *et al.*, 2006); (see Table 1.)

Table 1. Summary of the history of *Dictyota*, mainly based on De Clerck (2003).

Author(Year)/Autor(Año)	Recorder genus/Género registrado	Nomenclaturals Changes/Cambios Nomenclaturales
Several authors such as Hudson (1762), Roth (1797), and Desfontaines (1799) (half of the 18th century). / En la mitad del siglo XVIII, varios autores como Hudson (1762), Roth (1797), y Desfontaines (1799).	Some species of <i>Fucus</i> and <i>Ulva</i> . / Algunas especies de <i>Ulva</i> y <i>Fucus</i> .	First descriptions of what would become <i>Dictyota</i> , such as <i>Ulva dichotoma</i> Hudson, <i>Fucus implexus</i> Desfontaines, <i>Fucus fasciola</i> Roth. / Primeras descripciones de especies que se convertirían en <i>Dictyota</i> , tales como <i>Ulva dichotoma</i> Hudson, <i>Fucus implexus</i> Desfontaines, <i>Fucus fasciola</i> Roth.

Author(Year)/Autor(Año)	Recorder genus/Género registrado	Nomenclatural Changes/Cambios Nomenclaturales
Lamouroux (1809a, 1809b)	<i>Dictyota</i> , divided into two sections: Dictyotaeae and Zonariaeae. / <i>Dictyota</i> , se dividió en dos secciones: Dictyotaeae y Zonariaeae.	Some species of <i>Ulva</i> and <i>Fucus</i> are transferred to the new genus <i>Dictyota</i> . / Algunas especies de <i>Ulva</i> y <i>Fucus</i> son transferidas al nuevo género <i>Dictyota</i> .
Agardh (1817)	<i>Dictyota</i>	Merged Dictyotées and Spongoidées with the Ulvacées. / Combinación de Dictyotées y Spongoidées con Ulvacées.
Kützing (1843)	<i>Dichophyllum</i> (new genus). / <i>Dichophyllum</i> (nuevo género).	<i>Dictyota</i> is synonymized with <i>Dichophyllum</i> . / <i>Dictyota</i> es sinonimizado con <i>Dichophyllum</i> .
Kützing (1849, 1859)	<i>Dictyota</i>	<i>Dichophyllum</i> is placed as synonym of <i>Dictyota</i> / Se establece <i>Dichophyllum</i> como sinónimo de <i>Dictyota</i>
Agardh (1848, 1882, 1894)	<i>Dictyota</i> , <i>Dilophus</i> , <i>Glossophora</i> (1882), <i>Pachydictyon</i> (1884)	Three new genera related to <i>Dictyota</i> emerged. / Surge tres nuevos géneros relacionado con <i>Dictyota</i> .
Hörnig <i>et al.</i> (1992a, 1992b)	<i>Dictyota</i>	<i>Dilophus</i> is synonymized with <i>Dictyota</i> . / <i>Dilophus</i> es sinonimizado con <i>Dictyota</i> .
Nizamuddin and Campbell (1995)	<i>Glossophorella</i>	New genus related to <i>Dictyota</i> emerged. / Surge nuevo género relacionado con <i>Dictyota</i> .
De Clerck <i>et al.</i> (2006)	<i>Dictyota</i>	<i>Glossophora</i> , <i>Pachydictyon</i> , <i>Glossophorella</i> are synonymized with <i>Dictyota</i> . / <i>Glossophora</i> , <i>Pachydictyon</i> , <i>Glossophorella</i> son sinonimizados con <i>Dictyota</i> .
	<i>Canistrocarpus</i> , <i>Rugulopteryx</i>	Two new genera emerged from former <i>Dictyota</i> species. / Surgen dos nuevos apartir de dos especies de <i>Dictyota</i> .

Los desafíos taxonómicos al interior de *Dictyota*, han incluido el reconocimiento del polimorfismo en algunas especies, que puede atribuirse a influencias ambientales y pleomorfismo a lo largo del ciclo de vida (Lamouroux, 1809a; De Clerck *et al.*, 2006; Tronholm *et al.*, 2010b). Estos factores han llevado al uso de características diagnósticas poco confiables en niveles

Taxonomic challenges within *Dictyota*, including the recognition of polymorphism in some species, may be attributed to environmental influences and pleomorphism throughout the life cycle (Lamouroux, 1809a; De Clerck *et al.*, 2006; Tronholm *et al.*, 2010b). These factors have led to the use of unreliable diagnostic characteristics at specific and infraspecific ranks, such as color,

específicos e infraespecíficos, como lo son el color, la longitud del talo, la presencia o ausencia de proliferaciones y el número de capas de células medulares. En consecuencia, las descripciones taxonómicas se han visto comprometidas, lo que ha dado lugar a interpretaciones taxonómicas y filogenéticas imprecisas (Solé y Foldats, 2003). Si bien el uso de características ultraestructurales y datos de secuencia genética han ayudado enormemente a delinear especies y ha resultado en la detección de múltiples entidades crípticas en *Dictyota*, conllevando una serie de cambios taxonómicos y de nomenclatura y la descripción de nuevas especies —e incluso una reinterpretación del género (De Clerck *et al.*, 2006; De Paula *et al.*, 2007; Tronholm *et al.*, 2010a)—, aún persisten dificultades significativas. Estas incluyen la optimización de los métodos de extracción de ADN (De Clerck *et al.*, 2001), las interpretaciones basadas en loci únicos y la limitación crucial de que las descripciones de especies no pueden basarse exclusivamente en datos moleculares. Este estudio tiene por objetivo establecer un panorama general del estado del arte respecto al conocimiento existente sobre *Dictyota*, con base en una revisión sistemática de descripciones de especies de *Dictyota* a nivel mundial, considerando los enfoques históricos de su clasificación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Esta revisión sistematizada se dividió en dos etapas: (1) la búsqueda y el examen de nombres taxonómicos correspondientes al género *Dictyota* y (2) la búsqueda, selección y análisis de la literatura relacionada con este género. Para la búsqueda de nombres taxonómicos, se utilizó AlgaeBase (Guiry y Guiry, 2024) dado que contiene información nomenclatural, taxonómica (estatus del nombre y sinónimos) y biogeográfica (proporciona una lista de especies por área geográfica, e.g., región o país, así como una distribución detallada con fuentes para cada especie), así como datos bibliográficos sobre nombres taxonómicos. Para la búsqueda, la palabra *Dictyota* se utilizó como el único descriptor, pero también se consideraron todos los nombres específicos e infraespecíficos. Se obtuvo la siguiente información para cada taxón: nombre taxonómico, estatus taxonómico (actualmente aceptado, sinónimos, incierto, entrada preliminar de AlgaeBase), autoridad o autoridades, año de publicación y nombres relacionados. Los datos extraídos se registraron en una base de datos en hoja de cálculo para su posterior análisis. Para

thallus length, presence or absence of proliferations, and medullary cell layer number. Consequently, existing descriptions have been compromised, resulting in inaccurate taxonomic and phylogenetic interpretations (Solé and Foldats, 2003). While the use of ultrastructural characteristics and gene sequence data has greatly aided in the delineation of species and resulted in the detection of multiple cryptic entities in *Dictyota*, leading to a series of taxonomic and nomenclatural changes, descriptions of new species or genera—and, even, reinterpretation of the genus (De Clerck *et al.*, 2006; De Paula *et al.*, 2007; Tronholm *et al.*, 2010a)— significant difficulties persist. These include the optimization of DNA extraction methods (De Clerck *et al.*, 2001), interpretations based on single loci, and the critical limitation that species descriptions cannot rely solely on molecular data. This study aims to establish a state-of-the-art overview of the existing knowledge on *Dictyota*, based on a systematic review of worldwide *Dictyota* species descriptions, taking into consideration the historical approaches to its classification.

MATERIALS AND METHODS

The systematized review was divided into two stages: (1) the search for and examination of taxonomic names corresponding to the genus *Dictyota* and (2) the search for, selection, and analysis of literature related to this genus. For the taxonomic name search, Algaebase (Guiry and Guiry, 2024) was used as it contains nomenclatural, taxonomic (name status and synonyms), and biogeographic information (providing a list of species by geographic area, such as region or country, and a detailed distribution with sources for each species), as well as bibliographic data on taxonomic names. For the search, the word “*Dictyota*” was used as the only descriptor, but all specific and infraspecific names were also considered. The following information was obtained for each taxon: taxonomic name, taxonomic status (currently accepted, synonyms, uncertain, and preliminary AlgaeBase entry), authority or authorities, year of publication, and related names. The retrieved data were recorded in a spreadsheet database for subsequent analysis. For the analysis, the taxonomic names found in Algaebase were grouped into three categories: (1) accepted names (*i.e.*, names currently accepted); (2) synonyms; and (3) illegitimate names, which included uncertain or preliminary names in accordance with Guiry and Guiry (2024).

Then, a descriptive analysis was conducted to obtain the number

el análisis, los nombres taxonómicos encontrados en AlgaeBase fueron agrupados en tres categorías: (1) nombres aceptados (*i.e.*, nombres actualmente aceptados), (2) sinónimos y (3) nombres ilegítimos, lo que incluyó nombres preliminares o inciertos, de acuerdo con Guiry y Guiry (2024).

Acto seguido, se realizó un análisis descriptivo para obtener el número de nombres taxonómicos (por categorías), las autoridades (por taxón) y el número de géneros relacionados con el nombre *Dictyota*. Además, se llevó a cabo un análisis por siglos (XIX, XX y XXI) y periodos de 20 años (vicenios), lo que involucró el cálculo del promedio de nombres registrados y de autoridades por periodo. Se generó un catálogo de nombres taxonómicos (material suplementario) para datos como publicaciones válidas, tipo de localidad y sinónimos. En algunos casos, se proporcionó una nota.

La búsqueda de publicaciones sobre el género *Dictyota* se llevó a cabo en 11 bases de datos, *i.e.*, Academia, Biodiversity Heritage Library (BHL), Cambridge Scientific Abstract (CSA), Google Scholar, Journal Storage (JSTOR), ResearchGate, Scientific Electronic Library Online (SciELO) y (Science Direct), cubriendo el periodo entre 1809 y 2024. La búsqueda fue complementada con tres editoriales científicas adicionales: Blackwell Sinergy, Springer y Walter de Gruyter. Los descriptores utilizados fueron “*Dictyota*”, “*Dictyoteae*”, “*Dictyotaceae*”, “*Dictyotales*”, “*taxonomía*”, “*filogenia*”, “*biogeografía*”, “*filogeografía*”, “*filogeográfico*”, “*sistemática*”, and “*sistemática molecular*”, en inglés y español, tanto a nivel individual como combinados mediante los conectores “or” y “and” (*e.g.*, *Dictyota* and taxonomy; *Dictyotales* and phylogeny; *Dictyotaceae* and phylogeny or taxonomy). También se revisaron las referencias en las publicaciones encontradas, en aras de completar la lista de publicaciones relacionadas con el género *Dictyota*.

Excluimos publicaciones como tesis de pregrado y maestría, resúmenes de notas de congresos y divulgación, y estudios no relacionados con aspectos sistemáticos (*e.g.*, fisiología, química y ecología), así como publicaciones sin menciones de los taxones de *Dictyota*. Se incluyeron en el análisis las tesis de doctorado, los artículos científicos, las guías de campo, las monografías y los estudios florísticos publicados a nivel mundial. Para manejar y analizar mejor los estudios seleccionados, se categorizaron las fuentes por tipo de taxonomía: la taxonomía alfa, que consiste en la caracterización y denominación de especies y se destaca por

(by categories), authorities (by taxon), and the number of genera related to the name *Dictyota*. Additionally, an analysis by century (19th, 20th, and 21st) and 20-year periods (vicennium) was performed, which involved calculating the average number of names registered and authorities by period. Additionally, a catalogue of taxonomic names was generated (supplemental material 1), for each of which information such as valid publication, type locality, and synonyms is included; in some cases, a note is provided.

The search for publications concerning the genus *Dictyota* was carried out in 11 databases, covering the period from 1809 to 2024: Academia, Biodiversity Heritage Library (BHL), Cambridge Scientific Abstract (CSA), Google Scholar, Journal Storage (JSTOR), ResearchGate, Scientific Electronic Library Online (SciELO), and Science Direct. The search was supplemented with three additional scientific publishers: Blackwell Sinergy, Springer, and Walter de Gruyter. The descriptors used were “*Dictyota*”, “*Dictyoteae*”, “*Dictyotaceae*”, “*Dictyotales*”, “*Taxonomy*”, “*Phylogeny*”, “*Biogeography*”, “*Phylogeography*”, “*Phylogeographic*”, “*Systematics*”, and “*Molecular systematics*”, in English and Spanish, both individually and combined with the connectors “or, and” (*e.g.*, *Dictyota* and taxonomy; *Dictyotales* and phylogeny; *Dictyotaceae* and phylogeny or taxonomy). The references in the publications found were also reviewed, in order to complete the list of publications related to the genus *Dictyota*.

We excluded publications such as bachelor and master’s theses, the abstracts of congress and divulgation notes, and studies not related to systematic aspects (*e.g.*, physiology, chemistry, and ecology), as well as publications without mention of *Dictyota*’s taxa. Publications such as PhD theses, scientific papers, field guides, monographies, and floristic studies published worldwide were included in the analysis. To better manage and analyze the selected studies, the sources were categorized by type of taxonomy: alpha taxonomy, which consists of characterizing and naming species, standing out for including processes such as the exploration and description of taxa; beta taxonomy, which consists of a synthesis phase, involving extensive and monographic reviews, with many such studies including new species and analyses of the evolutionary relationships between taxa, as well as floristic studies; and gamma taxonomy, which consists of evolutionary studies and phylogenetic analyses at different levels, incorporating different areas such as biogeography, genetics,

incluir procesos como la exploración y descripción de taxones; la taxonomía beta, que consiste en una fase de síntesis e involucra revisiones extensivas y monográficas, donde muchos estudios incluyen nuevas especies y análisis de las relaciones evolutivas entre taxones, además de estudios florísticos; y la taxonomía gamma, que consiste en estudios evolutivos y análisis filogenéticos en diferentes niveles, incorporando diferentes áreas como la biogeografía, la genética y la evolución (Mayr, 2000; Schlick-Steiner *et al.*, 2010; Llorente, 2011; Noriega *et al.*, 2015). La información obtenida de cada publicación fue registrada en una base de datos de hoja de cálculo, incluyendo el tipo de trabajo taxonómico (alfa, beta o gamma), el/los autor(es), el año, el título, la revista, el área de estudio, las coordenadas geográficas (si se mencionaban en la publicación) y el tipo de marcador molecular utilizado (e.g., *rbcl*, *cox1* o *psbA*). Después de capturar toda la información relevante, se realizó un análisis descriptivo para obtener el número de publicaciones por tipo de taxonomía y región geográfica. Si se utilizaron marcadores moleculares, se especificó cuántos y cuáles y el tiempo de uso. Toda esta información se analizó, por siglos (XIX, XX y XXI) y periodos de 20 años (vicenios), en aras de identificar tendencias en los estudios taxonómicos.

RESULTADOS

En la plataforma AlgaeBase (Guiry y Guiry, 2024) se identificaron 318 nombres infragenéricos en el género *Dictyota* (ver material suplementario 1), de los cuales 226 pertenecían a la categoría de especie, 63 a variedad y 29 a forma. Respecto al número de nombres por estatus, 110 pertenecían a la categoría de nombres aceptados (93 especies, 10 variedades y 7 formas), 179 eran sinónimos (117 especies, 45 variedades y 17 formas) y 29 eran ilegítimos (16 especies, 8 variedades y 5 formas). Además, encontramos 100 taxones de otros géneros que eran sinónimos de *Dictyota*. El más común era *Dilophus* K. Agardh, con 38 sinónimos, seguido de *Zonaria* C. Agardh (18) y *Bicrista* Kuntze (12) (ver Figura 1).

and evolution (Mayr, 2000; Schlick-Steiner *et al.*, 2010; Llorente, 2011; Noriega *et al.*, 2015). The information obtained from each publication was recorded in a spreadsheet database, including the type of taxonomic work (alpha, beta, or gamma), author(s), year, title, journal, area of study, geographic coordinates (if stated in the publication), and the type of molecular marker used (e.g., *rbcl*, *cox1*, or *psbA*). After capturing all relevant information, a descriptive analysis was conducted to obtain the number of publications by type of taxonomy and by geographical regions, in the case that molecular markers were used, how many and which; and the time of use, both by century (19th, 20th, and 21st) and 20-year periods (vicennium), in order to identify the trends in the taxonomic studies.

RESULTS

On the Algaebase platform (Guiry and Guiry, 2024), 318 infrageneric names in the genus *Dictyota* were identified (see supplemental material 1), of which 226 belonged to the species category, 63 to variety, and 29 to form. Regarding the number of names by status, 110 belonged to the category of accepted names (93 species, 10 varieties, and 7 forms), 179 were synonyms (117 species, 45 varieties, and 17 forms), and 29 were illegitimate (16 species, 8 varieties, and 5 forms). Additionally, we found 100 taxa from 20 other genera that were synonyms of *Dictyota*; the most common one was *Dilophus* J. Agardh, with 38 synonyms, followed by *Zonaria* C. Agardh (18) and *Bicrista* Kuntze (12); (see Figure 1).

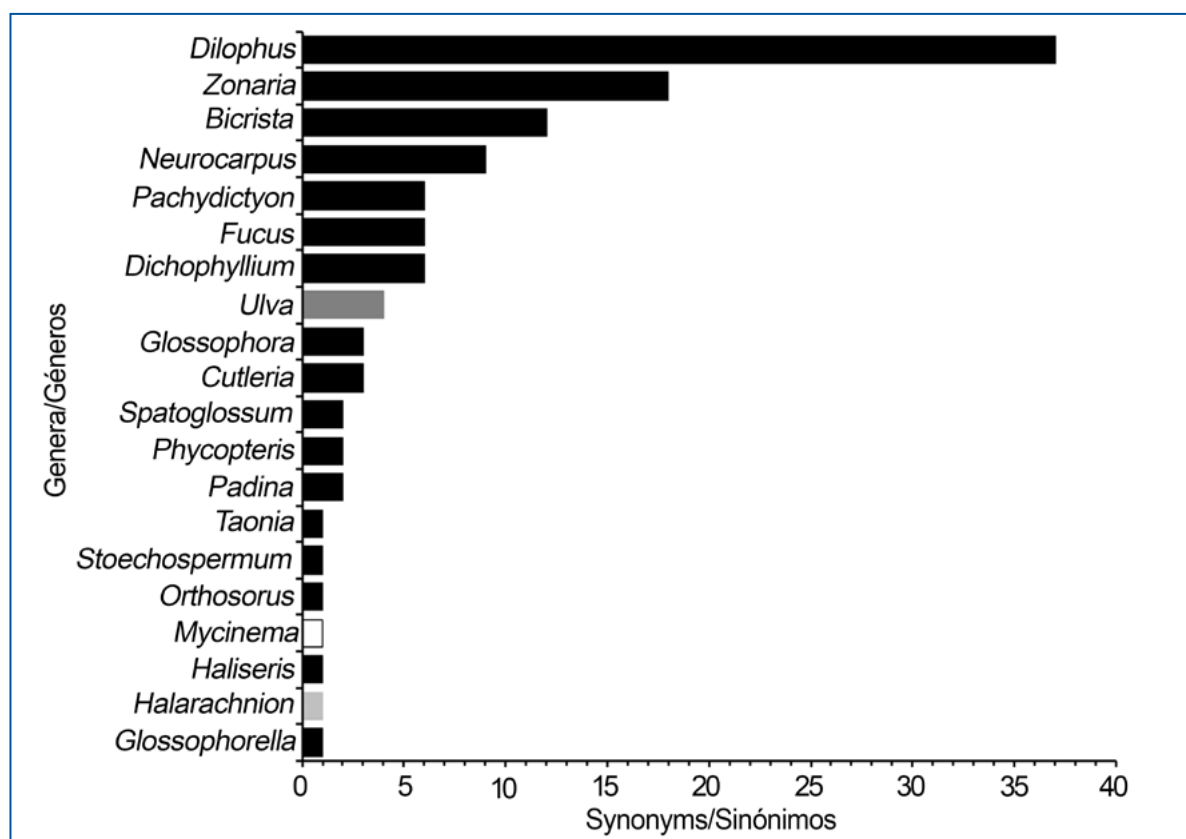


Figura 1. Número de sinónimos de otros géneros bajo nombres actuales de *Dictyota*, ordenados de mayor a menor (Phaeophyceae, negro; Chlorophyta, gris oscuro; Rhodophyta, gris claro; Fungi, blanco).

En cuanto a los 179 nombres de *Dictyota* que presentaban estados de sinonimia, 118 estaban asociados con nombres actualmente aceptados de *Dictyota*. De estos, *D. dichotoma* (Hudson) J. V. Lamouroux y *D. dichotoma* var. *intricata* (C. Agardh) Greville tenían el mayor número de sinónimos, con 23 y 20 respectivamente. Los 61 sinónimos restantes fueron categorizados en otros géneros, siendo *Canistrocarpus cervicornis* (Kützinger) De Paula y De Clerck y *C. crispatus* (J.V. Lamouroux) De Paula y De Clerck los que presentaban el mayor número de sinónimos (ambos con ocho).

La variación temporal en la tasa de descripciones por siglo indicó que en el siglo XIX se crearon 211 nombres, de los cuales solo 54 han perdurado como nombres aceptados. En el siglo XX se crearon 82 nombres, 35 de los cuales son aceptados actualmente. En los primeros 24 años del siglo XXI se crearon 25 nombres, 21 de los cuales son aceptados (Tabla 2). En cambio, respecto al total y el promedio de nombres taxonómicos registrados por vicinio en cada siglo, este estudio encontró que el tercer vicinio del siglo XIX tuvo el mayor número de nombres creados (84), mientras que el primero del siglo XX presenta el número más

Figure 1. The number of synonyms of other genera under current names of *Dictyota*, ordered from largest to smallest values (Phaeophyceae, black; Chlorophyta, dark gray; Rhodophyta, light gray; Fungi, white).

Regarding the 179 names of *Dictyota* with synonym status, 118 were categorized under accepted names of *Dictyota*; of these, *D. dichotoma* (Hudson) J.V. Lamouroux and *D. dichotoma* var. *intricata* (C. Agardh) Greville had the highest number of synonyms, with 23 and 20, respectively. The remaining 61 synonyms were categorized in other genera, where *Canistrocarpus cervicornis* (Kützinger) De Paula and De Clerck and *C. crispatus* (J.V. Lamouroux) De Paula and De Clerck had the highest number of synonyms, both with eight.

The temporal variation in description rate by century indicated that, in the 19th century, 211 names were created, of which only 54 have endured as accepted names. In the 20th century, 82 names were created, 35 of which are currently accepted. In the first 24 years of the 21st century, 25 names were created, 21 of which are accepted (Table 2). In contrast, regarding the total and average number of taxonomic names registered per vicinnium by century, this study found that the third vicinnium of the 19th century had the highest number of names created (84), while the first of the 20th century has the lowest number (6). In the case of the first vicinnium of the 21st century, 22 taxonomic names were created (Table 2).

bajo. En el primer vicenio del siglo XXI se crearon 22 nombres taxonómicos (Tabla 2).

Tabla 2. Número total/promedio anual de nombres taxonómicos registrados por siglo y vicenio. Se incluye el número de nombres por estatus taxonómico, de acuerdo con Guiry y Guiry (2024). A= Actualmente aceptado taxonómicamente; S= Sinónimos; I= Nombres ilegítimos.

Century/Siglo	Vicennium/Vicenio					Total	Status/Estatus taxonómico		
	1	2	3	4	5		A	S	I
19th/XIX	34/1.7	20/1	84/4.2**	28/1.4	45/2.3	211	54	141	16
20th/XX	6/0.3*	26/1.3	9/0.45	12/0.6	29/1.45	82	35	37	10
21st/XXI	22/1.1	3/0.15	—	—	—	25	21	1	3

*Valor mínimo; **Valor máximo

A la fecha, 318 nombres taxonómicos han sido registrados por 106 autoridades. Cinco de ellas han realizado los mayores aportes: F. T. Kützing (53 registrados y ocho aceptados), J. G. Agardh (32 registrados y 11 aceptados), J. V. Lamouroux (32 registrados y ocho aceptados), R. Schnetter (19 registrados y 10 aceptados) e I. Hörnig (18 registrados y 10 aceptados) (ver Figura 2).

Table 2. Total number/annual average of taxonomic names recorded by century and vicennium. The number of names by taxonomic status is included, following Guiry and Guiry (2024). A= Currently accepted; S= Synonyms; I= Illegitimate names.

*Minimum value; **Maximum value

To date, 318 taxonomic names have been recorded by 106 authorities. Five authorities have made the largest contributions: F. T. Kützing (53 registered and 8 accepted), J. G. Agardh (32 registered and 11 accepted), J.V. Lamouroux (32 registered and 8 accepted), R. Schnetter (19 registered and 10 accepted), and I. Hörnig (18 registered and 10 accepted) (see Figure 2).

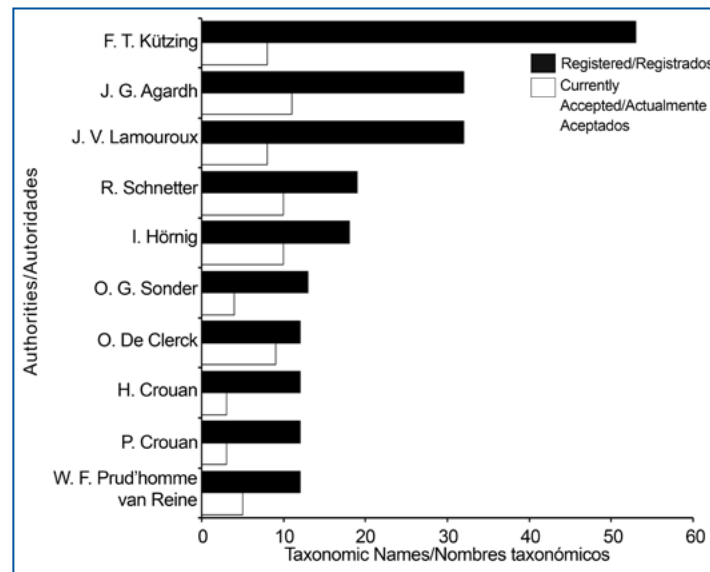


Figura 2. Número de nombres registrados y aceptados por autoridades dentro del género *Dictyota*. Ordenados de mayor a menor número de nombres registrados.

Se compiló un total de 514 publicaciones. Sin embargo, después de aplicar los criterios de exclusión, solo quedaron 206 (ver material suplementario 2). La mayoría de ellos abordaban la taxonomía alfa (88), seguida de la beta (74) y la gama (44). Geográficamente, la región con el mayor número de publicaciones fue Europa (61), seguida de Asia (38) y Oceanía (36). Respecto

Figure 2. Number of registered and currently accepted names by authorities within the genus *Dictyota*, ordered from least to greatest number of registered names.

A total of 514 publications were compiled; however, after applying the exclusion criteria, only 206 remained (see supplemental material 2). Most of them addressed alpha taxonomy (88), followed by beta taxonomy (74) and gamma taxonomy (44). Geographically, the region with the highest number of publications was Europe (61), followed by Asia (38) and Oceania (36). Regarding the type

al tipo de publicaciones taxonómicas, para las taxonomías alfa y gamma, Europa presentó el mayor número de publicaciones. Entretanto, Asia registró el mayor número (18) para la taxonomía beta (Figura 3).

of taxonomic work, for both alpha and gamma taxonomy, Europe had the highest number of publications, while for beta taxonomy, Asia (18) had the highest number of publications (Figure 3).

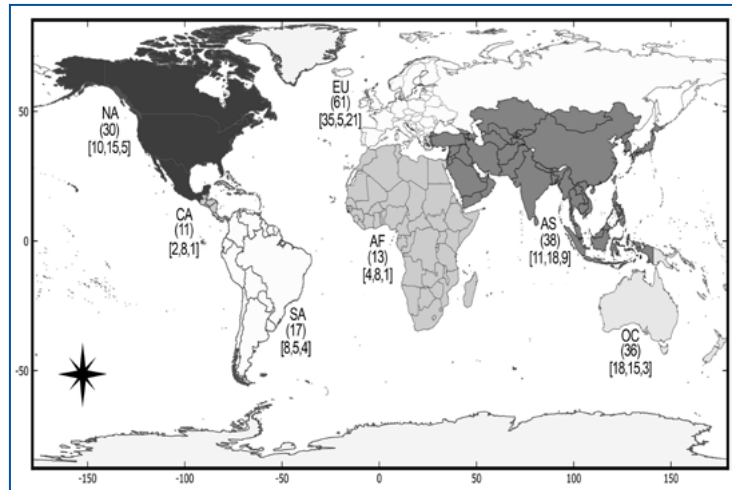


Figura 3. Número de publicaciones por tipo de trabajo taxonómico [alfa, beta, gama] para cada región (paréntesis). Regiones geográficas en escala de grises: África (AF), Asia (AS), Centroamérica (CA), Europa (EU), Norteamérica (NA), Oceanía (OC) y Sudamérica (SA). Realizado en QGIS 3.22.2-Lima utilizando world_map.gpkg, EPSG:4326 - WGS 84.

Figure 3. Number of publications by type of taxonomic work [alpha, beta, gamma] by region (parenthesis). Geographic regions in grayscale: Africa (AF), Asia (AS), Central America (CA), Europe (EU), North America (NA), Oceania (OC), and South America (SA). Prepared in QGIS 3.22.2-Lima using world_map.gpkg, EPSG:4326 - WGS 84. .

El análisis temporal por siglo y vicenios (Figura 4) demostró que las publicaciones de taxonomía alfa se concentran en los siglos XIX y XX (53 y 35 respectivamente). La taxonomía beta surgió en el siglo XX (37 publicaciones) y continúa hasta el día de hoy, con 42 artículos publicados en el primer vicenio del siglo XXI. La taxonomía gamma empezó en el vicenio final del siglo XX (3) y aumentó en el siglo XXI con 41 publicaciones.

Temporal analysis by century and vicennial (Figure 4) demonstrated that alpha taxonomy publications were concentrated in the 19th and 20th centuries (53 and 35, respectively). Beta taxonomy emerged in the 20th century (37 publications) and continues until today, with 42 papers published in the first vicennial of the 21st century. Gamma taxonomy began in the final vicennial of the 20th century (3) and increased in the 21st century with 41 publications.

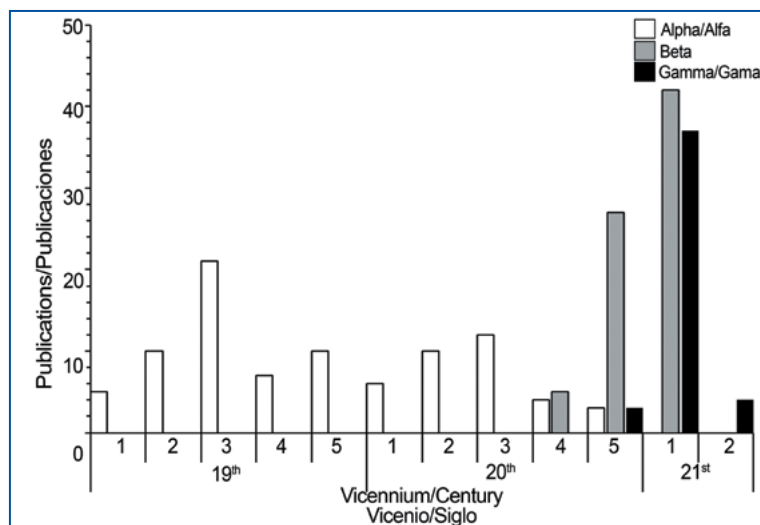


Figura 4. Número de publicaciones sobre el género *Dictyota* por tipo de taxonomía (alfa, beta, gama) y por vicenio-siglo.

Figure 4. Number of publications on the genus *Dictyota* by type of taxonomy addressed (alpha, beta, gamma) and vicennial-century.

En cuanto a la taxonomía beta, 22 publicaciones eran revisiones taxonómicas o monografías, y 52 eran estudios florísticos. Entre los estudios florísticos, los taxones con el mayor número de registros fueron *Dictyota friabilis* Setchell (24), *D. dichotoma* (23), *D. ciliolata* Sonder ex Kützing (21), *D. bartayresiana* J. V. Lamouroux (18), *D. adnata* Zanardini, *D. ceylanica* Kützing y *D. humifusa* Hörnig, Schnetter & Coopejans (cada uno con 13).

De las 44 publicaciones de taxonomía gama, 41 utilizaron 27 marcadores moleculares para la delimitación de especies, y las tres restantes utilizaron componentes bioquímicos. Los estudios con marcadores moleculares se categorizaron por origen: nuclear (9), plastídico (7) y mitocondrial (11). Un análisis de frecuencia indicó que los marcadores plastídicos fueron los más utilizados (33 publicaciones), mientras que los marcadores nucleares fueron los menos frecuentes (13 publicaciones). Entre los marcadores específicos, LSU rDNA fue el marcador nuclear más común, y *rbcl* y *cox1* fueron los marcadores plastídico y nuclear más frecuentes (Tabla 3).

Tabla 3. Marcadores moleculares (mitocondriales, nucleares, y plastídicos) más frecuentemente usados en las publicaciones de taxonomía gama del género *Dictyota*.

Regarding beta taxonomy, 22 publications were taxonomic reviews or monographs, while 52 were floristic studies. Within the floristic studies, the taxa with the highest number of records were *Dictyota friabilis* Setchell (24), *D. dichotoma* (23), *D. ciliolata* Sonder ex Kützing (21), *D. bartayresiana* J. V. Lamouroux (18), *D. adnata* Zanardini, *D. ceylanica* Kützing, and *D. humifusa* Hörnig, Schnetter & Coopejans (each with 13).

Of the 44 gamma taxonomy publications, 41 utilized 27 molecular markers for species delimitation, while the remaining three used biochemical components. The studies with molecular markers were categorized by origin: Nuclear (9), plastid (7), and mitochondrial (11). A frequency analysis indicated that plastid markers were most frequently used (33 publications), while nuclear markers were least frequent (13 publication). Among specific markers, LSU rDNA was the most common nuclear marker, while *rbcl* and *cox1* were the most frequent plastid and mitochondrial markers, respectively (Table 3).

Table 3. The molecular markers (mitochondrial, nuclear, and plastid) most often used in publications on the gamma taxonomy of the genus *Dictyota*.

Type/Tipo	Molecular Markers/ Marcadores Moleculares	Frequency of use/ Frecuencia de uso
Mitochondrial/ Mitocondrial	<i>cox1</i>	16*
	<i>cox3</i>	10
	<i>nad1</i>	8
Nuclear/Nuclear	LSU rDNA	6
	18S rDNA	2
	26S rDNA	2
Plastids/ Plástidos	<i>rbcl</i>	24*
	<i>psbA</i>	21*
	<i>psaA</i>	9

*Marcadores con las frecuencias más altas. *Markers with the highest frequencies.

DISCUSIÓN

Según se determinó en este estudio, el estado del arte sobre *Dictyota* cubre una escala temporal de más de 200 años y, espacialmente, cubre casi todas las regiones tropicales y subtropicales donde se registra este taxón. Reflejando la

DISCUSSION

As determined in this study, the state-of-the-art relating to *Dictyota* covers a temporal scale of over 200 years, while, spatially, it covers almost all tropical and subtropical regions where this taxon occurs. Reflecting the evolution of the knowledge of the

evolución del conocimiento del género, la tendencia actual de los estudios está encaminada hacia la taxonomía gama (Figura 4), aunque aún quedan preguntas por responder y áreas sin abordar, como se describe en otras revisiones sobre macroalgas (e.g., Mattio y Payri, 2011; Yang *et al.*, 2017).

Los desafíos relacionados con la interpretación de las variaciones morfológicas del género *Dictyota* se hacen evidentes en el alto porcentaje de nombres sinonimizados [(57 %) (Figura 1, Tabla 1)]. En los estudios sobre algas, alrededor del 50 % de los nombres taxonómicos son sinónimos, lo que refleja cambios taxonómicos y nomenclaturales dinámicos (De Clerck *et al.*, 2013), como se observa en *Dictyota*. Estos cambios se relacionan con las etapas tempranas de clasificación dentro del sistema de Linneo, que reconocía tres géneros de algas definidos por su forma: *Conferva* Linnaeus (talos filamentosos), *Fucus* (talos cartilagosos) y *Ulva* (talos membranosos). En este sentido, criterios como el color del talo y las características reproductivas y anatómicas fueron incorporados para definir nuevos géneros, incluyendo *Zonaria* (Agardh, 1817), *Dilophus*, *Glossophora*, *Pachydictyon* (Agardh, 1882, 1894), *Bicrista* (Kuntze, 1898), y *Glossophorella* (Nizamuddin y Campbell, 1995). Ahora, estos géneros son reconocidos dentro de *Dictyota*, *Canistrocarpus* y *Rugulopterix* (De Clerck *et al.*, 2006). Más allá de los límites del género, la delimitación de especies continúa siendo difícil debido a la falta de revisiones taxonómicas integrales. Según comentó Dayrat (2005), los taxonomistas pueden pasar por alto los nombres de especies existentes cuando proponen nuevos, lo que contribuye a una sobreabundancia de sinónimos o nombres dudosos. Aún con análisis de ADN, este problema sigue siendo un desafío sin resolver, principalmente por la necesidad de datos adicionales.

Nuestro análisis reveló que el 36 % de las especies de *Dictyota* eran sinónimos de *D. dichotoma* y *D. dichotoma* var. *intricata*. Este hallazgo se alinea con las observaciones de Ni-Ni-Win *et al.* (2024), quienes afirmaron que, debido a la falta de características morfológicas distintivas, los especímenes de *Dictyota* suelen ser identificados como *dichotoma* en estudios que no se centran en la taxonomía y que con frecuencia no realizan un examen minucioso. Por otro lado, De Clerck (2003) resaltó que la extensiva variabilidad morfológica dentro del complejo *D. dichotoma* ha resultado en descripciones de varias especies y combinaciones nuevas, muchas de ellas basadas en diferencias morfológicas menores o formas de crecimiento aberrantes. Por

genus, the current trend in taxonomic studies is towards gamma taxonomy (Figure 4), although questions remain unanswered and areas unaddressed, as described in other reviews about macroalgae (e.g., Mattio and Payri, 2011; Yang *et al.*, 2017).

The challenges relating to interpreting the morphological variations in the genus *Dictyota* are evident in the high percentage of synonymized names [57% (Figure 1, Table 1)]. In algal studies, about 50% of the taxonomic names are synonyms, reflecting dynamic taxonomic and nomenclatural changes (De Clerck *et al.*, 2013), as seen in *Dictyota*. These shifts are related to early stages of classification within the Linnean system, which recognized three genera of algae defined by their form: *Conferva* Linnaeus (filament thalli), *Fucus* (cartilaginous thalli), and *Ulva* (membranous thalli). Subsequently, criteria such as thallus color, reproductive and anatomical characteristics were incorporated to define new genera, including *Zonaria* (Agardh, 1817), *Dilophus*, *Glossophora*, *Pachydictyon* (Agardh, 1882, 1894), *Bicrista* (Kuntze, 1898), and *Glossophorella* (Nizamuddin and Campbell, 1995). These genera are now recognized within *Dictyota*, *Canistrocarpus*, and *Rugulopterix* (De Clerck *et al.*, 2006). Beyond genus boundaries, species delimitation remains difficult due to a lack of comprehensive taxonomic revisions. As Dayrat (2005) has noted, taxonomists may inadvertently overlook existing species names when proposing new ones, contributing to an overabundance of synonyms or dubious names. Even with DNA analyses, this problem persists as an unresolved challenge, mainly because further data are still needed.

Our analysis revealed that 36% of *Dictyota* species names were synonyms of *D. dichotoma* and *D. dichotoma* var. *intricata*. This finding aligns with observations by Ni-Ni-Win *et al.* (2024), who noted that *Dictyota* specimens, due to a lack of distinctive morphological features, are frequently identified as “*dichotoma*” in studies not focused on taxonomy, often without thorough examination. Conversely, De Clerck (2003) highlighted that the extensive morphological variability within the *D. dichotoma* complex has resulted in the description of several new species and combinations, many based on minor morphological differences or aberrant growth forms; for example, the variety “*intricata*” mentioned by Tronholm *et al.* (2010b) is likely a slender growth form of *D. dichotoma*. Consequently, such subtle variations can lead to species misidentification and the unjustified description of new taxa.

We observed an erratic pattern in the temporal variation of the

ejemplo, la variedad (*intricata*) mencionada por Tronholm *et al.* (2010b) bien podría ser una forma delgada de crecimiento de *D. dichotoma*. En consecuencia, variaciones tan sutiles pueden llevar a una mala identificación de especies y a la descripción injustificada de nuevos taxones.

Observamos un patrón errático en la variación temporal de la tasa de descripciones de especies de *Dictyota* (Tabla 2). El mayor número de descripciones se registró en el siglo XIX, coincidiendo con las expediciones más grandes, como es el caso de Lamouroux (1809a, 1809b), Greville (1830), Agardh (1841) y Kützinger (1849). Entretanto, el número disminuyó en el siglo XX (Tabla 2), lo que puede estar vinculado a eventos globales como las Guerras Mundiales (durante el primer y tercer vicinio), las cuales afectaron el progreso científico en muchos campos (South y Whittick, 1996; De Clerck *et al.*, 2013). No obstante, a finales del siglo XX y principios del XXI se dio un resurgir de las tasas de descripción, probablemente impulsado por los avances tecnológicos y la adopción de nuevas técnicas, en particular los análisis moleculares (e.g., De Clerck *et al.*, 2006; Tronholm *et al.*, 2010b; Lozano-Orozco *et al.*, 2015).

Además, los códigos nomenclaturales vigentes, como el Código Internacional de Nomenclatura de algas, hongos y plantas, fueron fortalecidos para estabilizar los nombres taxonómicos, previniendo la confusión y garantizando la permanencia de los nombres publicados de manera válida y taxonómicamente aceptados (Dayrat, 2005; Pedroche, 2018; Turland *et al.*, 2018). Por otro lado, los nombres inválidos —como *Dictyota harveyana* Sonder nom. nud.— carecen de descripciones (Art. 38 del Código de nomenclatura), y no hay especímenes depositados en el herbario Sonder (Art. 38 del Código de nomenclatura) (De Clerck, 2003). Además, algunos nombres continúan sin resolver, como es el caso de *Dictyota flabellulata* M.S. Foster & Schiel, listado como nombre preliminar en AlgaeBase (Guiry y Guiry, 2024). Foster y Schiel (1985; p. 29, 30) no describieron una nueva especie; simplemente notaron su presencia en una comunidad de bosque de algas. Esto hace de *D. flabellulata* un nom. nud. según el código o un error de citación, como lo sugiere Silva en el *Index nominum algarum*. Es lógico asumir que los autores querían referirse a *D. flabellata*, una especie común de California. Por tanto, *D. flabellulata* debe considerarse como un error tipográfico.

Contados científicos han hecho contribuciones profundas a la taxonomía de *Dictyota*. De las cinco autoridades con el mayor

Dictyota species descriptions rate (Table 2). The highest number of descriptions occurred in the 19th century, coinciding with the greater expeditions, such as those of Lamouroux (1809a, 1809b), Greville (1830), Agardh (1841), and Kützinger (1849). Meanwhile, the number declined in 20th century (Table 2), potentially linked to global events such as World Wars (over the first and third vicennium), which affected scientific progress in many fields (South and Whittick, 1996; De Clerck *et al.*, 2013). However, the late 20th century and early 21st century saw a resurgence in description rates, likely driven by technological advancements and the adoption of new techniques, particularly molecular analyses (e.g. De Clerck *et al.*, 2006; Tronholm *et al.*, 2010b; Lozano-Orozco *et al.*, 2015).

Additionally, currently used nomenclatural codes, such as the *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*, were strengthened to stabilize taxonomic names, preventing confusion and ensuring permanence for validly published and taxonomically accepted names (Dayrat, 2005; Pedroche, 2018; Turland *et al.*, 2018). Conversely, invalid names—such as *Dictyota harveyana* Sonder nom. nud.— lack description (Art. 38 of the *Nomenclature Code*) and there are not specimens deposited in the Herbarium Sonder (Art. 38 Nomenclature Code) (De Clerck, 2003). Furthermore, some names remain unresolved, as is the case for *Dictyota flabellulata* M.S. Foster & Schiel, listed as a preliminary name in AlgaeBase (Guiry and Guiry, 2024). Foster and Schiel (1985; p. 29, 30) did not describe a new species but merely noted its presence in a kelp community. This renders *D. flabellulata* a nom. nud. according to the code or a citation error, as suggested by Silva in the *Index Nominum Algarum*. It is logical to assume that the authors intended to refer to *D. flabellata*, a common species of California. Hence *D. flabellulata* should be considered a typographical error.

Profound contributions to the taxonomy of *Dictyota* have been made by a select few scientists. Of the five authorities with the most species names, three date from the 19th century (F. T. Kützinger, J. G. Agardh and J.V. Lamouroux), while the remaining two date from the late 20th century (R. Schnetter and I. Hörnig). This aligns with the observation of De Clerck *et al.* (2013) that a few highly productive individuals drive significant taxonomic output. In *Dictyota*, these three 19th-century authorities described a total of 117 names, with F. T. Kützinger and J. G. Agardh being recognized among major algal taxonomists (South and Whittick, 1996; De Clerck *et al.*, 2013).

número de nombres de especies, tres datan del siglo XIX (F. T. Kützing, J. G. Agardh y J. V. Lamouroux), mientras que los dos restantes datan de finales del siglo XX (R. Schnetter e I. Hörnig). Esto se alinea con la observación de [De Clerck et al. \(2013\)](#): unos pocos individuos altamente productivos suministran un insumo taxonómico significativo. En *Dictyota*, estas tres autoridades del siglo XIX describieron un total de 117 nombres, siendo F. T. Kützing y J. G. Agardh reconocidos entre los más grandes taxonomistas de algas ([South y Whittick, 1996](#); [De Clerck et al., 2013](#)).

El análisis aquí presentado de los estudios taxonómicos sobre *Dictyota* revelaron dos tendencias claras ([Figura 4](#)). En primer lugar, hubo un declive en los estudios de taxonomía alfa, llegando a cero en el siglo XX. En segundo lugar, los estudios de taxonomía beta y gama aumentaron, impulsados por la adopción de una diversidad de métodos analíticos. La taxonomía —la ciencia de caracterizar, clasificar y nombrar taxones ([Schlick-Steiner et al., 2010](#))— es esencial para la investigación en biodiversidad, y sirve como base para la biogeografía, la ecología y los estudios evolutivos ([Noriega et al., 2015](#)). Las especies, en virtud de unidades básicas en estos campos, requieren una denominación adecuada para vincular los organismos al conocimiento existente ([Schlick-Steiner et al., 2010](#)). En este estudio se evalúa la taxonomía alfa, beta y gama para rastrear la evolución del entendimiento taxonómico de *Dictyota*. Siguiendo a [Schlick-Steiner et al. \(2010\)](#) y [Noriega et al. \(2015\)](#), las reconocemos como aproximaciones metodológicas y conceptuales de complejidad creciente, donde la taxonomía beta y gama construyen sobre —y no reemplazan— la taxonomía alfa. Los estudios taxonómicos modernos integran técnicas morfológicas, ecológicas y moleculares para abordar preguntas complejas. Entre los ejemplos están los estudios de [Leliaert y Coppejans \(2007; Siphonocladales, Chlorophyta\)](#), [Selivanova et al. \(2007; Laminariales, Phaeophyceae\)](#) y [Koh y Kim \(2018; Herposiphonia Nägeli, Rhodophyta\)](#), todos los cuales incorporan la taxonomía alfa ([Schlick-Steiner et al., 2010](#)). Sin embargo, según advierte [Giribet \(2015\)](#), si bien los códigos de barras de ADN han impulsado significativamente la investigación en muchos taxones, estos tienen ciertas limitaciones. Por lo tanto, sigue siendo crucial mantener la integración de información morfológica y molecular a nivel de organismo.

Las publicaciones de taxonomía beta representaron el 59 %

Our analysis of *Dictyota* taxonomic studies revealed two distinct trends ([Figure 4](#)): first, there was a decline in alpha taxonomy studies, reaching none in the 21st century; The second, beta and gamma taxonomy studies increased, driven by the adoption of diverse analytical methods. Taxonomy—the science of characterizing, classifying and naming taxa ([Schlick-Steiner et al., 2010](#))—is fundamental to biodiversity research, serving as the basis for biogeography, ecology, and evolutionary studies ([Noriega et al., 2015](#)). Species, as the basic units of these fields, require accurate naming to link organisms to existing knowledge ([Schlick-Steiner et al. 2010](#)). In this study, we assessed alpha, beta, and gamma taxonomy to trace the evolution of taxonomic understanding in *Dictyota*. Following [Schlick-Steiner et al. \(2010\)](#) and [Noriega et al. \(2015\)](#), we recognize these as methodological and conceptual approaches of increasing complexity, where beta and gamma taxonomy build upon, rather than replace, alpha taxonomy. Modern taxonomic studies integrate morphological, ecological, and molecular techniques to address complex questions. Examples include the studies of [Leliaert and Coppejans \(2007; Siphonocladales, Chlorophyta\)](#), [Selivanova et al. \(2007; Laminariales, Phaeophyceae\)](#), and [Koh and Kim \(2018; Herposiphonia Nägeli, Rhodophyta\)](#), all of which incorporate alpha taxonomy ([Schlick-Steiner et al., 2010](#)). However, as [Giribet \(2015\)](#) cautions while DNA barcoding has significantly advanced research across many taxa, it has certain limitations. Therefore, maintaining the integration of morphological and molecular information at the organismal level remains crucial.

Beta taxonomy publications represented 59% of our total compiled literature, reflecting a synthesis phase characterized by extensive monographic revisions and floristic studies. These studies often include descriptions of new species and analyses of evolutionary relationships ([Mayr, 2000](#); [Llorente, 2011](#); [Noriega et al., 2015](#)). Within this category, we identified 22 taxonomic revisions focused on specific regions, such as Bangladesh, the Indian Ocean, the Mediterranean Sea, and Venezuela ([Hörnig and Schnetter, 1988](#); [De Clerck, 2003](#); [Solé and Foldvik, 2003](#); [Islam et al., 2020](#)), as well as 52 floristic studies (70% of the total for beta taxonomy) from diverse geographic regions, including the Philippines, Sultanate of Oman, and the Gulf of California ([Silva et al., 1987](#); [Wynne and Jupp, 1998](#); [Norris, 2010](#)) ([Figure 3](#)). Our finding suggests that comprehensive reviews and monographic approaches, exemplified by those of [De Clerck \(2003\)](#) and [Theophilus et al. \(2020\)](#), are still needed in regions

de nuestro total de literatura compilada, reflejando una fase de síntesis caracterizada por revisiones monográficas y estudios florísticos extensivos. Estos estudios suelen incluir descripciones de nuevas especies y análisis de relaciones evolutivas (Mayr, 2000; Llorente, 2011; Noriega *et al.*, 2015). Dentro de esta categoría, se identificaron 22 revisiones taxonómicas centradas en regiones específicas como Bangladesh, el océano Índico, el mar Mediterráneo y Venezuela (Hörnig y Schnetter, 1988; De Clerck, 2003; Solé y Foldats, 2003; Islam *et al.*, 2020), así como 52 estudios florísticos (70 % del total para la taxonomía beta) de una diversidad de regiones geográficas, incluyendo las Filipinas, el Sultanato de Omán y el Golfo de California (Silva *et al.*, 1987; Wynne y Jupp, 1998; Norris, 2010) (Figura 3). Esos hallazgos sugieren que, en regiones como África y Centro y Sudamérica, aún se necesitan revisiones integrales y enfoques monográficos, ejemplificados por De Clerck (2003) y Theophilus *et al.* (2020), a fin de mejorar la comprensión de *Dictyota* (Figura 3).

Se evidenció una tendencia positiva en las publicaciones de taxonomía gamma al principio del siglo XXI (Figura 4). Este aumento puede atribuirse a avances en biología molecular, los cuales han facilitado el uso de métodos moleculares y la interpretación de sus resultados para organismos terrestres y acuáticos en aspectos sistemáticos, biogeográficos y evolutivos (Díaz-Larrea *et al.*, 2016). Tautz *et al.* (2003) resaltaron un desafío clave en la taxonomía basada en secuencias de ADN: proporcionar secuencias para especies con nombres lineanos (binomiales) —un desafío aún vigente en *Dictyota*. Esto es crucial para establecer una línea de base en el conocimiento de la diversidad, particularmente en grupos como las algas, donde prevalecen la diversidad críptica, la simplicidad morfológica, la plasticidad fenotípica y la convergencia evolutiva (Saunders, 2005; Bringloe y Saunders, 2019).

En *Dictyota*, 51 % de los estudios de taxonomía gama se centraron en la descripción de nuevas especies, particularmente en el siglo XXI (*e.g.*, Lozano-Orozco *et al.*, 2015; Nelson *et al.*, 2019; Ni-Ni-Win *et al.*, 2024). Esto se alinea con la observación de Leliaert *et al.* (2014), quienes encontraron que al menos 50 % de los artículos sobre algas publicados entre 2012 y 2013 abordaban la delimitación de especies o la descripción de especies nuevas. Además, la taxonomía gama ha mejorando la comprensión de la sistemática a lo largo de varios niveles taxonómicos —por ejemplo, en niveles superiores (*e.g.*, Draisma *et al.*, 2001; Bittner

such Africa and Central and South America, in order to enhance our understanding of *Dictyota* (Figure 3).

A positive trend in gamma taxonomy publications was evident at the beginning of the 21st century (Figure 4). This increase is attributable to advancements in molecular biology, which have facilitated the use of molecular methods and the interpretations of their results in systematic, biogeographical, and evolutionary aspects of both terrestrial and aquatic organisms (Díaz-Larrea *et al.*, 2016). Tautz *et al.* (2003) highlighted a key challenge in DNA sequence-based taxonomy: providing sequences for species with Linnean (binomial) names —a challenge that persists for *Dictyota*. This is crucial for establishing a baseline of diversity knowledge, particularly in groups such as algae, where cryptic diversity, morphological simplicity, phenotypic plasticity, and evolutionary convergence are prevalent (Saunders, 2005; Bringloe and Saunders, 2019).

In *Dictyota*, 51% of gamma taxonomy studies focused on describing new species, particularly in the 21st century (*e.g.*, Lozano-Orozco *et al.*, 2015; Nelson *et al.*, 2019; Ni-Ni-Win *et al.*, 2024). This aligns with the observation of Leliaert *et al.* (2014), who found that at least 50% of algal papers published between 2012 and 2013 addressed the delimitation of species or description of new species. Furthermore, gamma taxonomy has enhanced our understanding of systematics across various taxonomic levels—for example, at higher levels (*e.g.*, Draisma *et al.*, 2001; Bittner *et al.*, 2008; Silberfield *et al.*, 2011, 2014), the generic level (*e.g.*, Lee and Bae, 2002; De Clerck *et al.*, 2006), and the species level—mainly for the purposes of delimitation (*e.g.*, De Paula *et al.*, 2007; Sadeghi *et al.*, 2019; Delva *et al.*, 2023), detecting cryptic species (*e.g.*, Tronholm *et al.* 2010a; Sun *et al.*, 2012; Vieira *et al.*, 2014), or assessing phylogeographic aspects (*e.g.*, Sissini *et al.*, 2017; Machín-Sánchez *et al.*, 2018). Notably, it has facilitated the recognition of new species within groups where subtle morphological variations such as color, iridescence, proliferations, or reproductive features have been attributed to environmental or distributional factors (*e.g.*, De Clerck *et al.*, 2006; Fernández-García, 2012; Tronholm *et al.*, 2012). However, taxonomic problems persist, and species misinterpretations still occur. For example, Tronholm *et al.* (2012) found significant discrepancies between traditional and DNA-based species concepts for *D. ciliolata* and *D. crenulata*, which were attributed to the morphological complexity of the latter.

et al., 2008; Silberfield *et al.*, 2011, 2014), a nivel genérico (e.g., Lee y Bae, 2002; De Clerck *et al.*, 2006) y a nivel de especie—, principalmente para efectos de delimitación (e.g., De Paula *et al.*, 2007; Sadeghi *et al.*, 2019; Delva *et al.*, 2023), detección de especies crípticas (e.g., Tronholm *et al.*, 2010a; Sun *et al.*, 2012; Vieira *et al.*, 2014) o evaluación de aspectos filogeográficos (e.g., Sissini *et al.*, 2017; Machín-Sánchez *et al.*, 2018). Notablemente, esto ha facilitado el reconocimiento de nuevas especies al interior de los grupos donde variaciones morfológicas sutiles como el color, la iridiscencia, las proliferaciones o las características reproductivas han sido atribuidas a factores ambientales o de distribución (e.g., De Clerck *et al.*, 2006; Fernández-García, 2012; Tronholm *et al.*, 2012). Sin embargo, los problemas taxonómicos persisten, y aún se presentan malinterpretaciones de especies. Por ejemplo, Tronholm *et al.* (2012) encontraron discrepancias significativas entre los conceptos de especie tradicionales y basados en ADN para *D. ciliolata* y *D. crenulata*, las cuales atribuyeron a la complejidad morfológica de esta última.

Entre los marcadores moleculares, los plastídicos fueron inicialmente empleados en estudios de delimitación de especies (Lee y King, 1996), seguidos por los marcadores nucleares (Tautz *et al.*, 2003), que fueron utilizados por última vez en 2012 (Tronholm *et al.*, 2012). Los marcadores *rbcl*, *psbA* y *cox1* (Tabla 4) fueron empleados con más frecuencia en estudios moleculares centrados en *Dictyota*, lo cual es consistente con los hallazgos de Leliaert *et al.* (2014) y Bogaert *et al.* (2020), quienes los identificaron como marcadores de uso común en la delimitación de especies de algas pardas, particularmente en *Dictyota*. En contraste, los estudios sobre *Sargassum* y *Caulerpa* han identificado diferentes marcadores dominantes, como ITS-2, Rubisco parcial, *cox3* y 23S en *Sargassum* y *TufA* en *Caulerpa* (Mattio y Payri, 2011; Zubia *et al.*, 2019). Leliaert *et al.* (2014) anotaron que la delimitación de especies en muchos grupos de algas, especialmente de macroalgas, ha recurrido a marcadores plastídicos y mitocondriales. Esto puede deberse a aspectos técnicos que simplifican la amplificación y la secuenciación de loci organelares. Además, Palumbi *et al.* (2001) sugirieron que una coalescencia más rápida con linajes de especies en genes organelares, en comparación con los nucleares, produce discontinuidades entre la divergencia interespecífica y la variación intraespecífica. Adicionalmente, se ha demostrado que los genes mitocondriales o de cloroplasto se segregan antes durante la especiación que la mayoría de los genes nucleares, revelando

Among molecular markers, plastid markers were initially employed in species delimitation studies (Lee and King, 1996), followed by nuclear markers (Tautz *et al.*, 2003), which were last used in 2012 (Tronholm *et al.*, 2012). The *rbcl*, *psbA*, and *cox1* markers (Table 4) were most frequently used in molecular studies focused on *Dictyota*, consistent with the findings of Leliaert *et al.* (2014) and Bogaert *et al.* (2020), who identified them as commonly used markers for species delimitation in brown algae, particularly in *Dictyota*. In contrast, studies on *Sargassum* and *Caulerpa* have identified different dominant markers, such as ITS-2, partial Rubisco, *cox3*, and 23S in *Sargassum* and *TufA* in *Caulerpa* (Mattio and Payri, 2011; Zubia *et al.*, 2019). Leliaert *et al.* (2014) noted that species delimitation in many algal groups, specially macroalgae, has relied on plastid and mitochondrial markers. This is likely due to technical aspects that simplify the amplification and sequencing of organellar loci. Furthermore, Palumbi *et al.* (2001) suggested that faster coalescence within species lineages in organelle genes, compared to nuclear, produces clearer discontinuities between interspecific divergence and intraspecific variation. Additionally, mitochondrial or chloroplast genes have been shown to segregate earlier during speciation than most nuclear genes, thus revealing earlier stages of speciation.

CONCLUSION

The analysis of nomenclature and taxonomic studies relating to *Dictyota* demonstrated a clear progression in our understanding of the genus. This evolution has led to an integrative approach, fostering more accurate species delimitation and a more refined understanding of the diversity of *Dictyota*. While taxonomic investigation of this genus spans centuries, further efforts towards integrative taxonomy are crucial. Enhanced morphological and anatomical descriptions, coupled with multiple locus analysis or genomic support, are essential for resolving taxonomic ambiguities and clarifying the boundaries defining poorly understood species. These studies are expected to contribute to a more comprehensive understanding of *Dictyota*, enabling the detection of biodiversity loss or the introduction of alien species. Therefore, an integrative taxonomic framework can serve as a support for broader research in terms of phylogeography, ecology, and conservation biology.

ACKNOWLEDGMENTS

KLC express their thanks at the project CB 287189 "Taxonomía

así etapas más tempranas de especiación.

CONCLUSIÓN

El análisis de estudios de nomenclatura y taxonómicos relacionados con *Dictyota* demostró un claro progreso en nuestra comprensión del género. Esta evolución ha llevado a un enfoque integrativo, fomentando una delimitación de especies más precisa y un entendimiento más refinado de la diversidad de *Dictyota*. Si bien la investigación taxonómica de este género abarca siglos, se hacen cruciales los esfuerzos adicionales hacia la taxonomía integrativa. Las descripciones morfológicas y anatómicas mejoradas, en combinación con múltiples análisis de *loci* o apoyo genómico, son esenciales para resolver ambigüedades taxonómicas y aclarar los límites que definen a las especies poco entendidas. Se espera que estos estudios contribuyan a una comprensión más completa de *Dictyota*, permitiendo detectar la pérdida de biodiversidad o la introducción de especies invasoras. Por tanto, un marco taxonómico integrativo puede servir como apoyo para una investigación más amplia en términos de filogeografía, ecología y biología de la conservación.

AGRADECIMIENTOS

KLC expresa su gratitud al proyecto CB 287189, “Taxonomía molecular del género *Pyropia* (Bangiales: Rhodophyta) del Pacífico noroccidental mexicano: especies, distribución y filogenia”, financiado por el CONACyT. También agradecemos a los editores de idioma inglés y a los revisores por sus comentarios y sugerencias.

molecular del género *Pyropia* (Bangiales: Rhodophyta) del Pacífico noroccidental mexicano: especies, distribución y filogenia” funded by CONACyT. We also thanks to English language editors and reviewers for their comments and suggestions.

BIBLIOGRAFÍA/LITERATURE CITED

- Agardh, C.A. (1817). *Caroli A. Agardh Synopsis algarum Scandinaviae: adjecta dispositione universali algarum*. Lund, Sweden: Ex Officina Berlingiana. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.45465>.
- Agardh, J.G. (1841). In *historiam algarum symbolae*. *Linnaea*, 15(1-50), pp.443–457.
- Agardh, J.G. (1848). *Species, genera et ordines algarum: seu descriptiones succinctae specierum, generum et rodinum, quibus algarum regnum constituitur / auctore Jacobo Georgio Agardh*. Biodiversity Heritage Library (Smithsonian Institution). Smithsonian Institution. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.1576>.
- Agardh, J.G. (1872). *Till algerne systematik; nya bidrag*. Biodiversity Heritage Library (Smithsonian Institution). <https://doi.org/10.5962/bhl.title.64414>.
- Beach, K., Walters, L., Borgeas, H., Smith, C., Coyer, J. and Vroom, P. (2003). The impact of *Dictyota* spp. on *Halimeda* populations of Conch Reef, Florida Keys. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 297(2), pp.141–159. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.07.003>.
- Bittner, L., Payri, C., Coouloux, A., Cruaud, C., Dereviere, B. and Rousseau, F. (2008). Molecular phylogeny of the Dictyotales and their position within the Phaeophyceae, based on nuclear, plastid and mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(1), pp.211–226. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.06.018>.
- Bogaert, K.A., Delva, S. and De Clerck, O. (2020). Concise review of the genus *Dictyota* J.V. Lamouroux. *Journal of Applied Phycology*, 32(3), pp.1521–1543. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02121-4>.
- Borenstein, I.A., Hedges, L.V., Higgins, J.P. and Rothstein, H.R. (2009). *Introduction to meta-analysis*. United Kingdom: Wiley, p.544.
- Borlongan, I.A., Terada, R. and Hurtado, A. (2020). Concise review of the genus *Meristotheca* (Rhodophyta: Solieriaceae). *Journal of Applied Phycology*, 33(1), pp.167–181. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02288-w>.
- Bringloe, T.T. and Saunders, G.W. (2019). DNA barcoding of the marine macroalgae from Nome, Alaska (Northern Bering Sea) reveals many trans-Arctic species. *Polar Biology*, 42(5), pp.851–864. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02478-4>.
- Campos De Paula, J., Bueno, L.B., Frugulhetti, I.C.P.P., Yoneshigue-Valentin, Y. and Teixeira, V.L. (2007). *Dictyota dolabellana* sp. nov. (Dictyotaceae, Phaeophyceae) based on morphological and chemical data. *Botanica Marina*, 50(5-6), pp.288–293. <https://doi.org/10.1515/bot.2007.033>.
- Clerck, O.D., Vos, P.D., Gillis, M. and Coppejans, E. (2001). Molecular systematics in the genus *Dictyota* (Dictyotales, Phaeophyta): A first attempt based on restriction patterns of the internal transcribed Spacer 1 of the rDNA (ARDRA-ITS1). *Systematics and Geography of Plants*, 71(1), p.25. <https://doi.org/10.2307/3668750>.
- Cronin, G. and Hay, M.E. (1996a). Susceptibility to herbivores depends on recent history of both the plant and animal. *Ecology*, 77(5), pp.1531–1543. <https://doi.org/10.2307/2265549>.
- Cronin, G. and Hay, M.E. (1996b). Within-plant variation in seaweed palatability and chemical defenses: optimal defense theory versus the growth-differentiation balance hypothesis. *Oecologia*, 105(3), pp.361–368. <https://doi.org/10.1007/bf00328739>.
- Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), pp.407–415. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>.
- De Clerck, O., Guiry, M.D., Leliaert, F., Samyn, Y. and Verbruggen, H. (2012). Algal taxonomy: a road to nowhere? *Journal of Phycology*, 49(2), pp.215–225. <https://doi.org/10.1111/jpy.12020>.
- De Clerck, O., Leliaert, F., Verbruggen, H., Lane, C.E., De Paula, J.C., Payo, D.A. and Coppejans, E. (2006). A revised classification of the Dictyotales (Dictyotales, Phaeophyceae) based on *rbcL* and 26S ribosomal DNA sequence analyses. *Journal of Phycology*, 42(6), pp.1271–1288. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00279.x>.
- Delva, S., de la Hoz, C.F., Bafort, Q., D'hondt, S., Shabaka, S., Rashedy, S.H., Sherwood, A.R., Guy-Haim, T., Israel, A. and De Clerck, O. (2023). Tracing the introduction of *Dictyota acutiloba* (Dictyotales, Phaeophyceae) in the Mediterranean Sea, with a reassessment of its geographic distribution. *European Journal of Phycology*, 59(1), pp.38–50. <https://doi.org/10.1080/09670262.2023.2214184>.
- Desfontaines, R.L. (1799). *Flora atlantica sive Historia plantarum quae in atlante, agro tunetano et algeriensi crescant [Tomus secundus]*. [online] France: L.G. Desgranges, pp.161–458. Available at: <https://www.cervantesvirtual.com/obra/flora-atlantica-sive-historia-plantarum-quae-in-atlante-agro-tunetano-et-algeriensi-crescant-tomus-secondus>.
- Díaz-Larrea, J., Pedroche, F.F. y Senties, A. (2016). Impacto de los estudios moleculares en la ficología comparada mexicana: el caso de las macroalgas marinas. *Cymbella*, 2(1), pp.1–15. Available at: <https://cymbella.org>.
- Draisma, S.G.A., van Stam, W.T.R. and Olsen, J.L. (2001). A reassessment of phylogenetic relationships within the Phaeophyceae based on RUBISCO large subunit and ribosomal DNA sequences. *Journal of Phycology*, 37(4), pp.586–603. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.037004586.x>.
- Foster, M.S. and Schiel, D.R. (1985). The ecology of giant kelp forests in California: a community profile. California: US Fish and Wildlife Service, p.152.
- García-Fernández, C. (2012). Taxonomía y biogeografía de las familias Caulerpáceae (Chlorophyta), Dictyotáceae (Ochrophyta) y Corallináceae (Rhodophyta) en el Pacífico de Centroamérica. PhD. Thesis. p.253.
- Giribet, G. (2015). Morphology should not be forgotten in the era of genomics—a phylogenetic perspective. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 256, pp.96–103. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2015.01.003>.
- Greville, R.K. (1830). *Algae britannicae, or descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British islands, belonging to the order Algae; with plates illustrative of the*

- genera. Edinburgh: McLachlan & Stewart; Baldwin & Craddock, pp.1–19.
- Guiry, M.D. and Guiry, G.M. (n.d.). Algaebase: Listing the World's Algae. Available at: <http://www.algaebase.org> [Accessed 18 Jul. 2024].
- Hörnig, I. and Schnetter, R. (1988). Notes on *Dictyota dichotoma*, *D. menstrualis*, *D. indica* and *D. pulchella* spec. nova (Phaeophyta). *Phyton*, 28, pp.277–291.
- Hörnig, I., Schnetter, R. and van Reine, W.P.H. (1992). The genus *Dictyota* (Phaeophyceae) in the North Atlantic. I. A new generic concept and new species. *Nova Hedwigia*, 54, pp.45–62. Available at: <https://biblio.ugent.be/publication/204950>.
- Hörnig, I., Schnetter, R. and van Reine, W. (1992). The genus *Dictyota* (Phaeophyceae) in the North Atlantic. II. Key to the species. *Nova Hedwigia*, 54(1-2), pp.397–402. <http://hdl.handle.net/1854/LU-204950>.
- Hudson, W. (1762). *Flora anglica; exhibens plantas per regnum angliae sponte crescentes, distributas secundum systema sexuale: cum differentiis specierum, synonymis auctorum, nominibus incolarum, solo locorum, tempore florendi, officinalibus pharmacopoeorum*. 3rd ed. Algaebase.org, London: Impensis Auctoris, pp. 1–688.
- Index Nominum Algarum (2015). University Herbarium, University of California, Berkeley. [online] Berkeley.edu. Available at: <http://ucjeps.berkeley.edu/CPD/> [Accessed 15 Jan. 2025].
- Islam, M.A., Islam, M.R., Aziz, A. and Liao, L.M. (2020). *Dictyota adnata* Zanardini (Phaeophyceae) - A new record from the Sundarbans mangrove forests, Bangladesh. *Bangladesh Journal of Botany*, 49(2), pp.407–412. <https://doi.org/10.3329/bjb.v49i2.49323>.
- Koh, Y.H. and Kim, M.S. (2018). Taxonomic revision of the genus *Herposiphonia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) from Korea, with the description of three new species. *Algae*, 33(1), pp.69–84. <https://doi.org/10.4490/algae.2018.33.3.10>.
- Kuntze, O. (1898). *Vascularium omnium atque cellularium multarum secundum leges nomenclaturae internationales cum enumeratione plantarum exoticarum in itinere mundi collectarum. - Revisio generum plantarum* Part 1, Leipzig, Germany: A. Felix, p.374. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.327>
- Kützing, F.T. (1843). *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. Mit 80 farbig gedruckten Tafeln, gezeichnet und gravirt vom Verfasser*. [online] Hathi Trust Digital Library (The HathiTrust Research Center), Leipzig, Germany: F. A. Brockhaus, p. 458. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4746>.
- Kützing, F.T. (1849). *Species algarum*. Leipzig, Germany: F.A. Brockhaus, p.[i]–vi, [1]–922.
- Kützing, F.T. (1859). *Tabulae Phycologicae; Oder, Abbildungen Der Tange. Nordhausen, Germany: Gedruckt auf kosten des Verfassers (in commission bei W. Köhne)*, pp.i–vii, 1–42.
- Lamouroux, J.V.F. (1809a). Exposition des caractères du genre *Dictyota*, et tableau des espèces qu'il referme. *Journal de Botanique*, 2, pp.38–44.
- Lamouroux, J.V.F. (1809b). Observations sur la physiologie des algues marines, et description de cinq nouveaux genres de cette famille. *Nouveau Bulletin Des Sciences*, Par La Société Philomathique De Paris, 1, pp.330–333.
- Lee, W. and Bae, K. (2002). Phylogenetic relationship among several genera of Dictyotaceae (Dictyotales, Phaeophyceae) based on 18S rRNA and partial rbc L gene sequences. *Marine Biology*, 140(6), pp.1107–1115. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0799-4>.
- Leliaert, F. and Coppejans, E. (2007). Morphological reassessment of the *Boodlea composita*-*Phyllocladion anastomosans* species complex (Siphonocladales: Chlorophyta). *Australian Systematic Botany*, 20(2), pp.161–185. <https://doi.org/10.1071/sb06031>.
- Leliaert, F., Verbruggen, H., Vanormelingen, P., Steen, F., López-Bautista, J.M., Zuccarello, G.C. and Olivier De Clerck (2014). DNA-based species delimitation in algae. *European Journal of Phycology*, 49(2), pp.179–196. <https://doi.org/10.1080/09670262.2014.904524>.
- Llorente, J. (2011). La búsqueda del método natural. México: Fondo de Cultura Económica, p.155.
- Lozano-Orozco, J., Senties, A., De Clerck, O., M. Dreckmann, K. and Díaz-Larrea, J. (2015). Two new species of the genus *Dictyota* (Phaeophyceae: Dictyotales) from the Mexican Caribbean. *American Journal of Plant Sciences*, 6(15), pp. 2492–2501. <https://doi.org/10.4236/ajps.2015.615251>.
- Machín-Sánchez, M., Gil-Rodríguez, M.C. and Haroun, R. (2018). Phylogeography of the red algal *Lau-rencia* complex in the Macaronesia Region and nearby coastal areas: Recent advances and future perspectives. *Diversity*, 10(1), pp.1–21. <https://doi.org/10.3390/d10010010>.
- Makkar, H.P.S., Tran, G., Heuzé, V., Giger-Reverdin, S., Lesire, M., Lebas, F. and Ankers, P. (2016). Seaweeds for livestock diets: A review. *Animal Feed Science and Technology*, 212, pp.1–17. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2015.09.018>.
- Mattio, L. and Payri, C.E. (2010). 190 Years of *Sargassum* taxonomy, facing the advent of DNA phylogenies. *The Botanical Review*, 77(1), pp.31–70. <https://doi.org/10.1007/s12229-010-9060-x>.
- Mayr, E. (2000). *The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance*. London: Belknap Press, p.974.
- Miller, K.A., Aguilar-Rosas, L.E. and Pedroche, F.F. (2017). A review of non-native seaweeds from California, USA and Baja California, Mexico. *Hidrobiológica*, 21(3), pp.365–379.
- Molina Montoya, N. (2005). ¿Qué es el estado del arte? *Ciencia y Tecnología para la Salud Visual y Ocular*, 3(5), pp.73–75. <https://doi.org/10.19052/sv.1666>.
- Nelson, W.A., Sutherland, J.E., Ringham, S. and Murupaenga, H. (2019). *Dictyota korowai* sp. nov. (Dictyotales, Phaeophyceae) from Manawatāwhi/Three Kings Islands, northern New Zealand, previously confused with *Dictyota intermedia*. *Phycologia*, 58(4), pp.433–442. <https://doi.org/10.1080/00318884.2019.1625256>.
- Ni-Ni-Win, H.T., Mya-Kyawt-Wai, M., Putri, L.S.E., Geraldino, P.J.L. and Kawai, H. (2024). Two new species of *Dictyota* (Dictyotales, Phaeophyceae), *D. dimorphosa* sp.

- nov. and *D. recumbens* sp. nov., based on morphological and molecular investigations. *Phycologia*, 63(3), pp. 290–302. <https://doi.org/10.1080/00318884.2024.2335606>.
- Nizamuddin, M. and Campbell, A.C. (1995). *Glossophorella* a new genus of the family Dictyotaceae (Dictyotales-Phaeophyta) and its ecology from the coast of the Sultanate of Oman. *Pakistan Botanical Society*, 27, pp.257–262.
- Noriega, J., Santos, A., Aranda, S., Calatayud, J., De Castro, I., Espinoza, V., Hórreo, J., Medina, N., Peláez, M. y Hortal, J. (2015). ¿Cuál es el alcance de la crisis de la taxonomía? Conflictos, retos y estrategias para la construcción de una taxonomía renovada. *Revista IDE@-SEA*, 9, pp.1–16. Available at: http://sea-entomologia.org/IDE@/revista_09.pdf.
- Norris, J.N. (2010). Marine algae of the northern Gulf of California: Chlorophyta and Phaeophyceae. *Smithsonian Contributions to Botany*, (94), pp.1–276. <https://doi.org/10.5479/si.0081024x.94.276>.
- Pal, A., Kamthania, M.C. and Kumar, A. (2014). Bioactive compounds and properties of seaweeds—A review. *Open Access Library Journal*, 01(04), pp.1–17. <https://doi.org/10.4236/oalib.1100752>.
- Palumbi, S.R., Cipriano, F. and Hare, M.P. (2007). Predicting nuclear gene coalescence from mitochondrial data: the three-times rule. *Evolution*, 55(5), pp.859–868. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00603.x>.
- Patarra, R.F., Iha, C., Pereira, L. and Neto, A.I. (2019). Concise review of the species *Pterocladia capillacea* (S.G. Gmelin) Santelices & Hommersand. *Journal of Applied Phycology*, 32(2), pp.787–808. <https://doi.org/10.1007/s10811-019-02009-y>.
- Pedroche, F.F. (2018). El código de nomenclatura. Un instrumento de trabajo para los ficólogos. *Cymbella*, 4, pp.69–75. Available at: https://cymbella.fcienas.unam.mx/articulos/V4/02-03/EI_Codigo_de_Nomenclatura.html
- Roth, A.W. (1797). *Catalecta botanica quibus plantae novae et minus cognitae describuntur atque illustrantur*. Fasc. 1. Bibliopolo I.G. Mülleriano, [i]–viii, [1] ed. Leipzig, Germany, p.244.
- Sadegui, M.B., Fakheri, B., Sohrabipour, J., Emamjomeh, A. and Samsampour, D. (2019). Notes on the genus *Dictyota* (Dictyotaceae, Phaeophyceae) in the Persian Gulf, Iran. *The Iranian Journal of Botany*, 25(1), pp.61–71. <https://doi.org/10.22092/ijb.2019.119247>.
- Saunders, G.W. (2005). Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1462), pp.1879–1888. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1719>.
- Schlick-Steiner, B.C., Steiner, F.M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E. and Crozier, R.H. (2010). Integrative taxonomy: A multisource approach to exploring biodiversity. *Annual Review of Entomology*, 55(1), pp.421–438. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085432>.
- Selivanova, O.N., Zhigadlova, G.G. and Hansen, G.I. (2007). Revision of the systematics of algae in the order Laminariales (Phaeophyta) from the Far-Eastern Seas of Russia on the basis of molecular-phylogenetic data. *Russian Journal of Marine Biology*, 33(5), pp.278–289. <https://doi.org/10.1134/s1063074007050021>.
- Silberfeld, T., Racault, M.-F.L.P., Fletcher, R.L., Couloux, A., Rousseau, F. and De Reviers, B. (2011). Systematics and evolutionary history of pyrenoid-bearing taxa in brown algae (Phaeophyceae). *European Journal of Phycology*, 46(4), pp.361–377. <https://doi.org/10.1080/09670262.2011.628698>.
- Silberfeld, T., Rousseau, F. and Reviers, B. de (2014). An Updated Classification of Brown Algae (Ochrophyta, Phaeophyceae). *Cryptogamie, Algologie*, 35(2), pp.117–156. <https://doi.org/10.7872/crya.v35.iss2.2014.117>.
- Silva, P.C., Menez, E.G. and Moe, R.L. (1987). Catalog of the benthic marine algae of the Philippines. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 27, pp. 1–179. <https://doi.org/10.5479/si.1943667x.27.1>.
- Sissini, M.N., Barreto, M.B.B.B., Széchy, M.T.M., de Lucena, M.B., Oliveira, M.C., Gower, J., Liu, G., Bastos, E.O., Milstein, D., Gusmão, F., Martinelli-Filho, J.E., Alves-Lima, C., Colepicolo, P., Ameka, G., de Graft-Johnson, K., Gouvea, L., Torrano-Silva, B., Nauwer, F., de Castro Nunes, J.M. and Barufi, J.B. (2017). The floating *Sargassum* (Phaeophyceae) of the South Atlantic Ocean – likely scenarios. *Phycologia*, 56(3), pp.321–328. <https://doi.org/10.2216/16-92.1>.
- Solé, M.A. y Foldats, E. (2025). El género *Dictyota* (Phaeophyceae, Dictyotales) en el Caribe venezolano. *Acta Botánica Venezuelica*, 26(1), pp. 41–82.
- Sosa, P.A. and Lindstrom, S.C. (1999). Isozymes in macroalgae (seaweeds): genetic differentiation, genetic variability and applications in systematics. *European Journal of Phycology*, 34(5), pp.427–442. <https://doi.org/10.1017/s0967026299002437>.
- South, G.R. and Whittick, A. (1996). *Introduction to phycology*. Victoria, Australia: Blackwell, p.352.
- Sun, Z., Hanyuda, T., Lim, P.-E., Tanaka, J., Gurgel, C.F.D. and Kawai, H. (2012). Taxonomic revision of the genus *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae) based on morphological evidence and analyses rbcL and cox3 gene sequences. *Phycologia*, 51(5), pp.500–512. <https://doi.org/10.2216/11-85.1>.
- Tautz, D., Arctander, P., Minelli, A., Thomas, R.H. and Vogler, A.P. (2003). A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(2), pp.70–74. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(02\)00041-1](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(02)00041-1).
- Theophilus, T., Vieira, C., Gérald Culioli, Thomas, O.P., De, A., Serge Andréfouët, Mattio, L., Payri, C.E. and Zubia, M. (2020). Dictyotaceae (Dictyotales, Phaeophyceae) species from French Polynesia: current knowledge and future research. *Advances in botanical research*, pp.163–211. <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2019.12.001>.
- Tronholm, A., Leliaert, F., Sansón, M., Afonso-Carrillo, J., Tyberghein, L., Verbruggen, H. and De Clerck, O. (2012). Contrasting Geographical Distributions as a Result of Thermal Tolerance and Long-Distance Dispersal in Two Allegedly Widespread Tropical Brown Algae. *PLoS ONE*, 7(1), p.e30813. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030813>.
- Tronholm, A., Sansón, M., Afonso-Carrillo, J., Verbruggen, H. and De Clerck, O. (2010a). Niche partitioning and the co-

- existence of two cryptic *Dictyota* (Dictyotales, Phaeophyceae) species from the Canary Islands. *Journal of Phycology*, 46(6), pp. 1075–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00912.x>.
- Tronholm, A., Steen, F., Tyberghein, L., Leliaert, F., Verbruggen, H., Antonia Ribera Siguán, M. and De Clerck, O. (2010b). Species delimitation, taxonomy, and biogeography of *Dictyota* in Europe (Dictyotales, Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, 46(6), pp.1301–1321. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00908.x>.
- Turland, N., Wiersema, J., Barrie, F., Greuter, W., Hawksworth, D., Herendeen, P., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T., McNeill, J., Monro, A., Prado, J., Price, M. and Smith, G. eds., (2018). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*. (Shenzhen Code) adopted by the 19th Internat. Bot. Congr. Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159 ed. Regnum Vegetabile. Glashütten, Germany: Koeltz Botanical Books. <https://doi.org/10.12705/code.2018>.
- Ulbricht, C., Basch, E., Boon, H., Conquer, J., Costa, D., Culwell, S., Dao, J., Eisenstein, C., Foppa, I.M., Hashmi, S., Isaac, R., Johnstone, K., Kerbel, B.N., LeBlanc, Y.C., Mintzer, M., Shkayeva, M., Smith, M., Sollars, D. and Woods, J. (2013). Seaweed, Kelp, bladderwrack (*Fucus vesiculosus*): An evidence-based systematic review by the natural standard research collaboration. *Alternative and Complementary Therapies*, 19(4), pp. 217– 230. <https://doi.org/10.1089/act.2013.19401>.
- Vieira, C., D'hondt, S., De Clerck, O. and Payri, C.E. (2014). Toward an inordinate fondness for stars, beetles and *Lobophora*? Species diversity of the genus *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae) in New Caledonia. *Journal of Phycology*, 50(6), pp.1101–1119. <https://doi.org/10.1111/jpy.12243>.
- Williams, S.L. and Smith, J.E. (2007). A global review of the distribution, taxonomy, and impacts of introduced seaweeds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), pp.327–359. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095543>.
- Wynne, M.J. and Jupp, B.P. (1998). The benthic marine algal flora of the Sultanate of Oman: New records. *Botanica Marina*, 41(1-6). <https://doi.org/10.1515/botm.1998.41.1-6.7>.
- Zubia, M., Draisma, S.G.A., Morrissey, K.L., Varela-Álvarez, E. and De Clerck, O. (2019). Concise review of the genus *Caulerpa* J.V. Lamouroux.

