

Morfología, estructura y reproducción de una especie epífita del género *Jania* (Corallinaceae, Rhodophyta) de las Islas Canarias.

M. VILLENA-BALSA, J. AFONSO-CARRILLO & W. WILDPRET DE LA TORRE

Departamento de Biología Vegetal (Botánica).
Universidad de La Laguna. 38271 La Laguna. Islas Canarias.

(Aceptado el 17 de Junio de 1986)

VILLENA-BALSA, M., J. AFONSO-CARRILLO & W. WILDPRET DE LA TORRE. 1987. Morphology, structure and reproduction of an epiphytic species of *Jania* (Corallinaceae, Rhodophyta) from the Canary Islands. *Vieraea* 17: 19-42

ABSTRACT: The morphology, structure and reproduction of an epiphytic species of *Jania* common on *Styopodium zonale* (Lamouroux) Papenfus (Dictyotaceae) in the Canary Islands and provisionally identified as *Jania pumila* Lamouroux is studied. *J. pumila* is a short plant with a crustose base and decumbent branches dicotomously ramified with subterete intergenicula. The crustose base is composed of a multistratose hypothallium, a short perithallium and an unistratose epithallium. The intergenicula consists of a medulla of long cells with large walls, a cortex of short cells with thin walls and an unistratose epithallium overlain by a cuticle firmly attached to the lateral walls of the distal calcified parts of the epithallial cells. All reproductive features characteristic of the genus *Jania* are present in *J. pumila*. Bisporangia with binucleate bisporangium are common in asexual conceptacles.

Key words: *Jania pumila*, Corallinaceae, morphology, structure, reproduction.

RESUMEN: Se estudia en poblaciones de las Islas Canarias la morfología, estructura y reproducción de un epífito muy común de *Styopodium zonale* (Lamouroux) Papenfus (Dictyotaceae) determinado provisionalmente como *Jania pumila* Lamouroux. *J. pumila* es una diminuta planta con una pequeña costra basal de la que nacen ramas decumbentes de artejos subcilíndricos dicotómicamente ramificadas. La estructura de la costra consiste en un hipotalo pluriestratificado, un peritalo reducido y un epitalo uniestratificado. Los artejos presentan una médula de grandes células con paredes muy gruesas, un córtex de pequeñas células de paredes delgadas y un epitalo uniestratificado cubierto por una gruesa cutícula íntimamente ligada a los cristales de calcita de las paredes laterales. *J. pumila* presenta todos los caracteres reproductivos del género *Jania*. Los conceptáculos asexuales contienen principalmente bisporangios con bisporas binucleadas.

Palabras clave: *Jania pumila*, Corallinaceae, morfología, estructura, reproducción.

INTRODUCCION

LAMOUROUX (1812) estableció el género *Jania* (Corallinaceae, Rhodophyta) para agrupar algunas especies con ramificación dicótoma que LINNEO (1758) había incluido

en *Corallina* L. Una de estas especies, *J. rubens* (L.) Lamouroux (= *Corallina rubens* L.) fue considerada por MANZA (1937) lectotipo del género; no *J. spermophoros* (Ellis) Lamouroux [= *J. corniculata* (L.) Lamouroux] propuesta posteriormente por HAMEL & LEMOINE (1953). DECAISNE (1842) modificó los criterios de Lamouroux y a continuación un cierto número de autores han considerado a *Jania* como un subgénero de *Corallina*. Detallada información en este sentido ha sido recopilada por SUNESON (1937) y GANESAN (1966). JOHANSEN (1970) puso de manifiesto la existencia de grandes diferencias entre *Jania* y *Corallina*, en base a caracteres reproductores, y JOHANSEN & SILVA (1978) separaron estos géneros en tribus diferentes (*Janieae* y *Corallineae*, respectivamente).

De acuerdo con JOHANSEN (1970) y JOHANSEN & SILVA (1978) *Jania* puede ser caracterizada por: (1) talo articulado con ramificación dicótoma; (2) filamentos celulares interconectados por fusiones celulares, no sinapsis secundarias; (3) articulaciones con un solo estrato de células; (4) conceptáculos todos axiales y unipolares, portando rúmulas, salvo los masculinos; y (5) fusión carposporofítica pequeña, gruesa y compacta, con filamentos gonimoblásticos sólo marginales. Al menos unas 25 especies (GANESAN, 1966) han sido incluidas en este género, pero la mayor parte se conocen mal y necesitan reinvestigación.

Según AFONSO-CARRILLO, et al. (1985) *Jania* está representado en las Islas Canarias por 5 especies: *J. adhaerens* Lamouroux, *J. capillacea* Harvey, *J. corniculata* (L.) Lamouroux, *J. pumila* Lamouroux y *J. rubens* (L.) Lamouroux. *J. pumila* es el motivo del presente trabajo. La primera referencia de esta especie para las Islas Canarias se debe a BØRGESEN (1929) que reconoce epífitas en *Styopodium zonale* (Lamouroux) Papenfus (como *Zonaria lobata* C. Ag.) unas plantas similares a las determinadas anteriormente (BØRGESEN, 1915-1920) en las Antillas Danesas sobre el mismo huésped. Sin embargo no tenemos completa seguridad de que éste sea el correcto nombre de esta planta puesto que *J. pumila* pertenece a un pequeño grupo de especies de reducido tamaño (*J. gibbosa* Lamouroux, *J. pygmaea* Lamouroux, *J. compressa* Lamouroux y *J. capillacea* Harvey) sobre las que en la actualidad no se dispone de información suficiente para delimitarlas con fiabilidad (JOHANSEN, com. pers.). Por eso utilizamos aquí el nombre *J. pumila* de forma provisional. Se hacen necesarios estudios detallados de diferentes poblaciones para clarificar estos aspectos, y en ese sentido se ha diseñado el presente trabajo.

MATERIAL Y METODOS

Los datos fueron obtenidos a partir de plantas recolectadas en el submareal de Punta Hidalgo (Tenerife) entre 0,5 - 4 m de profundidad durante los años 1983 y 1984, y actualmente depositados en TFC (Departamento de Botánica, Universidad de La Laguna, Islas Canarias).

Los estudios anatómicos fueron realizados en especímenes fijados en formalina al 4 % en agua de mar, descalcificados en líquido de Pérényi e incluidos en parafina. Las secciones, de 8 µm de grosor, fueron teñidas con hematoxilina de Ehrlich - eosina. Los dibujos fueron realizados en cámara clara. Para las observaciones en microscopía electrónica de barrido se seleccionaron fragmentos que después de lavados con agua destilada, se secaron al aire y se metalizaron en alto vacío con oro. Las observaciones fueron realizadas en un estereo microscopio Hitachi S-450.

RESULTADOS

1.- MORFOLOGIA

Jania pumila es una pequeña planta que en Canarias sólo ha sido recolectada epífita sobre talos adultos de *Styopodium zonale* (Fig. 1). Alcanza un máximo de 6 mm de largo y consta de una pequeña costra basal a partir de la cual se originan ramas decumbentes (Figs. 2-6). Las ramas son articuladas, subcilíndricas, dicotómicamente ramificadas a intervalos irregulares y algunas portan los conceptáculos en su extremo distal; los masculinos claviformes y terminales y los femenino-carposporofíticos y los asexuales, cuneiformes e intercalares. Las dimensiones tanto de las estructuras vegetativas como reproductoras han sido agrupadas en la Tabla I.

LA COSTRA: La costra basal se forma a partir de la germinación de una espora, que

origina un talo rampante muy reducido que fija la planta al sustrato e inmediatamente comienzan a formarse las ramas. El crecimiento de la costra no cesa hasta alcanzar un diámetro máximo de 900 μm . Durante este periodo de crecimiento se produce un continuo incremento del número de ramas por costra (Fig. 7), logrando superar en algunos casos las veinte.

Las costras son suborbiculares en visión superficial con márgenes ligeramente atenuados y superficie muy irregular, deformada por el crecimiento de las ramas. En algunas ramas se forman pequeños discos laterales de fijación, que luego continúan creciendo y funcionan como costras (secundarias) a partir de las cuales se originan nuevas ramas (Fig. 8).

La superficie de la costra en el M.E.B. es en muchos casos difícil de observar por la elevada presencia de diatomeas epífitas (Fig. 9). La superficie es bastante homogénea con pequeñas depresiones que corresponden a la posición de las células epitalianas. La superficie de las costras secundarias (Fig. 10), más jóvenes y con escasa calcificación, se presenta muy distorsionada.

LAS RAMAS: Las ramas son decumbentes y se forman normalmente en número de 8 a 14 por costra en talos adultos, alcanzando un tamaño máximo de 6 mm de largo. Están constituidas por la sucesión de fragmentos calcificados (artejos o intergenículas) separados por cortos espacios no calcificados (articulaciones o genículas). El número máximo de dicotomías por rama puede llegar hasta 9, aunque lo más frecuente es que varíe entre 2 a 5. El ángulo de las ramificaciones es bastante agudo, inferior a 45° . Los artejos son subcilíndricos, ligeramente ensanchados en su porción distal, particularmente los que están ramificados.

En el M.E.B. los artejos viejos muestran una superficie homogénea con numerosas depresiones en la posición de las células epitalianas (Fig. 11), cubiertas de forma regular por una cutícula no alterada. En los artejos más jóvenes, la calcificación es ocasionalmente poco importante, las paredes son poco rígidas y resultan contorsionadas durante la preparación para el microscopio (Fig. 12). Poros de tricocitos son frecuentes sobre la superficie de los artejos (Fig. 13). Las células de

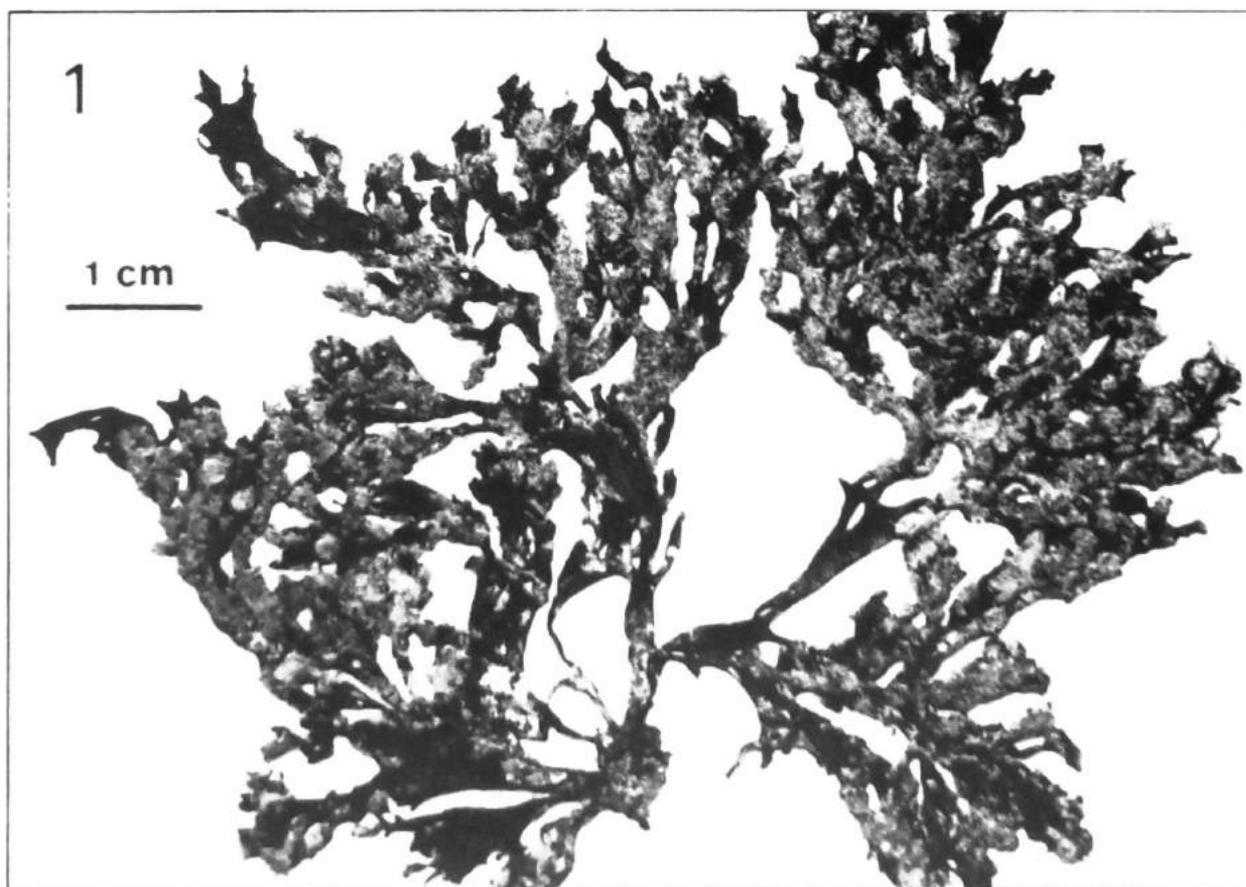
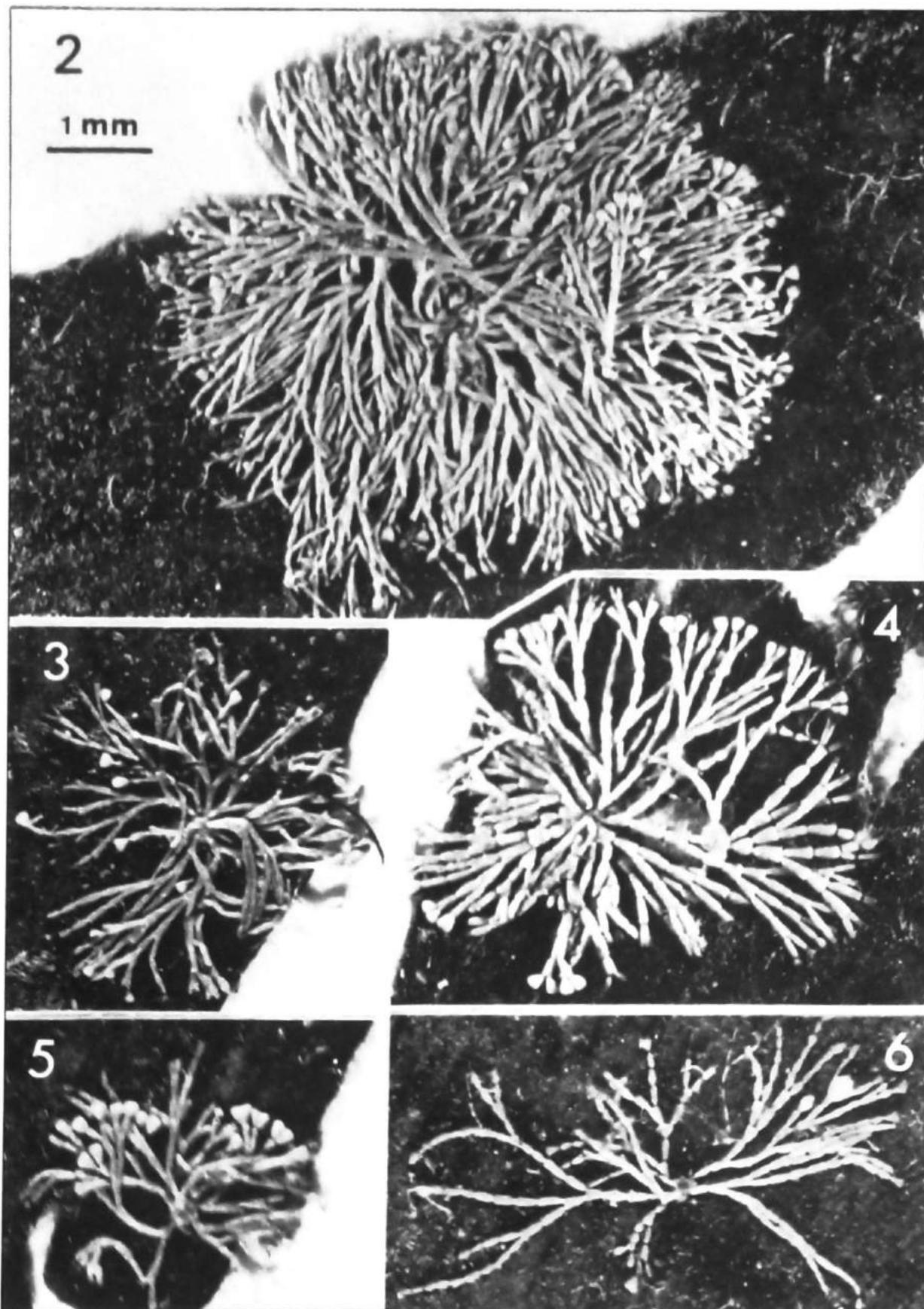
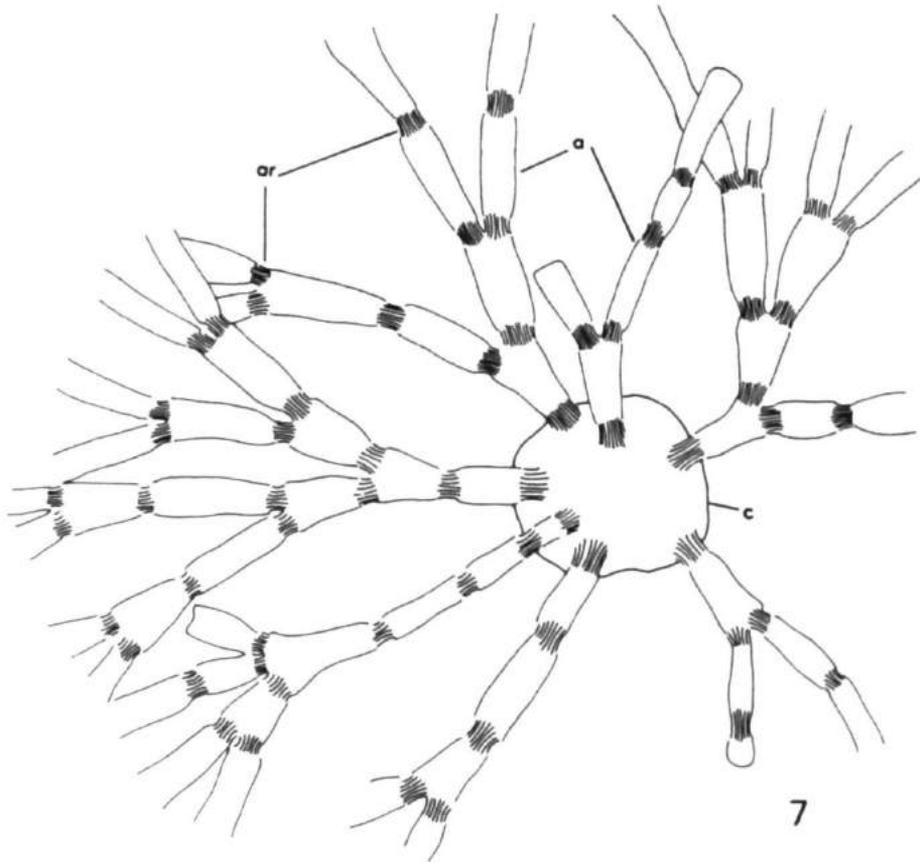


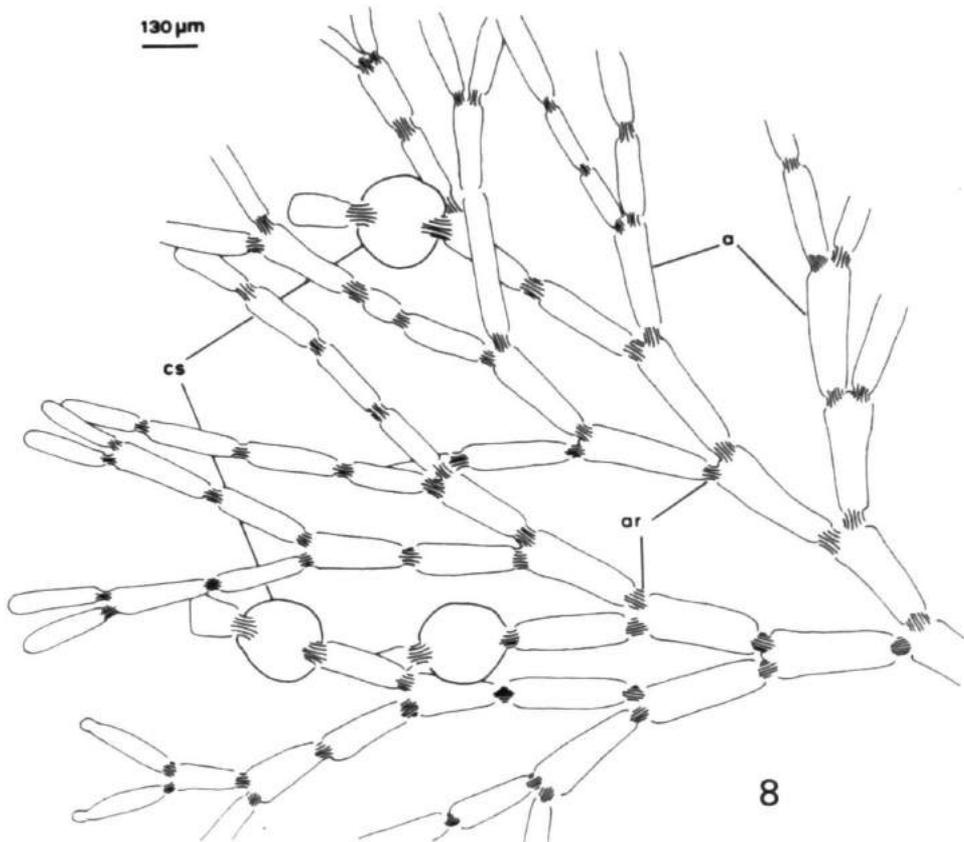
FIG. 1.- Plantas de *Jania pumila* en *Stylopodium zonale*.



FIGS. 2-6.- Diferentes aspectos de la variabilidad morfológica de *Jania pumila*.



130 μ m



FIGS. 7-8.- Visiones superficiales parciales del talo de *J. pumila*. 7.- Costra principal (c) con numerosas ramas. 8.- Costras secundarias (cs) en las porciones terminales de las ramas (a: artejo; ar: articulación).

las articulaciones, no calcificadas, resultan bastante retraídas por la desecación (Fig. 14), e incluso, en algunos casos, pasan desapercibidas entre los artejos sucesivos (Fig. 11).

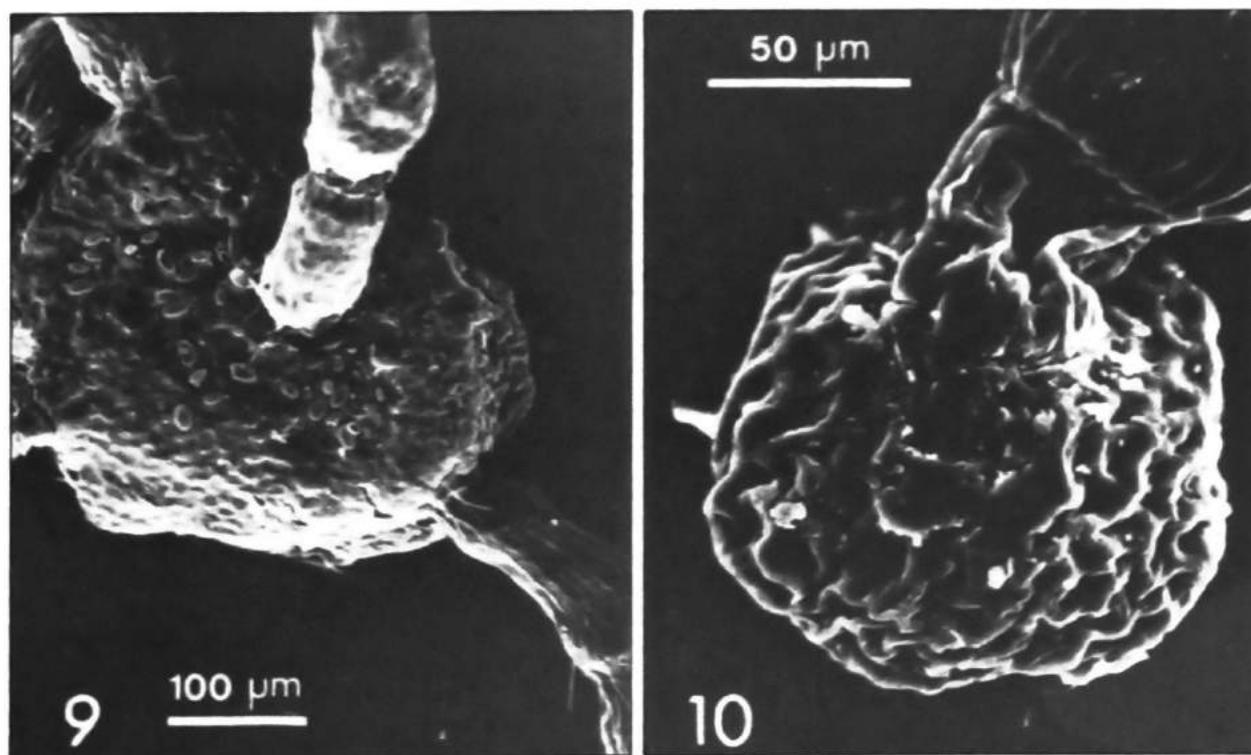
LOS CONCEPTACULOS: *J. pumila* es una especie monoica. Las estructuras reproductoras están situadas en conceptáculos axiales que pueden ser reconocidos por los engrosamientos que ocasionan en las porciones distales de algunos artejos. Los artejos que portan los conceptáculos asexuales son intercalares y cuneiformes (Figs. 15, 16). Estos artejos fértiles son de mayor longitud que los vegetativos, mientras que el ancho de la base no presenta diferencias, el del ápice está ensanchado por la presencia del conceptáculo (Tabla I).

Las plantas sexuales se reconocen con facilidad porque en sus ramas aparecen artejos ensanchados de dos tipos: unos de morfología similar a los anteriormente descritos y otros claviformes y terminales (Fig. 17). Los primeros portan los conceptáculos carposporofíticos, originados a partir de los femeninos, ciatiformes y terminales. Su longitud es algo menor que la de los artejos que llevan conceptáculos asexuales, pero el ancho de la base y el ápice del artejo es prácticamente similar (Tabla I). Los artejos con conceptáculos asexuales y carposporofíticos son intercalares. Las ramas que de ellos se originan, habitualmente denominadas cornículas, se presentan habitualmente en número de 2, ocasionalmente, 1, 3 ó 4. Las cornículas están formadas por 1-3(4) artejos de longitud similar al resto de los artejos, pero de menor ancho, de 60-90 μm .

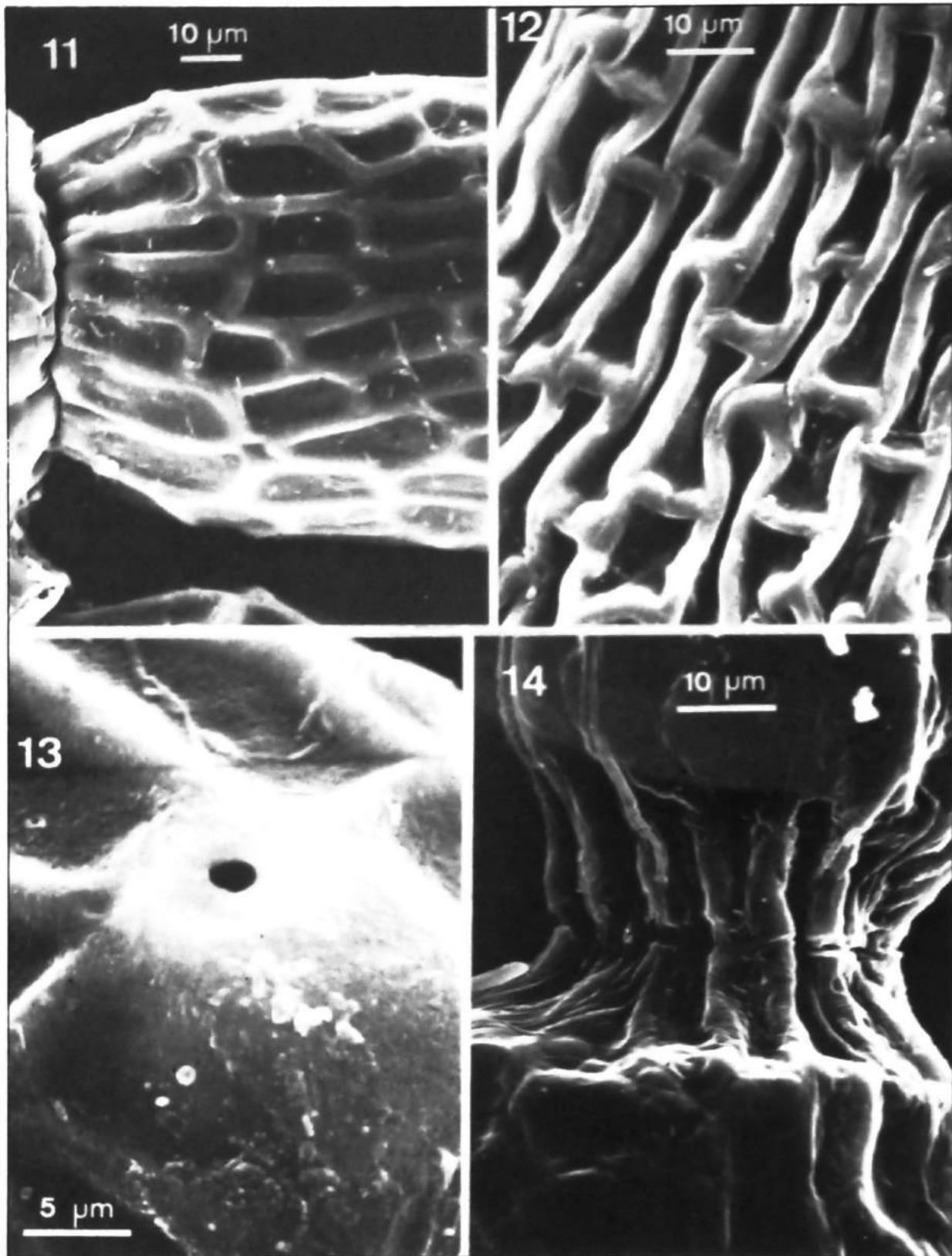
Los artejos que incluyen los conceptáculos masculinos son claviformes y terminales (Fig. 17). Su longitud es más reducida que en los casos anteriores, y no se aprecia en muchos casos diferencia con la de los artejos no fértiles situados en posiciones terminales. El ancho de la base tampoco presenta diferencia con respecto al ancho basal de otros artejos, mientras que el ancho del ápice, en donde se sitúa el conceptáculo, si suele estar ligeramente engrosado (Tabla I).

2.- ESTRUCTURA Y CITOLOGIA

LA COSTRA: En las secciones descalcificadas la estructura de la costra aparece constituida por la superposición de diferentes estratos de filamentos celulares que recuerdan la estructura de los talos incrustantes, en los que se distingue el hipotalo, el peritalo y el epitato (Fig. 18). El conjunto no supera 100 μm de grosor.



FIGS. 9-10.- Micrografías de M.E.B. de las costras de *J. pumila*. 9.- Costra primaria con diversas ramas. 10.- Costra secundaria, poco calcificada y contraída por la desecación.



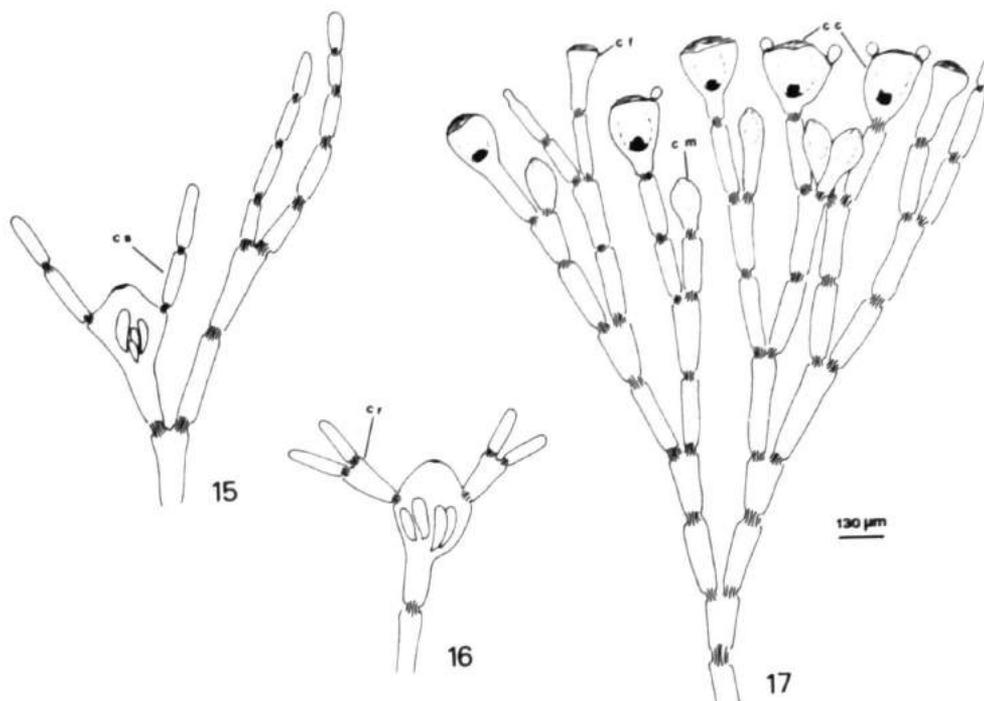
FIGS. 11-14.- Micrografías de M.E.B. de la superficie de las ramas de *J. pumila*. 11.- Artejo basal. 12.- Artejo terminal poco calcificado. 13.- Poro de un tricocito. 14.- Articulación.

El hipotalo está constituido por la superposición de 2-4 estratos de filamentos de células oblongas, conectadas entre sí por sinapsis primarias. Los filamentos hipotalianos discurren paralelos al sustrato y son responsables del crecimiento de la costra en el plano de la base. No hemos observado fusiones celulares entre filamentos hipotalianos vecinos. El contenido de las células hipotalianas es difícil de observar, puesto que habitualmente no se tiñen bien en los cortes histológicos. En las costras jóvenes, se observa que las células hipotalianas (Fig. 19) presentan un núcleo subsférico, ligeramente ovoide, con frecuencia difilmente perceptible, que ocupa una posición central suspendido en el fino retículo citoplasmático. Algunas vacuolas están presentes, pero lo que habitualmente abundan son los gránulos de rodamicón, esféricos, de aproximadamente 1 μm de diámetro y con un punto central muy refringente.

Por división pseudodicotoma de los filamentos hipotalianos se originan filamentos verticales que constituyen el peritalo. Estos filamentos están formados por la superposición de un número de células generalmente inferior a 10, conectadas entre sí por sinapsis primarias. Son células subcúbicas ocasionalmente interconectadas por fusiones celulares con células de filamentos vecinos. El crecimiento del peritalo se produce por la actividad de las células iniciales peritalianas, situadas en los extremos de los filamentos y sobre las que se encuentran las células epitalianas. Las células superficiales peritalianas están dotadas de un núcleo esférico central y un gran plasto parietal, normalmente ocupando el polo distal, aunque en algunos casos puede ocupar la mayor parte de la célula (Fig. 20). En las células peritalianas más internas, la densidad del contenido citoplasmático disminuye, aumenta la vacuolización y progresivamente aumentan los gránulos de rodamicón (Fig. 21).

Recubriendo a las células iniciales peritalianas se encuentran las células epitalianas que constituyen un epitalo monostromático. Las células epitalianas son hemisféricas y ligeramente comprimidas. Presentan un pequeño núcleo en posición basal, con un contenido citoplasmático poco denso y una vacuolización reducida (Fig. 22). Las células epitalianas están recubiertas por una gruesa cutícula que se tiñe intensamente con la hematoxilina.

LAS RAMAS: En las secciones histológicas de las ramas se diferencian con facilidad las dos partes que ya habían sido detectadas en las observaciones morfológicas. Las articulaciones están situadas enlazando a los artejos consecutivos, y se reconocen porque las paredes de sus células se tiñen intensamente con la hematoxilina. Las



FIGS. 15-17.- Visión superficial de las ramas con conceptáculos de *J. pumila*. 15-16.- Conceptáculos asexuales con cornículas simples (cs) y ramificadas (cr). 17.- Conceptáculos masculinos (cm), femeninos (cf) y carposporofíticos (cc).

ramas se originan de la costra basal, a las que quedan unidas por una articulación (Fig. 23). El modo en que se originan las ramas a partir de la costra no ha podido ser observado en todos sus estadios, por no estar todos ellos presentes en los cortes histológicos. Sin embargo, todo hace suponer que tienen su origen en un grupo de células iniciales peritalianas, dispuestas en un mismo nivel que inician un importante proceso de elongación. De este modo, la actividad de estas células se modifica al transformarse en células iniciales apicales. Estas células estarán situadas siempre en el ápice del artejo terminal y son las responsables del crecimiento de las ramas, de la formación de las ramificaciones dicótomas y de la formación de las estructuras reproductoras.

LOS ARTEJOS: Las secciones longitudinales axiales de los artejos permiten la observación de la estructura. En ella se puede distinguir un paquete axial de filamentos (la médula), rodeado por un pequeño grupo de células (el peritalo o córtex), que a su vez está recubierto por el epitalo (Fig. 24).

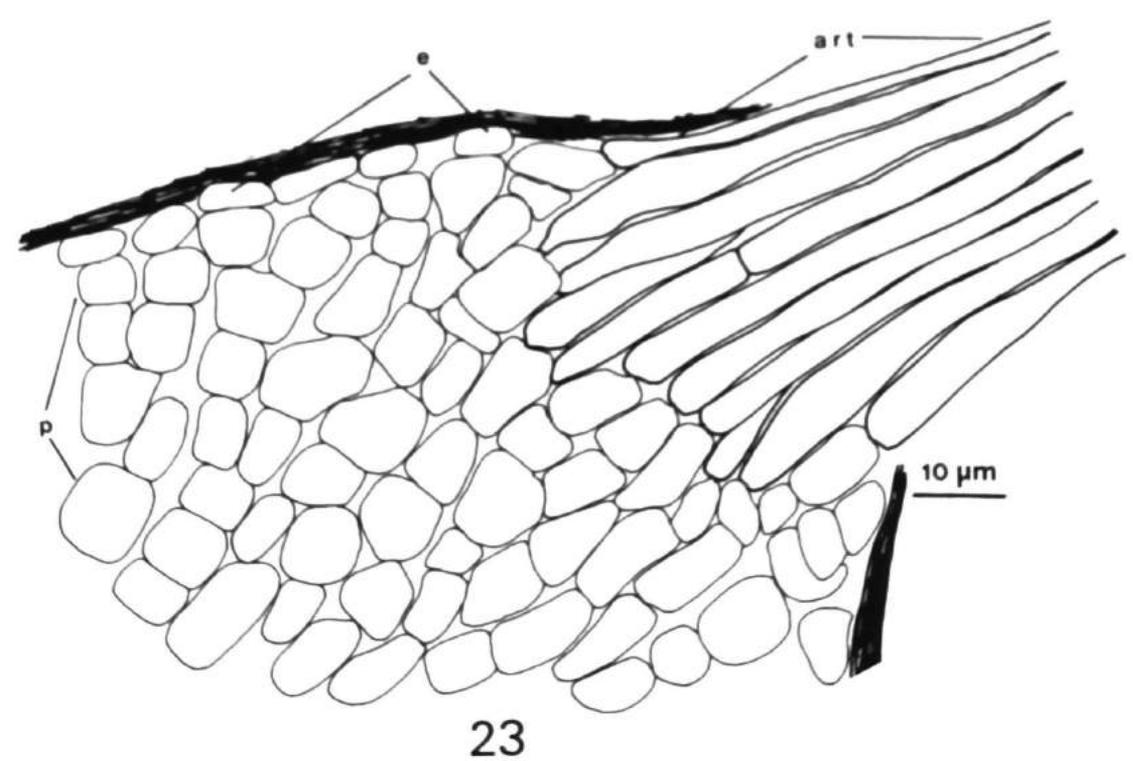
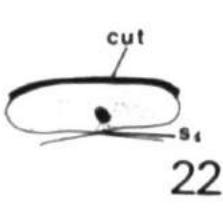
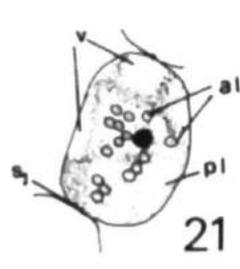
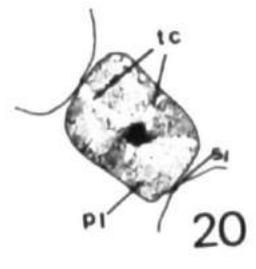
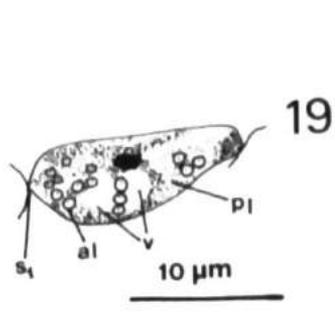
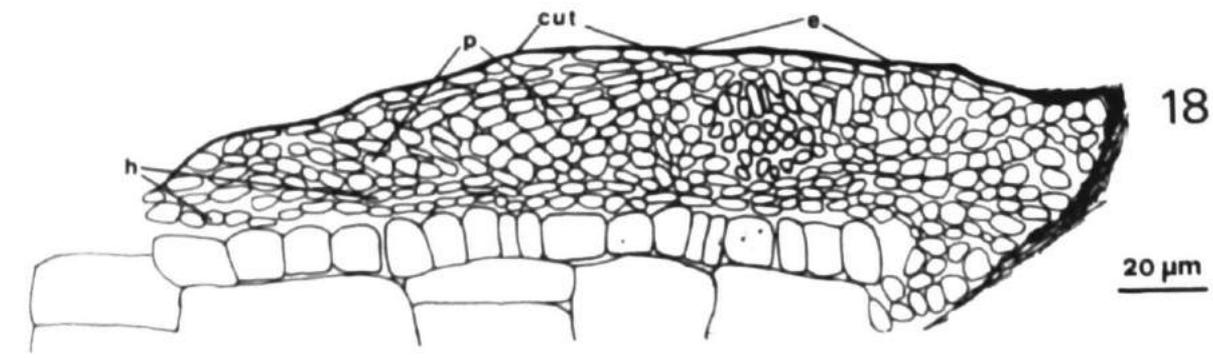
La médula ocupa la mayor parte de la sección del artejo. Está formada por filamentos axiales dispuestos compactamente, constituidos por células subcilíndricas muy alargadas (Tabla I), conectadas entre sí por sinapsis primarias muy pequeñas. Las células medulares se originan directamente de las células iniciales apicales que, situadas en el ápice de las ramas se dividen transversalmente de modo sincrónico, de modo que las células originadas se disponen en estratos horizontales. El número de estratos de células por artejo suele oscilar entre 3 y 5. Las células iniciales pueden ser caracterizadas además de por su típica posición apical en el artejo terminal, sólo separadas del medio ambiente por la cutícula, por las particularidades de su contenido citoplasmático (Fig. 25). Estas células se caracterizan por una marcada vacuolización apical y un citoplasma basal bastante denso, en el que solamente se distingue un gran núcleo como único orgánulo diferenciado (Fig. 25). Las células internas de la médula, por el contrario, presentan un citoplasma que se tiñe poco con los colorantes empleados. Los orgánulos son difíciles de reconocer, a excepción de los gránulos de rodamicón que suelen ser muy abundantes (Fig. 26). Es común la presencia de reabsorciones locales de la pared de las células de filamentos vecinos, que conducen a la formación de fusiones celulares.

A partir de las células medulares de los márgenes y por divisiones pseudodicotomas se originan las células corticales. El córtex es muy reducido y habitualmente está constituido por sólo uno o dos estratos de células (Fig. 24). Las células corticales son oblongas y están dispuestas oblicuas o paralelas a las células medulares (Tabla I). La presencia de sinapsis primarias permite distinguir las filaciones celulares y de este modo se puede observar como las células corticales forman cortos filamentos de 2-4 células, en ocasiones ramificados. Las fusiones celulares se observan ocasionalmente entre células vecinas. El contenido de estas células se caracteriza por un gran núcleo central sostenido por la trabécula citoplasmática y un gran plasto parietal que ocupa la mayor parte de la célula. La vacuolización es muy reducida y los gránulos de rodamicón son bastante raros (Fig. 27).

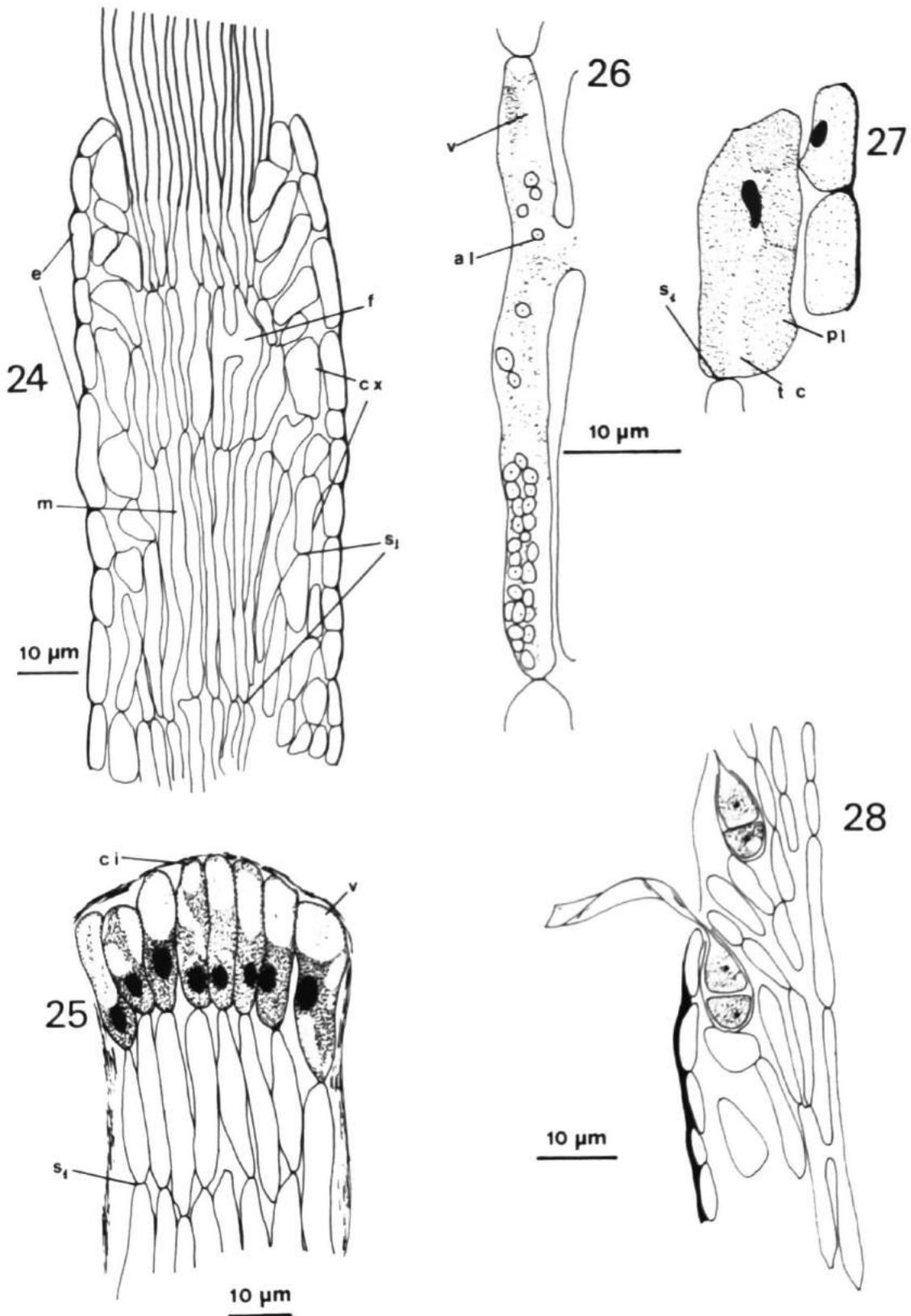
En los artejos más jóvenes se distingue con frecuencia la presencia de tricocitos o células pelo. Los tricocitos son bicelulares con contenido citoplasmático bastante denso que se tiñe intensamente con la hematoxilina (Fig. 28). Los tricocitos se originan por transformación de una célula cortical terminal. Esta célula terminal (célula madre del tricocito) por división transversal origina dos células, una inferior o basal y otra superior o célula pelo propiamente dicha, ambas incluidas en una sola envuelta calcificada. La célula superior emite una larga expansión de hasta 300 μm de largo y 8,5-12 μm de grosor, algo atenuada en la base y de contenido hialino (el pelo), que pueden ser muy abundantes en las porciones jóvenes de la planta (Fig. 29). Al caer el pelo, la célula superior se pierde y la inferior recupera su actividad, de modo que en el córtex de los artejos más viejos no se reconocen restos de tricocitos.

Rodeando a las células del córtex se encuentran las células epitalianas que configuran un epitalo uniestratificado (Fig. 24). Las células epitalianas presentan un pequeño núcleo en posición basal, la vacuolización está prácticamente ausente y el contenido citoplasmático es poco denso (Fig. 27). Están recubiertas por una gruesa cutícula que se tiñe intensamente con la hematoxilina y que en muchos casos dificulta la observación.

Las secciones transversales de los artejos observados en el M.E.B. (Figs. 30-32) ponen de relieve la elevada calcificación de las paredes celulares. Las



FIGS. 18-23.- Secciones longitudinales radiales de la costra principal. 18.- Estructura de la costra. 19.- Detalle de una célula hipotaliana. 20.- Detalle de una célula peritaliana superficial. 21.- Detalle de una célula peritaliana interna. 22.- Detalle de una célula epitaliana. 23.- Origen de una rama. (al: gránulo de rodamilon; art: articulación; e: epitalo; h: hipotalo; p: peritalo; pl: plasto; S₁: sinapsis primaria; v: vacuola; tc: trabécula citoplasmática; cut: cutícula).



FIGS. 24-28.- Secciones longitudinales axiales de los artejos. 24.- Estructura de un artejo. 25.- Células iniciales apicales. 26.- Detalle de una célula medular. 27.- Detalle de las células corticales y epitalianas. 28.- Tricocitos. (al: gránulos de rodamilón; ci: célula inicial; cx: córtex; e: epitalo; f: fusión celular; m: médula; pl: plasto; S₁: sinapsis primaria; tc: trabécula citoplasmática; v: vacuola).

células medulares (Fig. 31) muestran una gruesa pared, en muchos casos de grosor similar al lumen de la célula, con una clara disposición radial de los cristales de calcita. La calcificación de las células corticales (Figs. 30, 32) es inferior a la de las células medulares. Una gruesa cutícula estratificada recubre a las células epitalianas (Fig. 32) que carecen de calcificación en su polo distal. El grosor de la cutícula supera en algunos casos la longitud de la célula epitaliana, cuyas membranas se retraen durante la manipulación para el M.E.B.

LAS ARTICULACIONES: Los artejos calcificados están separados entre sí por unos paquetes de células descalcificadas, denominados articulaciones o genículas, que tienen como función proporcionar flexibilidad al talo. Se trata de una articulación unizonal, es decir, constituida por un solo estrato de células, fácil de reconocer en las secciones histológicas porque las gruesas paredes de sus células se tiñen intensamente con la hematoxilina.

Las células de la articulación son originadas directamente por las células iniciales apicales, de forma periódica, después de 3-5 estratos de células medulares. Desde el momento de su formación pueden ser reconocidas en los cortes histológicos porque su longitud es algo mayor que la de las células de la médula, sus paredes algo más gruesas no están calcificadas y porque las células de los márgenes no forman células corticales. La descalcificación de estas células no es total puesto que los extremos, incluidos en el interior del artejo y conectados con las células medulares por sinapsis primarias, no se ven afectadas.

Las articulaciones están formadas por células vivas, provistas de un pequeño núcleo ovoide y un contenido citoplasmático poco denso con predominio de zonas basófilas muy teñidas por la eosina (Fig. 33). A medida que nos alejamos del ápice de las ramas, las células de las articulaciones sufren una progresiva elongación, al mismo tiempo que sus paredes continúan engrosándose, el núcleo adquiere una forma más irregular y es relegado a la periferia, y el citoplasma se vacuoliza (Fig. 34). Este proceso se continúa y en las partes más viejas del talo las células de la articulación parecen carecer de contenido, y tienen una misión puramente mecánica (Fig. 35).

3.- REPRODUCCION

Las células reproductoras se encuentran en el interior de unas cavidades (los conceptáculos) abiertas al exterior por un solo poro. Los conceptáculos son axiales y se forman siempre en el ápice de las ramas, aunque en algunos casos, por proseguir el crecimiento vegetativo, quedan en posición intercalar. El modo en que se forman estos conceptáculos es independiente de la naturaleza de su contenido. Tanto los conceptáculos asexuales, como los masculinos y los femenino-carposporofíticos tienen su origen en las células iniciales apicales. De estas células, las dispuestas en posición central, originarán las células fértiles (esporangios o gametangios, según los casos) mientras que las de la periferia continuarán dividiéndose y serán las responsables de la formación de las paredes y el techo del conceptáculo.

CONCEPTACULOS ASEXUALES: En las secciones histológicas, las primeras etapas de la formación de los conceptáculos asexuales se reconocen porque los ápices de las ramas aparecen algo ensanchados. Las células iniciales apicales situadas en posición central, ocupando una superficie de 25-35 μm de diámetro, cesan en su proceso de elongación y división. Presentan un contenido citoplasmático muy denso, indiferenciado, teñido intensamente con la hematoxilina (Fig. 36). Sin embargo, las células iniciales apicales situadas en la periferia continúan dividiéndose activamente, formando los filamentos medulares a partir de los cuales se originan regularmente células corticales hacia el exterior, de modo similar a como ocurre en el resto del artejo, y cubiertas por las células epitalianas. El crecimiento de estos filamentos es en principio ligeramente centrífugo, dejando la cavidad en posición central. Posteriormente se torna centrípeto y va cerrando paulatinamente la cavidad, hasta que cesa la actividad de las células iniciales, dejando un orificio en posición apical.

Las células situadas en el suelo de la cavidad son las células fértiles. No hemos observado la formación de paráfisis. Estas células se dividen transversalmente originando dos células, una soporte y otra terminal o célula madre del esporangio. La célula soporte no sufre modificaciones manteniendo sus dimensiones, 8-10 μm de largo por 3-5 μm de ancho (Fig. 37). Una vez formado el bisporangio degenera

progresivamente hasta dejarlo en libertad. La célula madre del esporangio, sin embargo, crecerá considerablemente hasta formar un bisporangio, más raramente un tetrasporangio, con dos bisporas zonadas binucleadas (Fig. 38). Los bisporangios se encuentran en número de 3 a 6 por conceptáculo y en muchos casos el joven esporangio no alcanza la madurez (Fig. 37). Las dimensiones de estos conceptáculos y de los bisporangios han sido agrupadas en la Tabla I.

CONCEPTACULOS MASCULINOS: La construcción de los conceptáculos masculinos se realiza del mismo modo que el descrito para los asexuales, con la particularidad de que su posición en la rama es siempre terminal, y las células reproductoras se forman no sólo a partir de las células situadas en el suelo de la cavidad, sino también a partir de las células de la pared del conceptáculo (Fig. 39). Estas células originan por división transversal la célula basal y las células madre del espermatangio, que se disponen habitualmente en número de dos por cada célula basal. Las células madre originan simultáneamente hasta tres espermatangios elipsoidales y alargados, que son liberados en el interior del conceptáculo (Figs. 39, 40). El número de espermatangios formado por conceptáculo es tan elevado que en numerosos casos imposibilita su estudio en los cortes histológicos. La separación de los espermatangios de la célula madre se produce cuando se localiza en su extremo distal el denso y definido contenido citoplasmático, fuertemente coloreado con la hematoxilina; mientras que el extremo proximal permanece como un corto apéndice desprovisto de contenido citoplasmático, una vez el espermatangio libre (Fig. 40). En la Tabla I se resumen las dimensiones de estos conceptáculos.

CONCEPTACULOS FEMENINO-CARPOSPOROFITICOS: Las células reproductoras en los conceptáculos femeninos están formadas y han sido fecundadas con anterioridad a la configuración de cavidades definitivas similares a las descritas precedentemente. Las células fértiles forman los procarpos cuando el conceptáculo está en construcción. Las primeras etapas son similares a la formación del conceptáculo asexual. A partir de las células del suelo de la cavidad se forman los procarpos. Los procarpos están constituidos por una célula basal que porta una rama carpogonial bicelular y una célula estéril, o dos ramas carpogoniales (Fig. 41). Los elementos de la rama

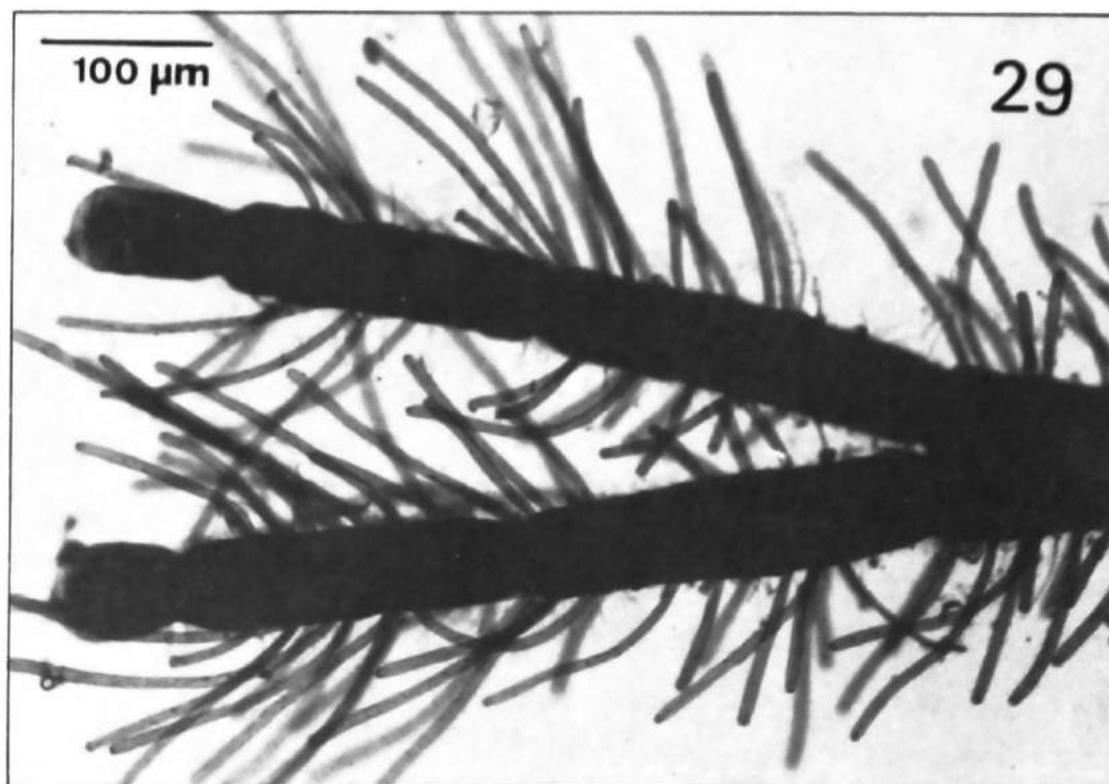
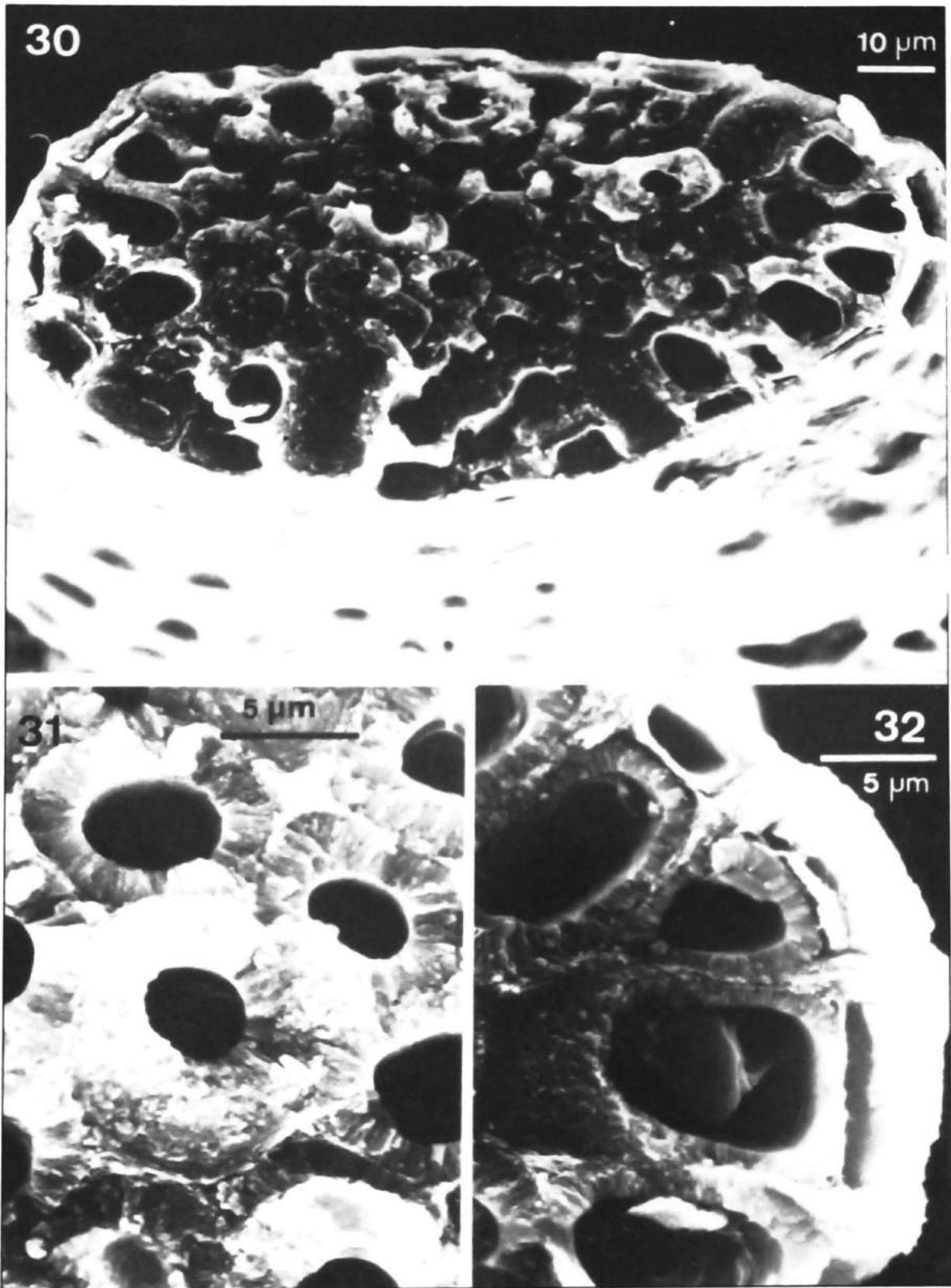


FIG. 29.- Visión superficial de la porción terminal de una rama de *J. pumila* con numerosos tricocitos (tinción con hematoxilina).



FIGS. 30-32.- Micrografías de M.E.B. de secciones transversales de artejos de *J. pu mila*. 30.- Aspecto general de la sección. 31.- Detalle de las células medulares con gruesas paredes con cristales de calcita dispuestos radialmente. 32.- Detalle de las células corticales y epitalianas, estas últimas cubiertas por una gruesa cutícula.

carpogonial son la célula hipogina y el carpogonio, prolongado en una larga tricogina en dirección al ostiolo del conceptáculo (Fig. 41).

No se han obtenido evidencias directas del contacto entre los espermacios y las tricoginas. Después de la presumida fecundación, se producen profundas transformaciones que afectan no sólo a las células reproductoras sino también a las paredes del conceptáculo. Las paredes internas del conceptáculo están formadas por células de paredes delgadas (Fig. 42) que precozmente empiezan a degenerar, aumentando de este modo considerablemente la cavidad del conceptáculo (Fig. 44), a medida que éste continúa su crecimiento.

En el conjunto de los procarpos, las primeras etapas después de la fecundación son difíciles de observar por las pequeñas dimensiones de las células afectadas. La pérdida de la tricogina y los carpogonios, coincide con una gran elongación de las células hipoginas y el inicio de las fusiones entre las células basales (Fig. 43). No hemos observado evidencias de conexiones especiales entre los carpogonios, células hipoginas y células basales; ni la presencia de un tubo de transferencia entre los carpogonios y las células basales. Se origina de este modo una gran fusión discoide que afecta a las células basales. Esta fusión es de sección aproximadamente elíptica, con denso contenido y numerosos núcleos, a la que permanecen unidos en su margen superior las células hipoginas senescentes. A partir exclusivamente de la periferia de la fusión se originan un número reducido (inferior a cuatro) de filamentos gonimoblásticos, que producen en sus extremos grandes carposporangios subesféricos (Fig. 45). En la Tabla I se resumen las dimensiones de estos conceptáculos.

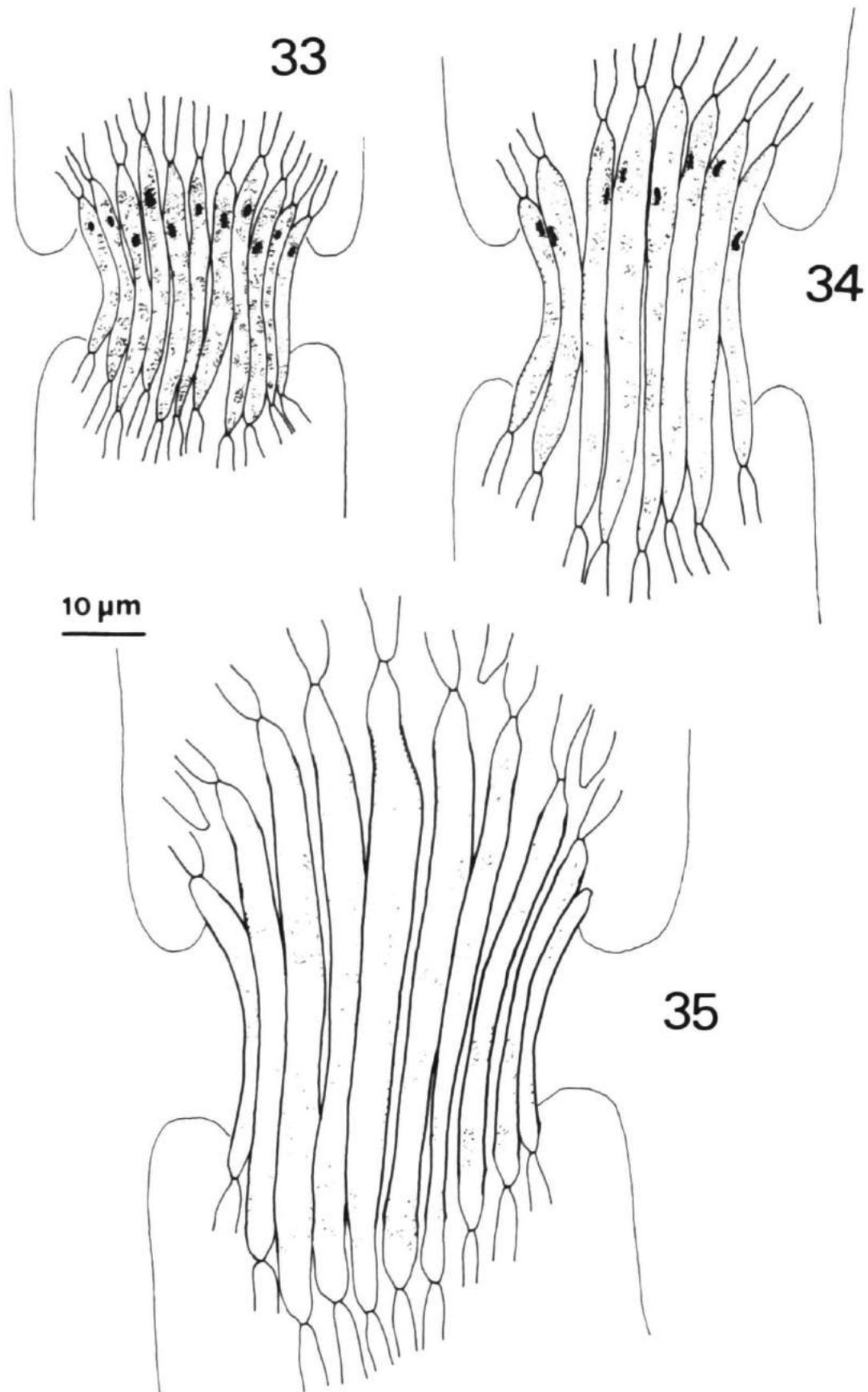
SEGMENTACION DE LA ESPORA: Las primeras etapas de la segmentación de la espora han podido ser observadas detenidamente en el microscopio. La espora una vez que se fija al sustrato adopta inmediatamente forma hemisférica (Fig. 46). Las primeras segmentaciones se producen perpendiculares al sustrato, y se realizan sin aumento del volumen de la espora. Las dos primeras divisiones son perpendiculares la una a la otra (Figs. 47, 48). La segmentación se continúa de forma regular en los cuatro cuadrantes originando una lámina primordial monostromática (Fig. 49). Seguidamente aparecen divisiones paralelas al sustrato, que transforman la lámina en un macizo germinativo que se calcifica y cuyas células marginales comienzan a funcionar como iniciales hipotalianas de la joven costra (Figs. 50, 51).

MULTIPLICACION VEGETATIVA: La capacidad de los talos de formar en algunas ocasiones costras secundarias puede ser considerada como un mecanismo de multiplicación vegetativa. Las costras secundarias (Figs. 4, 8, 10) no sólo fijan las ramas al sustrato, sino que además actúan de forma similar a la costra principal originando varias ramas. La formación en las ramas de un mismo talo de varias costras secundarias, origina grupos de individuos conectados entre sí, al desarrollar estas costras nuevas ramas. Las costras secundarias se forman tanto en individuos con conceptáculos como en talos estériles.

4.- ECOLOGIA

En las Islas Canarias, las pequeñas plantas de *J. pumila* sólo han sido recolectadas sobre talos adultos de *Styopodium zonale*, situados en las paredes poco iluminadas de las rocas del submareal superior, entre 0,5 y 4 m de profundidad. *S. zonale* en Canarias crece exclusivamente en estaciones expuestas, generalmente en el Norte de las islas. La presencia de *J. pumila* puede ser considerada como constante a lo largo de todo el año, pero suele ser más abundante de Octubre a Diciembre. En estos meses el número de ramas por costra es mayor y las ramas son ligeramente más delgadas. Los talos provistos de conceptáculos asexuales, sexuales y con costras secundarias (presumiblemente implicadas en la multiplicación vegetativa) se pueden observar simultáneamente a lo largo de todo el año.

Al igual que en otras especies del género *Jania*, *J. pumila* se encuentra frecuentemente infectada por *Choreonema thuretii*, un endoparásito del que sólo se proyectan al exterior las estructuras reproductoras de forma globosa, en los artejos más jóvenes.



FIGS. 33-35.- Secciones longitudinales axiales de las articulaciones en diferentes estadios de desarrollo.

TABLA I.- Dimensiones de las estructuras vegetativas y reproductoras de *Jania pumi* *la* en las Islas Canarias (datos en μm).

COSTRA:		diámetro:	400-700(900)
		grosor:	75-100
	células hipotalianas	largo:	(5)6-10
	(sección longitudinal)	ancho:	4-5
	células peritalianas	largo:	8-10(12)
	(sección longitudinal)	ancho:	8-10(12)
	células epitalianas	largo:	3-4
	(sección longitudinal)	ancho:	(6)9-11(12)
RAMAS			
articulaciones			
	células articulaciones jóvenes	largo:	(30)40-60(80)
		ancho:	3-5
	células articulaciones viejas	largo:	(60)70-90(110)
		ancho:	3-5
artejos		largo:	(90)135-315(510)
	ancho artejos no ramificados:		60-135(165)
	ancho ápice artejos ramificados:		(90)120-188(240)
	células medulares	largo:	(20)40-80
	(sección longitudinal)	ancho:	3-5
	células corticales	largo:	(5)10-20
	(sección longitudinal)	ancho:	5-10
	células epitalianas	largo:	4-6
	(sección longitudinal)	ancho:	5-12
	células epitalianas	largo:	5-12
	(visión superficial)	ancho:	3-5
CONCEPTACULOS ASEXUALES			
	artejos	largo:	(375)405-615(705)
	(visión superficial)	ancho:	(180)210-315(345)
sección longitudinal			
	diámetro externo:		170-210
	diámetro interno:		120-150
	altura interna:		180-220
	diámetro ostiolo:		30-40
nº bisporangios por conceptáculo:			3-6
	bisporangios	largo:	(100)130-150
		ancho:	30-50
CONCEPTACULOS MASCULINOS			
	artejos	largo:	150-390
	(visión superficial)	ancho máx.:	100-165(217)
sección longitudinal			
	diámetro externo:		90-110
	diámetro interno:		50-70
	altura interna:		100-130
	diámetro ostiolo:		20-30
espermatangio		largo:	5-8
		ancho:	1-2
CONCEPTACULOS CARPOSPOROFITICOS			
	artejos	largo:	300-450(465)
	(visión superficial)	ancho máx.:	(180)210-315(345)
sección longitudinal			
	diámetro externo:		190-210
	diámetro interno:		120-150
	altura interna:		180-220
	diámetro ostiolo:		30-40
fusión		alto:	10-15
		ancho:	15-20
nº filamentos gonimoblásticos por conceptáculo:			< 4
carposporangio		diámetro:	50-70

DISCUSION

El estudio en las Islas Canarias de poblaciones de esta diminuta especie epífita pone de manifiesto que la variación intraespecífica en *Jania* está muy mal conocida y es necesario el estudio detallado de diversas poblaciones para evaluar el rango de variación. Estudios similares en otras especies morfológicamente próximas: *J. pygmaea* Lamouroux, *J. gibbosa* Lamouroux, *J. capillacea* Harvey y *J. compressa* Lamouroux, pueden ayudar a clarificar el problema taxonómico. Mientras tanto, y de forma provisional, proponemos seguir usando el nombre de *J. pumila* para las plantas de Canarias.

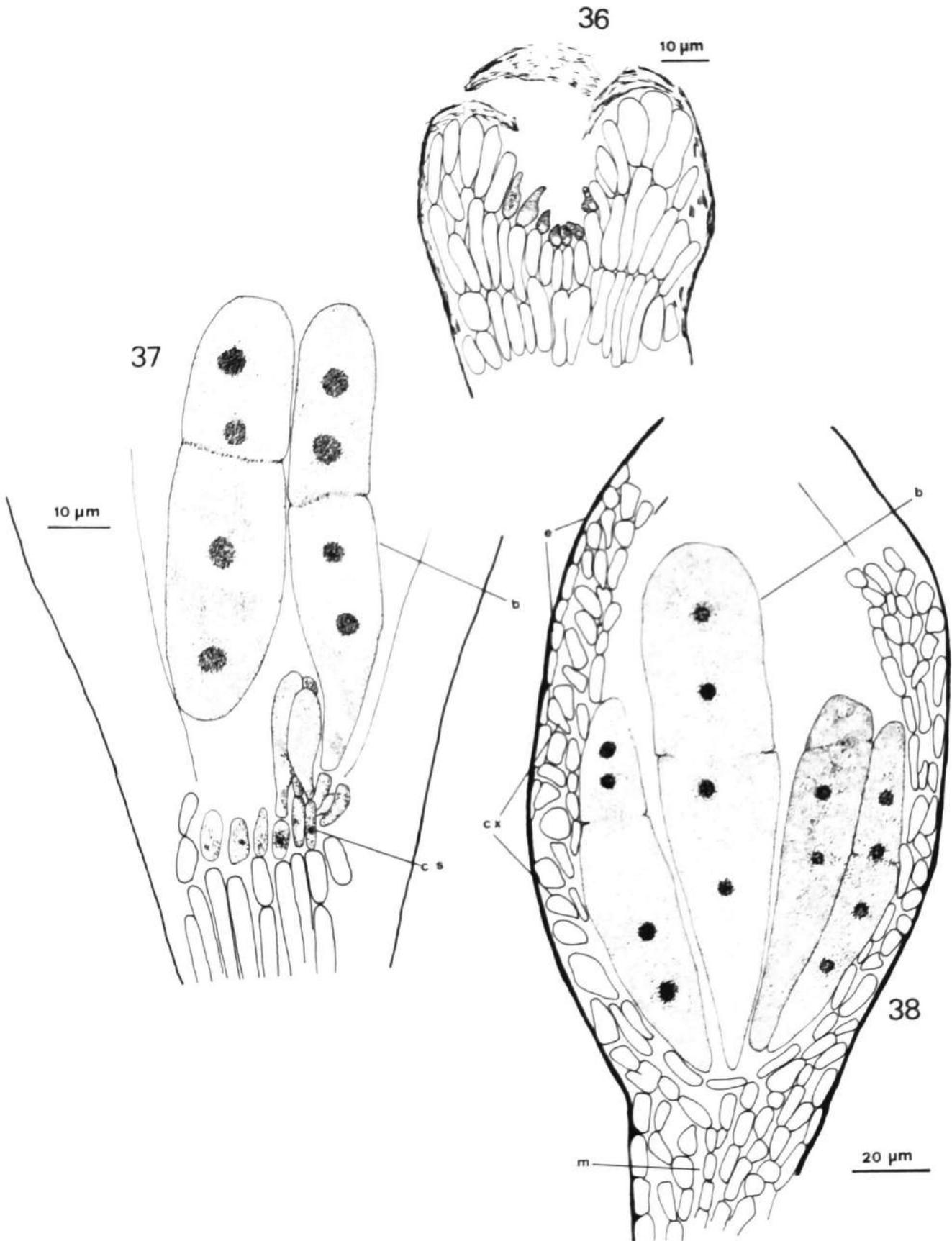
El epifitismo entre las especies de *Jania* es bastante común. En algunos casos este epifitismo es obligado, como al parecer sucede entre *J. pumila* en las Islas Canarias con respecto a la feofícea *Styopodium zonale*. Existen algunos ejemplos con marcada especificidad. Así, *J. radiata* Yendo crece de forma obligada sobre diferentes especies de *Sargassum* (Phaeophyta) en Japón (SEGAWA, 1946). DUERDEN & JONES (1974) señalan que *J. rubens* (L.) Lamouroux en las costas de las Islas Británicas crece preferentemente sobre *Cladostephus* (Phaeophyta). También en las costas del Sur de Australia *J. pusilla* (Sonder) Yendo crece siempre sobre especies del género *Cystophora* (Phaeophyta) (DUCKER et al., 1976). En todos estos casos el alga epífita es siempre una feofícea. El por qué de esta especificidad entre huésped y epífita está por dilucidar. No obstante en este sentido se debe apuntar que DUCKETT & PEEL (1978) han detectado con el microscopio electrónico en las paredes de las carposporas de *J. rubens*, la presencia de "partículas" bien definidas, inmediatamente fuera de la membrana. Según JOHANSEN (1981), estas partículas podrían estar relacionadas con los requerimientos de fijación de *J. rubens*, habitualmente epífita. Es posible que igual requerimiento de otras especies de *Jania*, entre ellas *J. pumila*, esté regulado por aspectos de este tipo.

La germinación de las esporas observadas en *J. pumila* no presenta innovaciones con respecto a los datos previamente publicados para otras especies de este género. Como en todas las coralináceas no parásitas ni endófitas, la segmentación de la espora corresponde al tipo general *Dumontia* (CHEMIN, 1937). Dentro de este grupo pertenece al tipo "*Lithothamnium*" descrito por CABIOCH (1972), equivalente en parte al tipo *Corallina* de CHIHARA (1974).

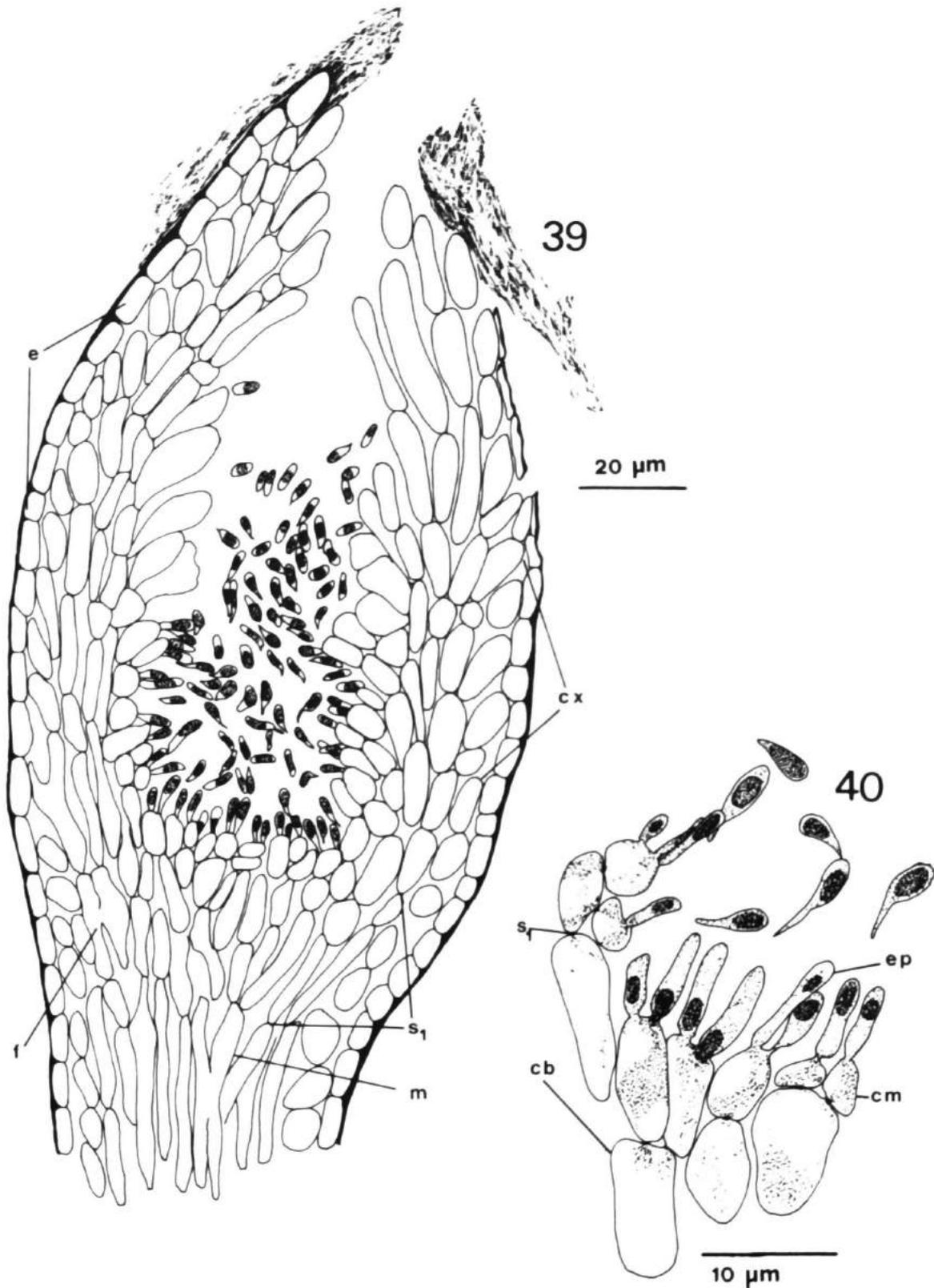
Una vez formado el macizo germinativo, el desarrollo del talo no parece seguir un proceso tan rápido como el descrito por CABIOCH (1966) para *J. rubens*, *J. corniculata* y *Halitilon squamatum* (como *Corallina squamata*). En estas especies la formación de las ramas articuladas es inmediata y sólo ocasionalmente se forman reducidos discos de fijación. En *J. pumila* el proceso no es, por supuesto, tan lento como el descrito por Cabioch para *Corallina*, en la que previamente a la formación de las ramas articuladas se forma una costra más o menos extensa, pero todo parece indicar que necesita un cierto desarrollo previo de la costra antes de formarse la primera rama. La costra, aún reducida, continuará creciendo hasta alcanzar en algunos casos un diámetro máximo de 900 μm . Estas diferencias están ligadas a las relaciones con el sustrato de cada una de estas especies. Las especies de *Corallina* son saxícolas y requieren una firme fijación que es conseguida con una extensa costra. El resto de las especies citadas son epífitas, pero salvo *Jania pumila* que se fija por la costra basal, en el resto no se forma disco y la espora queda retenida entre las ramas del huésped (CABIOCH, 1972). Los talos adultos de estas plantas viven en tremezclados entre las ramas de otras algas, a las que se ligan con la ayuda de ramulas laterales formadas a partir de los artejos basales y que, con frecuencia, actúan como estolones.

La estructura de la costra basal, similar a la descrita por GANESAN (1966) para *J. iyengarii* Ganesan, recuerda a la de ciertas formas incrustantes. El carácter más destacable de la costra se refiere a la morfología de las células, subcúbicas, que contrasta profundamente con las grandes células alargadas de los artejos. La estructura es típicamente "lithothamniode", según la clasificación propuesta por CABIOCH (1972).

El modo en que se originan las ramas a partir de la costra basal no ha podido ser observado en todos sus estadios. Pero todo parece indicar que se forman a partir de un grupo de células iniciales peritalianas que se elongan progresivamente y se transforman en células iniciales apicales. La primera división transversal que sufren estas células conduce a la formación de la primera articulación, con la que cada una de las ramas permanecerá ligada a la costra. Esta capacidad de trans-



FIGS. 36-38.- Secciones longitudinales axiales de conceptáculos asexuales de *J. ru mila*. 36.- Fases iniciales de la formación del conceptáculo. 37-38.- Conceptáculos con bisporangios. (b: bisporangio; cs: célula soporte; cx: córtex; e: epitalo; m: médula).



FIGS. 39-40.- Secciones longitudinales axiales de conceptáculos masculinos de *J. pu mila*. 39.- Aspecto general del conceptáculo. 40.- Detalle de la formación de los espermatangios. (cb: célula basal; cm: célula madre del espermatangio; cx: córtex; e: epitalo; ep: espermatangio; f: fusión celular; m: médula; S₁: sinapsis primaria).

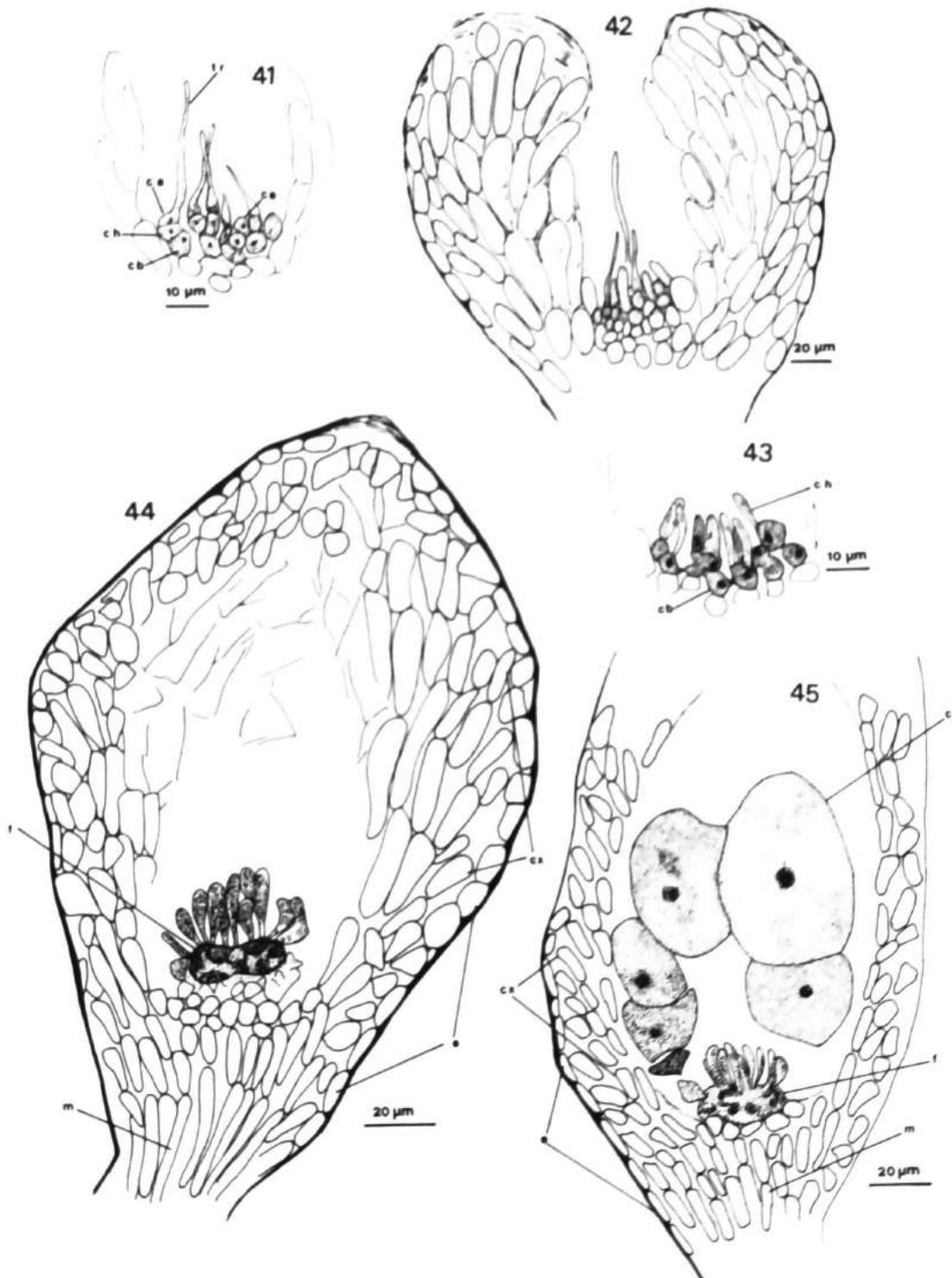
formación de estas células resulta remarcable particularmente en la formación de las costras secundarias. La formación de estas costras es posible que se produzca por el estímulo que supone el contacto de estas células con el sustrato. De las divisiones de estas células se originan, en este caso, células pequeñas, subcúbicas, que constituyen una costra estructuralmente similar a la primaria. Estas costras secundarias confieren a la planta, en ocasiones, aspecto estolonífero, y constituyen un mecanismo de multiplicación vegetativa, similar al señalado por GANESAN (1966) en *J. iyengarii*.

Desde el punto de vista citológico hemos dedicado especial atención a los tricocitos y a las células de la articulación. La presencia de tricocitos no había sido previamente detectada en esta especie, donde son bastante frecuentes en los artejos más jóvenes. En *J. rubens*, sin embargo, la presencia de tricocitos ha sido señalada por numerosos autores: THURET & BORNET (1878), ROSENVINGE (1917) y SUNESON (1937). CABIOCH (1971) los estudia detenidamente y describe el modo de formación. Estos tricocitos, calificados por Cabioch como efímeros, son bicelulares y se originan por transformación de una célula inicial peritaliana. Al perderse el pelo, la célula pelo degenera. La célula subyacente recupera el funcionamiento como célula inicial peritaliana, de manera que en las partes más viejas del talo no se observa en las secciones ningún tipo de modificación que delate la existencia de tricocitos.

Los tricocitos parecen ser comunes en *Jania*. GANESAN (1966) los cita en *J. iyengarii*. Recientemente, GARBARY (1978) con el M.E.B. los encuentra en *J. corniculata* y GARBARY & JOHANSEN (1982), también con el M.E.B. han mostrado que los tricocitos son prácticamente constantes en la tribu Janieae (*Cheilosporum*, *Haliptilon* y *Jania*). Nuestras observaciones con el M.E.B. muestran que los tricocitos de *J. pumila* corresponden al tipo "*Jania*" descrito por GARBARY & JOHANSEN (1982).

Con respecto a la articulación, en *Jania*, como en la mayor parte de las coralináceas, está formada por un solo estrato de células. Las células de la articulación se diferencian directamente a partir de las células iniciales apicales y node las células medulares internas como sucede en *Calliarthron* (JOHANSEN, 1969). En la formación de la articulación llama la atención la precisa sincronización con que las células iniciales se dividen. Esta forma regular en que se forman las células de la articulación, cada 3-5 estratos de células medulares, parece estar de acuerdo con lo previamente señalado para la tribu Janieae. JOHANSEN (1981) apunta para *J. rubens*, articulaciones entre 4-6 estratos de células medulares y entre 5-9 para *Haliptilon squamatum*. En su origen estas células son de largo similar a las medulares pero progresivamente se van elongando. Desde el punto de vista citológico existe muy poca información sobre los diferentes procesos que afectan a las células de la articulación. En nuestras observaciones hemos distinguido como, a diferencia de las células medulares, estas células se elongan paulatinamente con el tiempo, a la vez que aparecen otros fenómenos que afectan al contenido celular y a la pared. Dos procesos tienen lugar simultáneamente. Por un lado se produce una progresiva vacuolización de la célula y el núcleo adquiere forma irregular y es relegado a la periferia, lo que puede ser indicativo de un cierto proceso de degeneración celular. Sin embargo, los más significativos son los fenómenos ligados a la pared celular, cuya composición, en la actualidad desconocida, parece diferir de la de las células medulares.

Las fracturas transversales de los artejos permiten observar la importante calcificación de sus células, y las claras diferencias que existen a nivel de la pared entre las células medulares y las corticales. También en las fracturas es posible observar la gruesa cutícula que cubre totalmente a las células epitalianas. En el M.E.B. la cutícula se destaca por su refringencia, mientras que el carbonato de las paredes resulta prácticamente opaco. También es muy significativa la consistencia de las paredes de las células. Así, mientras las células corticales muestran claramente la disposición de los cristales de calcita perpendiculares al plano de la pared, en las células epitalianas, las paredes laterales presentan una disposición de la calcita más amorfa, y los cristales parecen dispuestos paralelos al plano de la pared, descendiendo por los intersticios de las paredes de las células corticales. Por otra parte, da la sensación de que la calcita y el material cuticular se entremezclan para formar las paredes laterales, de modo que la cutícula queda totalmente ligada a la pared. Esta unión entre cutícula y carbonato podría ser la responsable del mantenimiento de la integridad de la cutícula que impide la pérdida de células epitalianas, como sucede en la mayor parte de las coralináceas, durante la manipulación para el M.E.B.



FIGS. 41-45.- Secciones longitudinales axiales de conceptáculos femenino-carpospo-
 rofíticos de *J. pumila*. 41.- Detalle de las ramas carpogoniales. 42.- Aspecto ge-
 neral del conceptáculo femenino antes de iniciarse los procesos posteriores a la
 fecundación. 43.- Primeras fusiones entre las células basales después de la fecun-
 dación. 44.- Fusión celular carposporofítica ya formada. 45.- Conceptáculo carpos-
 porofítico maduro. (c: carposporangio; ca: carpogonio; cb: célula basal; ce: célu-
 la estéril; ch: célula hipogina; cx: córtex; e: epitalo; f: fusión carposporofíti-
 ca; m: médula; tr: tricogina).

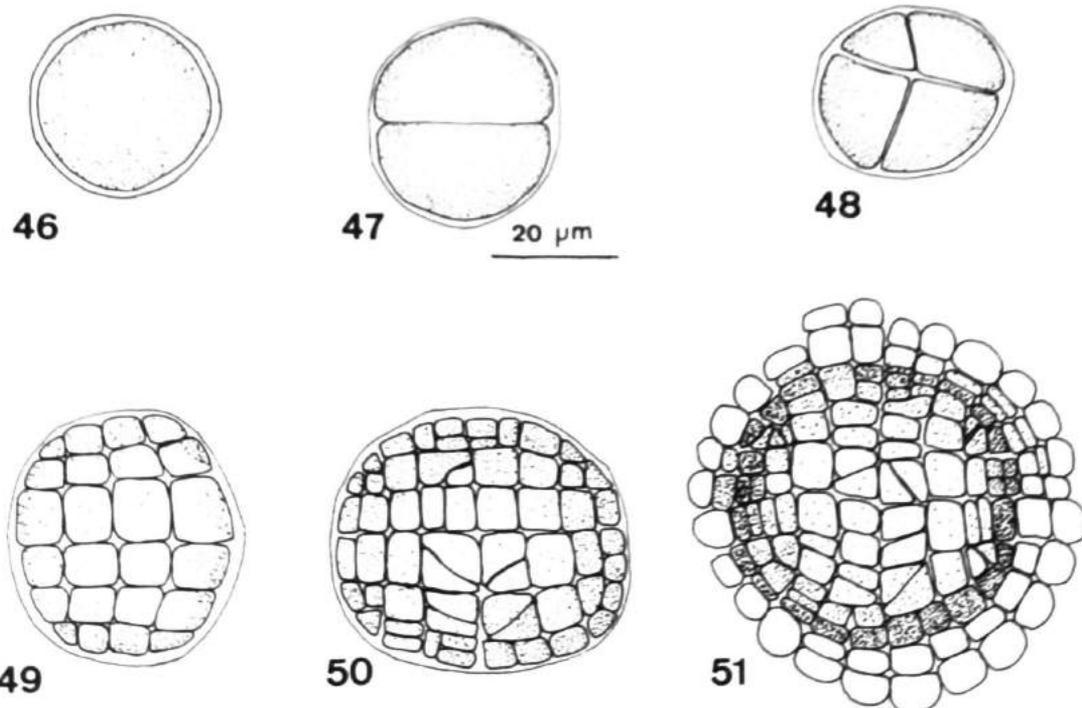
Estos resultados pueden servir para justificar la superficie "tipo *Jania*" descrita por GARBARY & JOHANSEN (1982), aunque parece necesario contrastarlos con observaciones similares en *Corallina*. Las diferencias en los tipos de superficie pueden estar ligadas a mecanismos de protección de las células epitalianas, tal vez ante la imposibilidad de poder ser regeneradas. La rapidez con la que se logra el diámetro definitivo de los artejos y la existencia de células iniciales peritalianas con gruesa pared calcificada en su polo distal, pueden apoyar esta idea.

Desde el punto de vista de la reproducción, *J. pumila* se caracteriza por presentar todos los tipos de conceptáculos durante todo el año. Plantas gametofíticas y esporofíticas conviven sobre el mismo huésped en cualquier época. Paralelamente, no se observan modificaciones significativas en las poblaciones ligadas a las estaciones.

Los conceptáculos de *J. pumila* reúnen todos los caracteres señalados por JOHANSEN & SILVA (1978) como característicos de la tribu Janieae, aunque la fusión celular carposporofítica no alcanza las dimensiones señaladas por estos autores (sólo mide 20 μ m de ancho), está en proporción con las pequeñas dimensiones del conceptáculo y respeta la idea de fusión compacta, de sección elíptica, y apenas el doble de ancha que de alta. Los filamentos gonimoblásticos se forman siempre a partir de los márgenes. Los conceptáculos masculinos presentan una cavidad estrecha (menos de 70 μ m), con el canal que conduce al ostiolo reducido; y en los conceptáculos asexuales el número de esporangios es también muy limitado (menos de 6) y no se ha detectado la presencia de paráfisis entre los esporangios. Salvo en una ocasión que identificamos un tetrasporangio, todos los conceptáculos analizados contenían bisporangios, con dos esporas zonadas binucleadas. Aunque los bisporangios son comunes en las coralináceas (JOHANSEN, 1981) no tenemos referencia de que hayan sido citados previamente en *Jania*. Según SUNESON (1950) las bisporas binucleadas proceden de división meiótica y tienen comportamiento similar a las tetrasporas. La formación de bisporas parece estar ligada con el área de distribución geográfica de las especies. La presencia casi exclusiva de bisporangios en *J. pumila* en las Islas Canarias puede estar relacionada con su límite septentrional de distribución en el Atlántico Oriental.

AGRADECIMIENTOS

Al Prof. H. W. Johansen por sus comentarios a nuestros resultados y a A. Padrón por la asistencia técnica en el microscopio electrónico.



FIGS. 46-51.- Diferentes etapas de la segmentación de una espóra de *J. pumila*.

BIBLIOGRAFIA

- AFONSO-CARRILLO, J., M.C. GIL-RODRIGUEZ & W. WILDPRET DE LA TORRE, 1985. Algunas consideraciones florísticas, corológicas y ecológicas sobre las algas Corallinaceae (Rhodophyta) de las Islas Canarias. *Anales de Biología* 2 (Secc. Esp. 2): 23-37.
- BØRGESEN, F., 1915-1920. The marine algae of the Danish West Indies. II. Rhodophyceae. Copenhagen.
- 1929. Marine algae from the Canary Islands. III. Rhodophyceae, part. II. D. Kgl. d. Vid. Selsk. Biol. Medd., 8(1): 1-97.
- CABIOCH, J., 1966. Sur le mode de formation du thalle articulé chez quelques Corallinacées. C. R. Acad. Sc. Paris, 263D: 339-342.
- 1971. Etude sur les Corallinacées. I. Caractères généraux de la cytologie. Cah. Biol. Mar. 12: 121-186.
- 1972. Etude sur les Corallinacées. II. La morphogenèse: conséquences systématiques et phylogénétiques. Cah. Biol. Mar. 13: 137-287.
- CHEMIN, E., 1937. Le développement des spores chez les Rhodophycées. Rev. Gén. Bot. 49: 205-369.
- CHIHARA, M., 1974. The significance of reproductive and spore germination characteristics to the systematics of the Corallinaceae: non articulated coralline algae. J. phycol. 10: 266-274.
- DECAISNE, M. J., 1842. Mémoire sur les corallines ou polypiers calcifères. Ann. Sci. nat. Bot., ser. II 18: 96-128.
- DUCKER, S.C., J.D. LEBLANC & H.W. JOHANSEN, 1976. An epiphytic species of *Jania* (Corallinaceae, Rhodophyta) endemic to the southern Australia. Contr. Herb. Aust. 17: 1-8.
- DUCKETT, J.G. & M.C. PEEL, 1978. The role of transmission electron microscopy in elucidating the taxonomy and phylogeny of the Rhodophyta. In D.E.G. Irvine & J.H. Price, Modern approaches to the taxonomy of red algae and brown algae. Acad. Press, London: 157-204.
- DUERDEN, R.C. & W.E. JONES, 1974. The host specificity of *Jania rubens* (L.) Lamour. in british waters. 8th Int. Seaweed Symp., Bangor, North Wales, A36.
- GANESAN, E.K., 1966. Studies on the morphology and reproduction of the articulated corallines. I. Phycos 4: 43-60.
- GARBARY, D.J., 1978. An introduction to the Scanning electron microscopy of red algae. In D.E.G. Irvine & J.H. Price, Modern approaches to the taxonomy of red algae and brown algae. Acad. Press, London: 205-222.
- GARBARY, D.J. & H.W. JOHANSEN, 1982. Scanning electron microscopy of *Corallina* and *Halimtilon* (Corallinaceae, Rhodophyta): surface features and their taxonomic implications. J. phycol. 18: 211-219.
- HAMEL, G. & P. LEMOINE, 1953. Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. Arch. Mus. Nat. Hist. Nat. 7(1): 17-128.
- JOHANSEN, H.W., 1969. Morphology and systematics of coralline algae with special reference to *Calliarthron*. Univ. Calif. Publ. Bot. 49: 1-78.
- 1970. The diagnostic value of reproductive organs in some genera of articulated coralline red algae. Br. phycol. J. 5: 79-86.
- 1981. Coralline algae, a first synthesis. C.R.C. Press. Boca Raton, Florida.
- JOHANSEN, H.W. & P.C. SILVA, 1978. Janieae and Lithotricheae: two new tribes of articulated Corallinaceae (Rhodophyta). Phycologia 17: 413-417.
- LAMOUREUX, J.V.F., 1812. Extrait d'une memoire sur la classification des Polypiers coralligènes non entierement pierreux. Nouv. Bull. Sci. Soc. Phylom. Paris 3(5): 181-188.
- LINNEO, C., 1758. Systema Naturae. Vol. 1, 10th ed., L. Salvii, Stockholm.
- MANZA, A.V., 1937. The genera of the articulated corallines. Proc. natl. Acad. Sci. U.S.A. 23: 44-48.
- ROSENVINGE, L. K., 1917. The marine algae of Denmark. Contribution to their natural history. Part. II. Rhodophyceae II (CRIPTONEMIALES). Det. Dansk. Vidensk. Skifter 7(2): 155-284.
- SEGAWA, S., 1946. Systematic anatomy of the articulated corallines. X. *Jania radiata* Yendo. Seibutu 1: 151-156.
- SUNESON, S., 1937. Studien ueber die entwicklungsgeschichte der Corallinaceen. Uni. Lund. N.F. Adv. 2(33): 1-101.
- 1950. The citology of the bispore formation in two species of *Lithophyllum* and the significance of the bispores of the Corallinaceae. Bot. Not., 429-450.
- THURET, G.N. & E. BORNET, 1878. Etudes phycologiques. Masson, Paris.