

Estudios en las especies canarias de *Galaxaura* y *Tricleocarpa* (Galaxauraceae, Rhodophyta)

L. PÉREZ & J. AFONSO-CARRILLO

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

PEREZ, L. & AFONSO-CARRILLO, J. (1993). Studies on the canarian species of *Galaxaura* and *Tricleocarpa* (Galaxauraceae, Rhodophyta). *VIERAEA* 22: 35-63

ABSTRACT: According to recent taxonomic criteria four species of the family Galaxauraceae have been reported from the Canary Islands: *Galaxaura rugosa* (Ellis & Solander) Lamouroux, *G. obtusata* (Ellis & Solander) Lamouroux, *Tricleocarpa cylindrica* (Ellis & Solander) Huisman & Borowitzka and *T. oblongata* (Ellis & Solander) Huisman & Borowitzka. The presence of *Tricleocarpa oblongata* need confirmation (it has not recently been collected and the herbarium material are misidentifications of another species). *Galaxaura obtusata* is a rare species, nevertheless *G. rugosa* is very common. Data on the morphology, anatomy, reproduction, habitat and distribution are given for each species.
Key Words: *Galaxaura*, *Tricleocarpa*, Galaxauraceae, morphology, anatomy, reproduction.

RESUMEN: De acuerdo con los criterios taxonómicos más recientes cuatro especies pertenecientes a la familia Galaxauraceae han sido referidas para Canarias: *Galaxaura rugosa* (Ellis & Solander) Lamouroux, *G. obtusata* (Ellis & Solander) Lamouroux, *Tricleocarpa cylindrica* (Ellis & Solander) Huisman & Borowitzka y *T. oblongata* (Ellis & Solander) Huisman & Borowitzka. *Tricleocarpa oblongata* no ha sido recolectada durante este estudio y el material depositado en herbario corresponde a determinaciones incorrectas de las otras especies. Su presencia en Canarias necesita confirmación. *Galaxaura obtusata* es bastante rara, mientras que *G. rugosa* es la especie más común. Para cada especie se aportan datos sobre su morfología, anatomía, reproducción, hábitat y distribución.
Palabras Clave: *Galaxaura*, *Tricleocarpa*, Galaxauraceae, morfología, anatomía, reproducción.

INTRODUCCIÓN

Los géneros *Galaxaura* y *Tricleocarpa* (Nemaliales, Rhodophyta) agrupan a una serie de organismos bentónicos de clara distribución pantropical, en muchos casos mal conocidos, y por lo tanto, con problemas taxonómicos importantes. Según CHAPMAN (1973) se

trata de un grupo posiblemente originario de la región Indopacífica con pocas especies en las costas atlánticas. PAPPENFUSS et al. (1982) y HUISMAN & BOROWITZKA (1990) han recopilado abundante información sobre la historia de estos organismos.

Los primeros naturalistas que estudiaron las plantas actualmente incluidas en los géneros *Galaxaura* y *Tricleocarpa*, las consideraron como pólipos y las incluyeron en el reino animal. Las primeras descripciones de especies se deben a ELLIS & SOLANDER (1786) que las incluyeron dentro del género *Corallina* que LINNAEUS (1759) había creado para organismos similares a los pólipos y calcificados. Linnaeus consideraba que todas las sustancias calcáreas tenían un origen animal e incluyó a *Corallina* en este reino, criterio que siguieron Ellis & Solander.

El Género *Galaxaura* fue creado por LAMOUREUX (1812) incluyéndolo en la familia Corallinaceae, nueva familia por él creada para agrupar a los "polypiers phytoïdes". Sin realizar descripciones ni ilustraciones, Lamouroux acredita el género con las especies previamente descritas por ELLIS & SOLANDER (1786). Posteriormente, LAMOUREUX (1816) ofrece los basiónimos y las localidades tipo de las 12 especies por él reconocidas. Lamouroux continúa considerando animales a estos organismos. También, LAMARCK (1816) se refiere a estos organismos utilizando los términos "animaux sans vertèbres".

DECAISNE (1842) discute los criterios que habían sido empleados hasta ese momento en la clasificación de los pólipos, poniendo de relieve que todos los organismos incluidos por Lamouroux en la familia Corallinaceae eran vegetales. Decaisne revisó las colecciones de Lamarck y Lamouroux, y prestó particular atención a los caracteres de la reproducción, concluyendo que por estos caracteres estos organismos eran inequívocamente algas. Decaisne reconoce 13 especies que separa en tres secciones diferentes (Dichotomaria, Eugalaxaura y Microthoe) basadas fundamentalmente en caracteres morfológicos. KÜTZING (1849) y AGARDH (1876) siguen el esquema propuesto por Decaisne. Sin embargo, J. Agardh, describe una nueva sección, *Alysium*.

A KJELLMAN (1900) se debe el estudio más exhaustivo realizado sobre el género *Galaxaura*. A diferencia de los investigadores anteriores, que aplicaron exclusivamente caracteres morfológicos, Kjellman usa los caracteres anatómicos como el criterio principal para el establecimiento de especies nuevas y su agrupamiento en secciones. Kjellman describe 47 nuevas especies, y en su monografía son tratadas 62 especies, en las que las detalladas descripciones están acompañadas de una extensa iconografía. Diez especies descritas previamente no son tratadas en este estudio. Kjellman subdivide el género en 9 secciones, de acuerdo con la estructura del córtex.

El esquema taxonómico propuesto por Kjellman ha sido referencia obligada desde el momento de su publicación. Sin embargo, muchas objeciones fueron planteadas por autores posteriores, debido a que, como más tarde se ha comprobado, muchas de las especies descritas por Kjellman estaban basadas en fragmentos de plantas y no tuvo en cuenta la variación anatómica que puede existir dentro de una misma especie en función de las condiciones ambientales.

El primero en discutir los criterios utilizados por Kjellman fue HOWE (1917) quien dio a conocer la existencia de dimorfismo estructural entre plantas gametofíticas y esporofíticas en *G. obtusata*, incluida en la sección *Dichotomaria*. La anatomía de los gametófitos era típica de la subsección *Spissae*, mientras que la mostrada por los esporófitos era la propia de

Cameratae. En estudios posteriores (HOWE, 1918) remarcó la existencia de dimorfismo estructural en el género. Así por ejemplo, tetrasporófitos de *G. marginata* exhibían caracteres anatómicos típicos de la sección Brachycladia, mientras los gametófitos se relacionaban con la sección Vepreculae. Howe también sugirió una posible relación entre miembros de las secciones Rhodura y Microthoe de Kjellman.

Los descubrimientos de Howe incitaron a muchos investigadores a agrupar en "pares de especies" a los gametófitos y esporófitos ligados por ambientes y abundancia. En ese sentido se decanta BØRGESSEN (1927) al estudiar las especies de las Islas Canarias. En años sucesivos, muchos de los nombres incluidos en la monografía de Kjellman son considerados como superfluos y reducidos a sinónimos (HOWE, 1920; BØRGESSEN, 1927; TANAKA, 1936; SVEDELIUS, 1945). Sin embargo, las posibles relaciones entre esporófitos y gametófitos se han basado en observaciones de campo y hasta el presente no se han realizado cultivos que permitan confirmar esas suposiciones. Recientemente, en las revisiones de PAPENFUSS & CHIANG (1969) y PAPENFUSS et al. (1982) se han reducido a sinónimos 29 especies incluidas en la monografía de Kjellman.

La reproducción de *Galaxaura* fué descrita por primera vez en detalle por SVEDELIUS (1942) en *G. obtusata* (Ellis & Solander) Lamouroux, (como *G. corymbifera* Kjellman) y en *G. diesingiana* Zanardini. Las dos especies mostraron idéntico desarrollo del cistocarpo, en el que la fecundación es seguida por la fusión del carpogonio con la células hipógina y basal. Los filamentos gonimoblásticos se originan a partir de esta fusión, formando centros secundarios de gonimoblastos, y se curvan eventualmente para formar las paredes del cistocarpo. Todos los filamentos del cistocarpo eran por tanto diploides y fértiles. Previamente, SCHMITZ & HAUPTFLEISH (1897) habían descrito paráfisis estériles en el cistocarpo de *G. fragilis* (ahora *Tricleocarpa cylindrica*). SVEDELIUS (1942) no aceptó esta interpretación y señaló que las paráfisis estériles así descritas eran "jóvenes filamentos gonimoblásticos de regeneración".

ZHOU & CHEN (1983) describieron los cistocarpos de *G. oblongata* (Ellis & Solander) Lamouroux, *G. pacifica* Tanaka y *G. glabruiscula* Kjellman. Según estos autores, los cistocarpos presentan verdaderas paredes (con un pericarpo estéril) y gonimoblastos partiendo de un sólo centro, localizado basicentralmente. *G. pacifica* y *G. glabruiscula* habían sido reducidas a sinónimos de *G. rugosa* por PAPENFUSS et al. (1982).

Los únicos cultivos realizados para confirmar el ciclo vital de estas algas se deben a MAGRUDER (1984), en *Galaxaura oblongata* (Ellis & Solander) Lamouroux [según HUISMAN & BOROWITZKA (1990), se trata de *Galaxaura cylindrica* por los caracteres del cistocarpo], donde estudió la reproducción y el ciclo vital. Según Magruder, *G. oblongata* muestra un ciclo vital trifásico heteromórfico en el que los gametófitos macroscópicos alternan con tetrasporófitos microscópicos filamentosos. De esta manera, en el género *Galaxaura* son incluidas especies con alternancia heteromórfica de generaciones, y otras con alternancia isomórfica, no comprobada en cultivos, pero con la evidencia de la existencia en la naturaleza de gametófitos y esporófitos morfológicamente similares ("pares de especies" propuestos por Howe). Además MAGRUDER (1984) encontró que los cistocarpos tenían un pericarpo estéril, con paráfisis estériles entremezcladas con los filamentos gonimoblásticos, idénticas a las descritas por SCHMITZ & HAUPTFLEISCH (1897).

Recientemente, HUISMAN & BOROWITZKA (1990) en su revisión de las especies australianas han propuesto el género *Tricleocarpa* para agrupar a *Galaxaura cylindrica* y *G. oblongata*, caracterizadas por presentar alternancia de generaciones heteromórfica (esporófitos microscópicos filamentosos) y por desarrollar pericarpos estériles en los cistocarpos.

Desde los estudios de SVEDELIUS (1942) en los que comprobó la formación directa de los filamentos a partir del carpogonio fecundado, estas plantas fueron aceptadas en el orden Nemaliales y familia Chaetangiaceae. PARKINSON (1983) debido a los problemas nomenclaturales ligados al nombre *Chaetangium* defendió abandonar ese nombre y proponer la conservación de *Suhria*, al mismo tiempo que proponía un nuevo nombre de familia (Galaxauraceae Parkinson) para reemplazar a Chaetangiaceae Kützinger.

Algunos autores (DESIKACHARY, 1958, 1963, 1982; CHADEFAUD, 1960) han propuesto que la familia Galaxauraceae (como Chaetangiaceae) sea elevada al rango de orden. Se basan en el hecho de que en algunas especies se ha descrito que el núcleo fecundado migra a la célula hipógina que actúa como célula auxiliar. Este tipo de desarrollo ha sido citado en varias especies (ver revisión de MAGRUDER, 1984). Sin embargo, debido a las dificultades que existen para precisar las primeras etapas postfecundación la posibilidad de interpretaciones incorrectas es elevada, y no existen evidencias claras de que la célula hipógina actúe como célula auxiliar. CHIANG (1970) no acepta el orden Galaxurales (como Chaetangiales) en base a que la posición de inicio del gonimoblasto no parece un carácter consistente. Además, en un amplio número de especies de *Scinia* y en *Galaxaura oblongata* (MAGRUDER, 1984) se ha mostrado el desarrollo directo a partir del carpogonio fecundado. Según HUISMAN (1985) en la mayoría de las especies de Galaxauraceae el gonimoblasto se forma directamente del carpogonio, y dadas las similitudes vegetativas y reproductoras que existen entre algunos miembros de Galaxauraceae y de Liagoraceae, mantener la familia Galaxauraceae como miembro de Nemaliales parece bien justificado en el momento actual.

Según PRICE et al. (1988) al menos 12 nombres específicos diferentes de *Galaxaura* han sido aplicados a las plantas presentes en las Islas Canarias. Estos son: *G. adriatica* Zanardini, *G. coarctata* Kjellman, *G. cylindrica* (Ellis & Solander) Lamouroux, *G. decaisne* J. Agardh, *G. elongata* J. Agardh, *G. flagelliformis* Kjellman, *G. lapidescens* (Ellis & Solander) Lamouroux, *G. oblongata* (Ellis & Solander) Lamouroux, *G. obtusata* (Ellis & Solander) Lamouroux, *G. rugosa* (Ellis & Solander) Lamouroux, *G. squalida* Kjellman y *G. umbellata* Lamouroux.

Las primeras citas para Canarias se deben a DECAISNE (1842), que citó *G. lapidescens* y *G. umbellata*. Posteriormente fueron referidas por: J. AGARDH (1876) *G. lapidescens*; PICCONE (1884) *G. cylindrica*; VICKERS (1896) *G. decaisne*; KJELLMAN (1900) describe la nueva especie *G. coarctata* en material procedente de Canarias; SAUVAGEAU (1912) *G. oblongata*. BØRGESEN (1927) en su estudio de las algas marinas de Canarias, revisa las referencias anteriores y cita solamente cuatro especies: *G. flagelliformis* (considera, siguiendo los criterios de Howe que *G. squalida* y *G. flagelliformis* constituyen un "par de especies", e incluyen a *G. rugosa* y *G. decaisne*, como sinónimos), *G. oblongata* (que incluye a *G. adriatica*), *G. cylindrica* y *G. obtusata*.

GIL-RODRÍGUEZ & AFONSO-CARRILLO (1980) no siguen los criterios de Børgesen y citan en su catálogo: *G. cylindrica*, *G. flagelliformis*, *G. oblongata*, *G. obtusata* y *G.*

squalida. Posteriormente, AFONSO-CARRILLO et al. (1984) de acuerdo con los estudios de PAPENFUSS et al. (1982) proponen sólo cuatro especies: *G. oblongata* (que incluye a *G. cylindrica*), *G. lapidescens* (que reemplaza a *G. flagelliformis*), *G. rugosa* (que reemplaza a *G. squalida*) y *G. obtusata*. Estos criterios se han mantenido en las publicaciones posteriores a esta fecha referentes a las Islas Canarias.

El presente estudio, que está englobado dentro del Proyecto DGICYT PB89-0601 "Flora marina de las Islas Canarias", fue diseñado con el propósito de clarificar la posición taxonómica de las plantas que crecen en las Islas Canarias y aplicar los nuevos criterios taxonómicos propuestos por HUISMAN & BOROWITZKA (1990).

MATERIAL Y MÉTODO

El estudio ha sido realizado a partir de plantas frescas procedentes de recolecciones realizadas durante el periodo Noviembre-1990 a Octubre-1991, principalmente en localidades de la isla de Tenerife, Lanzarote y La Palma, así como, material de herbario depositado en TFC (Departamento de Biología Vegetal, Universidad de La Laguna). Para el estudio anatómico se realizaron secciones transversales o longitudinales con una hoja de afeitar. Las secciones fueron descalcificadas en líquido de Perenyí (30 ml de ácido crómico al 1 %, 30 ml de ácido nítrico al 20 % y 40 ml de alcohol absoluto), y teñidas con anilina azul al 1% en agua, y estudiadas en un microscopio Nikon. Para el estudio del material de herbario se procedió a su rehidratación durante 24 horas en solución de agua con detergente. La iconografía fue realizada por medio de una cámara clara de tubo de un microscopio Zeiss de contraste. Las medidas fueron realizadas con un micrométrico Nikon.

RESULTADOS

Clave de las especies de *Galaxaura* y *Tricleocarpa* estudiadas:

1. Córtez carente de filamentos asimiladores; plantas intensamente calcificadas con aspecto articulado debido a las roturas de la capa calcificada a nivel de las ramificaciones; diámetro de las ramas de 0,5 a 1 mm

Tricleocarpa cylindrica (Ellis & Solander) Huisman & Borowitzka

1. Córtez con filamentos asimiladores; plantas articuladas o no; diámetro de las ramas generalmente superior a 1 mm. (2)

2. Filamentos asimiladores recubriendo incluso los ápices de las plantas; córtex de tipo filamentososo después de la descalcificación

Galaxaura rugosa (Ellis & Solander) Lamouroux (esporófito)

2. Filamentos asimiladores nunca en los ápices de las plantas; córtex pseudoparenquimatoso. (3)

3. Plantas con aspecto segmentado debido a constricciones en las ramas; diámetro de las ramas de 2 a 4 mm; escasa calcificación; cenocitos rectangulares en la capa cortical interna.

Galaxaura obtusata (Ellis & Solander) Lamouroux

3. Plantas no segmentadas; diámetro de las ramas de 1 a 2 mm; calcificación abundante; cenocitos lobulados en la capa cortical interna

Galaxaura rugosa (Ellis & Solander) Lamouroux (gametófito)*Galaxaura* Lamouroux, 1812.

Plantas calcificadas con ramificación dicótoma; ocasionalmente con proliferaciones. Ramas cilíndricas o aplanadas; las aplanadas originadas a menudo de una porción basal cilíndrica. Construcción multiaxial con médula interna de filamentos entremezclados que producen filamentos radiales que originan el córtex. Córtex calcificado, en el gametófito es pseudoparenquimatoso formado por tres capas, la capa o las dos capas mas internas de células grandes, poco coloreadas, que a menudo se fusionan lateralmente. El resto de capas consisten en células progresivamente más pequeñas y más pigmentadas. Córtex del esporófito de dos tipos: esencialmente filamentososo con o sin células basales hinchadas soportando filamentos asimiladores, o pseudoparenquimatoso, con 3-6 capas de células grandes y poco coloreadas.

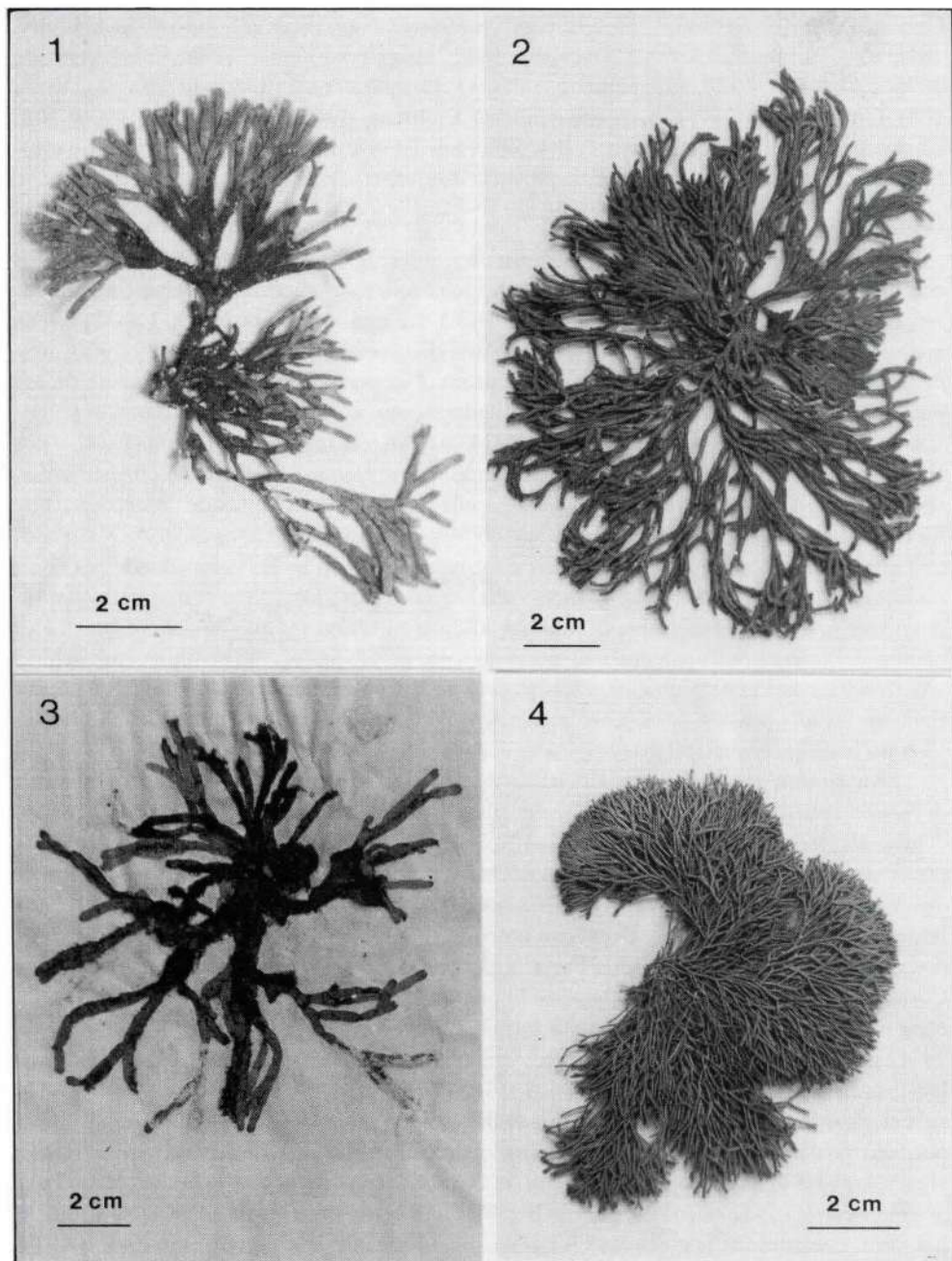
Ramas carpogoniales tricelulares (carpogonio distal, célula hipógina y célula basal). Antes de la fecundación la célula hipógina produce de 3-4 ramas estériles de células grandes; la célula basal produce de 3-4 ramas de células pequeñas, que pueden seguir dividiéndose pero no forman un pericarpo. Después de la fecundación los primeros gonimoblastos aparecen directamente del carpogonio y se irradian hacia afuera. Las células de las ramas estériles de la célula hipógina se reducen en tamaño. Algunos de los filamentos gonimoblásticos crecen lateralmente y se curvan distalmente hacia el córtex, formando la pared del cistocarpo. Los cistocarpos maduros tienen una célula central de fusión compuesta por el carpogonio, célula hipógina y célula basal. Los carposporangios se producen terminalmente a partir de filamentos gonimoblásticos en toda la superficie del cistocarpo y se proyectan hacia el centro de la cavidad. Después de la liberación de las carposporas, nuevos carposporangios pueden formarse dentro de la vieja pared esporangial. Los espermatangios se forman en cavidades originadas a partir de la profusa ramificación de filamentos subcorticales cerca del ápice de la planta. Los espermatangios se forman lateral y terminalmente en los filamentos que están dentro de la cavidad. Tetrasporangios cruciados formados a partir de los filamentos asimiladores, sobre las pequeñas células que soportan la capa cortical externa o sobre las células corticales externas.

Galaxaura rugosa (Ellis & Solander) Lamouroux 1816:263.

Børgesen, 1916: 100; Børgesen, 1949: 40; Chapman, 1963: 62; Decaisne, 1842: 117; Huisman & Borowitzka, 1990: 150; J. Agardh, 1876: 528; Kützing, 1849: 530; Kützing, 1858: 15; Lamouroux, 1821: 21; Lawson & John, 1982: 188; Papenfuss et al., 1982: 421; Steentoft, 1967: 123; Svedelius, 1953: 18.

Basiónimo: *Corallina rugosa* Ellis & Solander, 1786: 115.

Sinónimos: *Galaxaura coarctata* Kjellman, 1900: 53. *Galaxaura flagelliformis* Kjellman, 1900: 47; Afonso-Carrillo, 1977: 107; Børgesen, 1916: 93; Børgesen, 1927: 65; González-Henríquez, 1975: 78; Taylor, 1928: 138. *Galaxaura elongata*



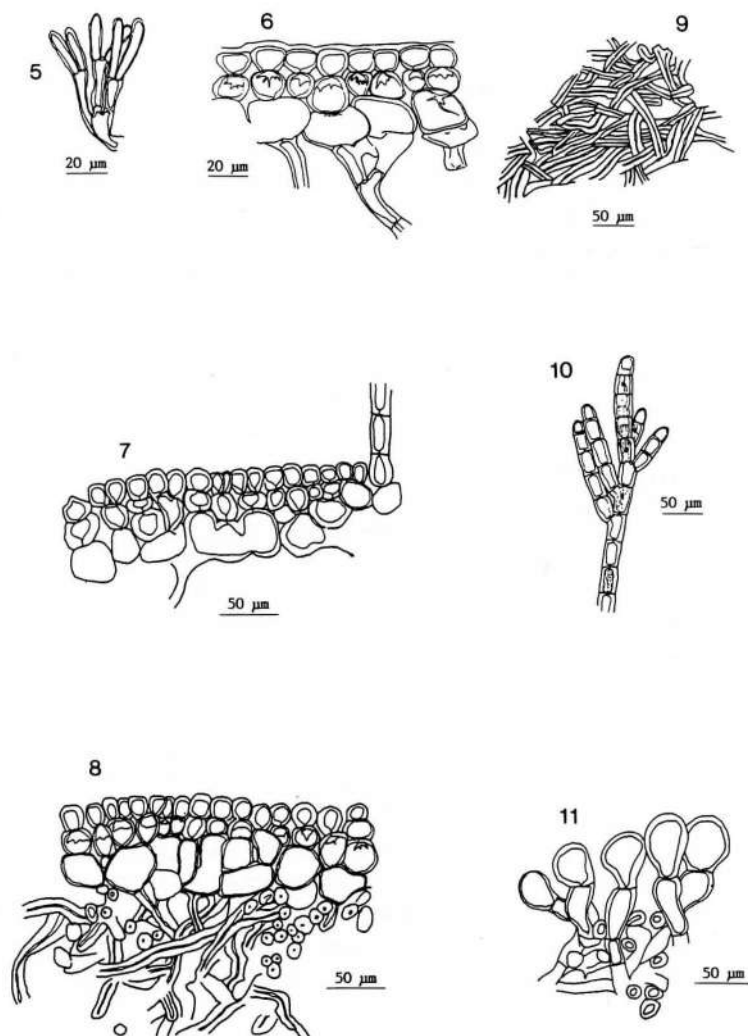
Figs. 1-4: Hábito de las especies estudiadas: 1.- *Galaxaura rugosa* (gametófito). 2.- *Galaxaura rugosa* (esporófito). 3.- *Galaxaura obtusata* (esporófito). 4.- *Tricleocarpa cylindrica* (gametófito).

Chiang, 1969: 312; Sartoni, 1974: 291. *Galaxaura lapidescens* (Ellis & Solander) Lamouroux, 1816: 264; Børgesen, 1916: 95; Decaisne, 1842: 116; Díaz-Piferrer, 1984: 528; J. Agardh, 1876: 530; Kusel, 1972: 193; Kützing, 1858: 18; Papenfuss et al., 1982: 407; Taylor, 1928: 138; Taylor, 1960: 337. *Galaxaura squalida* Kjellman, 1900: 55; Børgesen, 1916: 102; Chapman, 1963: 66; Díaz-Piferrer, 1984: 528; Howe, 1918: 191; Kusel, 1972: 193; Oliveira-Filho & Ugadim 1974: 77; Taylor, 1928: 140; Taylor, 1960: 339.

Gametófito

Morfología: Plantas de hasta 12.5 cm de altura (Fig. 1), formando tufos redondeados o almohadillados. Ramificación dicotoma; a veces con tricotomías o proliferaciones mayores. Ramas cilíndricas; diámetro en fresco de 0.5-1.2 mm en los ápices y 1-1.5 (-2) en las zonas basales. La distancia máxima entre dos dicotomías varía entre 10-29 (-43) mm, originando plantas de aspecto laxo o compacto. Las porciones basales y medias de las plantas están cubiertas por filamentos asimiladores, que no existen en los últimos segmentos. En algunos casos, los filamentos asimiladores están restringidos a la porción basal, o por el contrario recubren toda la planta, a excepción de los ápices. La superficie de los últimos segmentos (glabros) es lisa o con ligeras anulaciones características de la especie. Los filamentos asimiladores recubren las ramas de forma homogénea (rodeando todo el perímetro) o irregular. Verticilos de filamentos asimiladores surgen en las zonas donde el córtex está fragmentado. El color de las plantas varía desde el rojo-anaranjado al rosa pálido en las porciones jóvenes (zonas glabras); rojo más oscuro en las más viejas (zonas hirsutas). Las plantas del intermareal aparecen a menudo de color rosa-blancuecino posiblemente debido a la fotodestrucción de pigmentos. Las plantas se fijan al sustrato por medio de una masa rizoidal. En una ocasión se observó crecimiento de tipo estolonífero: una rama paralela al sustrato con fijación lateral que originaba nuevas ramas erectas.

Anatomía: Los ápices constituyen la zona de crecimiento de la planta. En el interior del hueco apical se encuentran los jóvenes filamentos vegetativos reunidos en ramilletes de células alargadas (Fig. 5). El ápice está relleno de mucílago, que es expulsado al exterior al presionar. Filamentos medulares entremezclados de forma progresivamente más compacta desde los ápices a las zonas basales. Filamentos medulares constituidos por células hialinas largas, con gruesas paredes, y diámetros entre 7-22 μm (Fig. 8), longitudinalmente orientados en la zona axial y recurvados hacia la periferia donde se ramifican y unen al córtex. Córtex pseudoparenquimatoso, constituido por tres o cuatro capas de células (Figs 6-8). La capa más interna (a veces doble) está formada por grandes células hialinas globosas, de 29-47 μm de ancho y 24-36 μm de alto. A menudo, dos o más células se fusionan entre sí originando grandes cenocitos lobulados (Fig. 7). La capa media la constituyen células subesféricas, más pequeñas de 17-27 μm de diámetro, pigmentadas generalmente sólo en su porción más distal. Células de la capa externa totalmente pigmentadas, esféricas o subesféricas, algo aplanadas distalmente, de 14-24 μm de diámetro. Los filamentos asimiladores surgen de células de la capa externa del córtex (Fig. 7). Filamentos asimiladores de hasta 0.6 mm de longitud, constituidos por células cilíndricas de 17-19 μm de diámetro por 19-38 μm de largo, a veces ramificados en la porción terminal (Fig. 10). La zona basal del talo adyacente a la masa rizoidal está desprovista de córtex; los filamentos medulares se encuentran estrechamente entrelazados (Fig. 9) y originan hacia el exterior filamentos asimiladores y fila-



Figs. 5-11.- *Galaxaura rugosa* (gametófito), anatomía: 5.- Filamento vegetativo joven del hueco apical. 6.- Sección del córtex en la zona apical. 7.- Sección del córtex en la zona media. 8.- Sección del córtex en la zona basal. 9.- Sección de la médula en la región basal. 10.- Filamento asimilador ramificado. 11.- Sección del córtex de transición.

mentos rizoidales, hialinos y recurvados. Algo más arriba existe un córtex de transición, en el que los filamentos medulares originan grandes células terminales piriformes (Fig. 11).

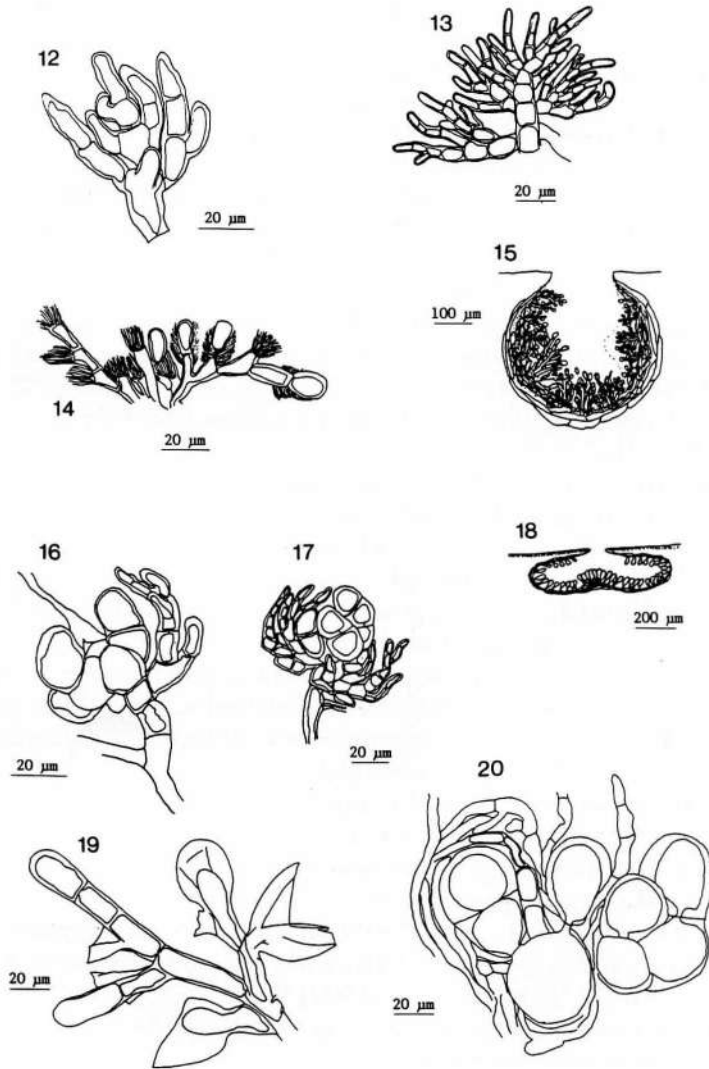
Estructuras reproductoras: Gametófitos dioicos morfológicamente no diferenciables. En los gametófitos masculinos, la formación del conceptáculo espermatangial comienza con el alargamiento de una célula terminal de una rama filamentososa que ocupa una posición vegetativa normal dentro del hueco apical de una rama del talo. Esta célula terminal se divide, y la célula apical resultante sigue dividiéndose (Fig. 12) mientras que las células que va dejando hacia abajo producen ramas filamentosas laterales que siguen el mismo patrón de división que la principal (Fig. 13). Todas las ramas continúan creciendo; se curvan distalmente y forman un conceptáculo (Fig. 15) con los filamentos delimitando la cavidad y proyectándose en su interior (Fig. 14). La cavidad del conceptáculo queda delimitada por células grandes, mientras que hacia el interior se proyectan las últimas ramificaciones, más delgadas. Los conceptáculos, esféricos, de 185-525 μm de diámetro, son numerosos en los últimos segmentos apicales. Los espermatangios, piriformes de 6-10 μm de ancho por 12-15 μm de largo, se forman en los ápices de estos filamentos. Después de su liberación como espermacios, se siguen formando nuevos espermatangios dentro de las viejas paredes, cuyos restos forman como un collarite deshilachado (Fig. 14). Conceptáculos vacíos pueden reconocerse en las zonas medias de la planta.

En los gametófitos femeninos, las ramas carpogoniales se desarrollan a partir de las células terminales de filamentos vegetativos, que se alargan y dividen dos veces, originando una rama tricelular. La célula superior (carpogonio) desarrolla una larga tricógina; la media (hipógina) origina ramas de células grandes de 23 μm de diámetro, y la basal, filamentos de células delgadas de 10 μm de diámetro y alargadas (Figs 16-17). Los cistocarpos maduros forman una cavidad de 450-900 μm de ancho y hasta 200 μm de alto (Fig. 18). Después de la fecundación el carpogonio pierde la tricógina y empieza a formar gonimoblastos. Las células grandes aparecen entonces con sus sinapsis engrosadas, y los filamentos formados a partir de la célula basal envuelven y se entremezclan con las ramas de grandes células y primeros gonimoblastos (Fig. 20). En una etapa posterior, no se observan las ramas de células grandes; los filamentos gonimoblásticos con células de 12-17 μm de diámetro ocupan la porción distal, mientras que los filamentos delgados (de 5-10 μm de diámetro) continúan creciendo en la zona basal y se entremezclan alrededor del filamento que sostiene al cistocarpo en formación. Los filamentos con carposporangios ovoides, de 30-35 μm de diámetro por 55-60 μm de largo, se proyectan de todas las paredes al interior de la cavidad. Después de la liberación de carposporas, nuevos carposporangios vuelven a formarse dentro de las viejas paredes, que no forman collarites (Fig. 19).

Esporófito

Morfología: Esporófitos de hasta 13.5 cm de altura (Fig. 2), con ramificación dicótoma irregular, en ocasiones surgiendo tres o más ramas de un mismo punto. Ramas cilíndricas de 1-2 mm de ancho. La distancia máxima entre dos dicotomías varía entre 4-27 mm. Ramas abundantemente recubiertas por filamentos asimiladores, distribuidos de forma homogénea desde los ápices hasta la base (Fig. 2). Ramas de color rojo, variable según la exposición a la luz, con las zonas apicales generalmente menos pigmentadas.

Anatomía: En el hueco apical se observan filamentos asimiladores con pocas células (Fig. 21). Los filamentos vegetativos iniciales son delgados, de 7-15 μm de diámetro por



Figs. 12-20.- *Galaxaura rugosa* (gametófito): 12-13.- Etapas iniciales del desarrollo del conceptáculo espermatangial. 14.- Rama espermatangial con espermatangios. 15.- Sección del conceptáculo espermatangial maduro. 16-17.- Ramas carpogoniales en el hueco apical. 18.- Cistocarpio maduro con carposporangios proyectándose en la cavidad. 19.- Detalle de rama carposporangial con restos de paredes de carposporangios y nuevos carposporangios en formación. 20.- Etapa inicial del desarrollo del cistocarpio con gonimoblastos iniciales, ramas de células grandes de la célula hipógina y ramas estériles de la célula basal.

19-65 μm de largo; no forman ramilletes tan densos como en el gametófito (Fig. 22). Divisiones celulares transversales conducen al alargamiento de las ramas, mientras que las células subbasales de estos filamentos jóvenes se engruesan (Fig. 23). Células situadas por debajo de éstas forman ramas laterales hacia la médula que dan mayor consistencia al córtex (Figs 24-25). Filamentos medulares largos, hialinos de 10-24 μm de diámetro, con la misma disposición que en el gametófito (Figs 26-27). Córtex filamentososo (Figs 26-30); después de la descalcificación pueden diferenciarse filamentos asimiladores de dos tipos: cortos (1-2 células) y largos (hasta 50 células). Ambos se originan a partir de células basales hinchadas, ovoides, de 31-52 μm de ancho por 53-80 μm de largo. Estas células basales son portadas por células poliédricas de lados cóncavos que conectan con los filamentos medulares (Fig. 27). Filamentos asimiladores cortos constituidos por 1-2 células. La inferior similar a la basal, pero algo más pequeña, y la superior bastante más pequeña y esférica de 26-38 μm de diámetro (Figs 27, 29). Filamentos asimiladores largos constituidos por células cilíndricas o subcilíndricas de 14-26 μm de diámetro por 26-40 μm de largo (Fig. 28). Todas las células corticales incrementan ligeramente sus dimensiones desde las zonas apicales a las basales.

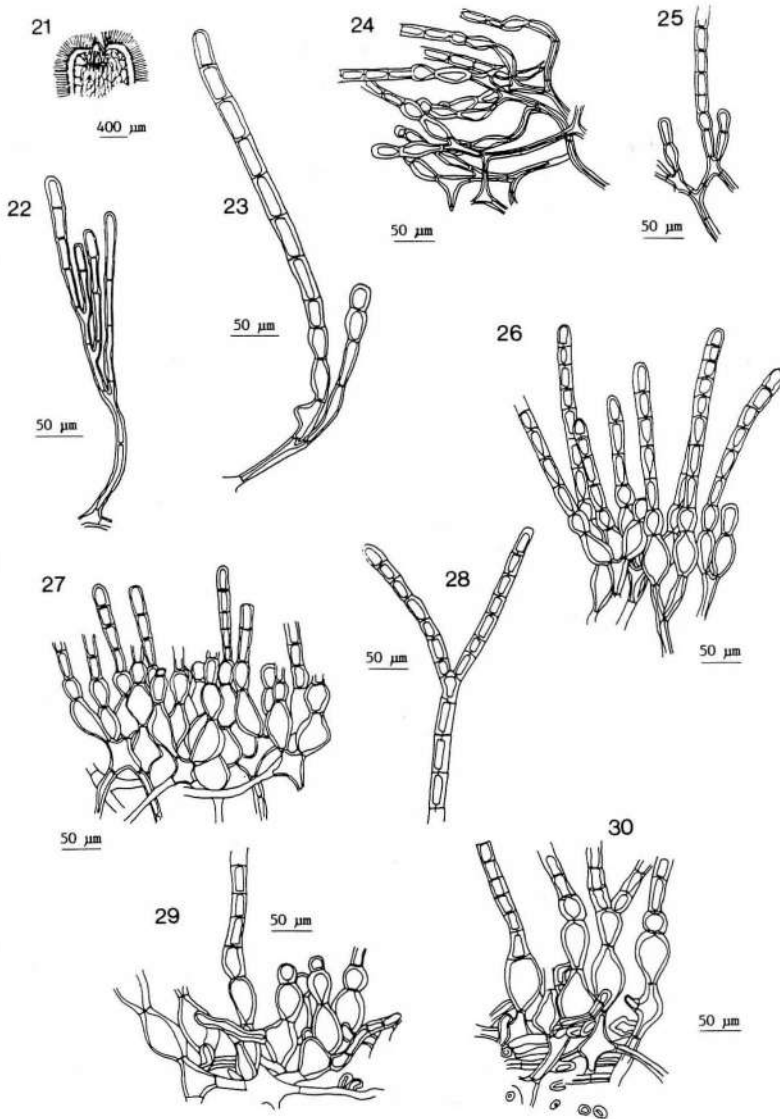
La zona basal está constituida por filamentos medulares entrelazados de forma compacta. La zona basal adyacente a la región rizoidal presenta la misma estructura que las zonas de regeneración del córtex pero en ella los filamentos medulares originan además filamentos rizoidales. Algo más arriba, el córtex presenta la estructura normal, pero con filamentos rizoidales surgiendo lateralmente de la células basales (Figs 29-30) y también directamente a partir de los filamentos medulares.

Las zonas fragmentadas del córtex muestran signos de regeneración: no presentan la estructura habitual, con células basales hinchadas sino que los filamentos medulares originan hacia el exterior directamente filamentos asimiladores (Figs 31-33) o células piriformes terminales que miden 35-45 μm de diámetro (Fig. 32).

Los tetrasporangios (Figs 34-37) se forman sobre los filamentos asimiladores largos, ocasionalmente sobre los cortos; son terminales o laterales (sésiles o sobre un pedicelo unicelular). Se pueden encontrar desde las porciones apicales hasta muy cerca de la base. Son esféricos, cruciados, generalmente de 36 μm de diámetro.

Hábitat: Los gametófitos y esporófitos generalmente crecen agrupados, aunque los gametófitos suelen ser más abundantes. Crecen sobre sustratos rocosos en el interior de charcos medios y bajos del litoral de localidades expuestas y semiexpuestas. En el sublitoral de localidades semiexpuestas pueden formar poblaciones numerosas. Suelen estar epifitados de forma variable por numerosas especies.

Material estudiado: Montaña Roja (Tenerife), leg. R. Haroun (TFC Phyc. 282); Punta Jandía (Fuerteventura), leg. Snorkeling (TFC Phyc. 299); Las Canteras (Gran Canaria), leg. Alumno Segundo (TFC Phyc. 1050); Candelaria (Tenerife), leg. A. Acuña (TFC Phyc. 1116); Punta del Hidalgo (Tenerife), leg. M. C. Gil (TFC Phyc. 1117); Punta del Hidalgo (Tenerife), leg. M. C. Gil (TFC Phyc. 1118); Punta del Hidalgo (Tenerife), leg. A. Acuña (TFC Phyc. 1149); El Médano (Tenerife), F. González (TFC Phyc. 1156); Garachico (Tenerife), Leg. M.C. Gil (TFC Phyc. 1154); Maspalomas (Gran Canaria), leg. M.C. Gil (TFC Phyc. 1160); El Socorro-Güimar (Tenerife), leg. M. López (TFC Phyc. 2106); El Socorro-Güimar (Tenerife), leg. M. López (TFC Phyc. 2114); Las Caletillas (Tenerife), leg.



Figs. 21-30.- *Galaxaura rugosa* (esporófito): 21.- Sección del ápice. 22.- Etapas de la formación de los filamentos vegetativos mostrando un joven filamento vegetativo del hueco apical. 23.- Etapa posterior con filamento asimilador ya diferenciado, células basales delgadas y primordio de ramificación lateral en célula subbasal. 24.- Filamentos jóvenes cortos y largos. 25.- Filamento vegetativo joven con las células subbasales ramificadas. 26.- Sección transversal del córtex en la región apical. 27.- Sección transversal del córtex en la región media. 28.- Filamento asimilador ramificado. 29.- Sección del córtex de la región basal mostrando filamento rizoidal surgiendo de la célula basal de un filamento asimilador corto. 30.- Filamentos rizoidales de origen medular y cortical.

M. C. Gil & J. Afonso (TFC Phyc. 2203); La Caleta (El Hierro), leg. J. Afonso (TFC Phyc. 2247); Castillo de Fuste (Fuerteventura), leg. M. C. Gil & J. Afonso (TFC Phyc. 2328); Corralejo (Fuerteventura), leg. M. C. Gil & J. Afonso (TFC Phyc. 2379); Castillo de Fuste (Fuerteventura), leg. M.C. Gil & J. Afonso (TFC Phyc. 2416); Castillo de Fuste (Fuerteventura), leg. M.C. Gil & J. Afonso (TFC Phyc. 2421); Cueva de la Negra (Fuerteventura), leg. M.C. Gil & J. Afonso (TFC Phyc. 2441); Gran Tarajal (Fuerteventura), leg. M. C. Gil & J. Afonso (TFC Phyc. 2446); Punta de Agache, Güümar (Tenerife), leg. O. Rodríguez & G. Díaz (TFC Phyc. 2701); Punta de Agache, Güümar (Tenerife), leg. O. Rodríguez & G. Díaz (TFC Phyc. 2719); Punta del Hidalgo (Tenerife), leg. M. Campos (TFC Phyc. 2898); Valle Gran Rey (La Gomera), leg. J. Afonso & R. Haroun (TFC Phyc. 2902); Fajana de Barlovento (La Palma), leg. M. C. Gil et al. (TFC Phyc. 3021); Fajana de Barlovento (La Palma), leg. M. C. Gil et al. (TFC Phyc. 3054); Cueva de la Punta del Banco (La Palma), leg. M. C. Gil et al. (TFC Phyc. 3079); Barranco de Balitos (Gran Canaria), leg. R. Haroun (TFC Phyc. 3208); Punta Marrajos (La Graciosa), leg. M. C. Gil et al. (TFC Phyc. 3347); Pedro Barba (La Graciosa), leg. W. Prud'homme et al. (TFC Phyc. 3392); Playa Lambra (La Graciosa), leg. W. Prud'homme et al. (TFC Phyc. 3451); Caleta del Sebo (La Graciosa), leg. W. Prud'homme et al. (TFC Phyc. 3460); Fajana de Barlovento (La Palma), leg. M.C. Gil et al. (TFC Phyc. 3704); Baja del Ganado (La Graciosa), leg. R. Haroun & A. Viera (TFC Phyc. 4559); Caleta de Arriba (La Graciosa), leg. R. Haroun & A. Viera (TFC Phyc. 4638); Punta Gorda (La Graciosa), leg. R. Haroun & A. Viera (TFC Phyc. 4708); Playa del Cochino (Lanzarote), leg. L. Arráez (TFC Phyc. 5106); Playa del Cochino (Lanzarote), leg. L. Arráez (TFC Phyc. 5111); Montaña Clara, leg. Gramonal, 83 (TFC Phyc. 5661); Montaña Clara, leg. Gramonal, 83 (TFC Phyc. 5662); Las Canteras (Gran Canaria), leg. N. González (TFC Phyc. 6005); Las Galletas (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7132); Punta Hidalgo (Tenerife), leg. L. Pérez & J. Afonso (TFC Phyc. 7133); Punta Hidalgo (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7144); Punta Hidalgo (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7145); Las Galletas (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7146); Punta Hidalgo (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7147); Las Galletas (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7148); Punta Hidalgo (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7149); Iguete (Tenerife), leg. L. Pérez & S. Pinedo (TFC Phyc. 7150); Punta Hidalgo (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7151); Orzola (Lanzarote), leg. J. Reyes & M. Sansón (TFC Phyc. 7152); Arrecife (Lanzarote), leg. J. Reyes & M. Sansón (TFC Phyc. 7153); Punta Hidalgo (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7154); Las Galletas (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7155); Iguete (Tenerife), leg. L. Pérez & S. Pinedo (TFC Phyc. 7156); Las Galletas (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7157); Orzola (Lanzarote), leg. J. Reyes & M. Sansón (TFC Phyc. 7158); Orzola (Lanzarote), leg. J. Reyes & M. Sansón (TFC Phyc. 7159); Arrecife (Lanzarote), leg. J. Reyes & M. Sansón (TFC Phyc. 7160); Orzola (Lanzarote), leg. J. Reyes & M. Sansón (TFC Phyc. 7161); Las Galletas (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7162); Punta Hidalgo (Tenerife), leg. L. Pérez & J. Afonso (TFC Phyc. 7163); Punta Hidalgo (Tenerife), leg. L. Pérez & J. Afonso (TFC Phyc. 7164); Las Galletas (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7165); Punta Hidalgo (Tenerife), leg. L. Pérez & J. Afonso (TFC Phyc. 7166); Punta Hidalgo (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7168); Las Galletas (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7169); Las Galletas (Tenerife), leg. L. Pérez (TFC Phyc. 7170).

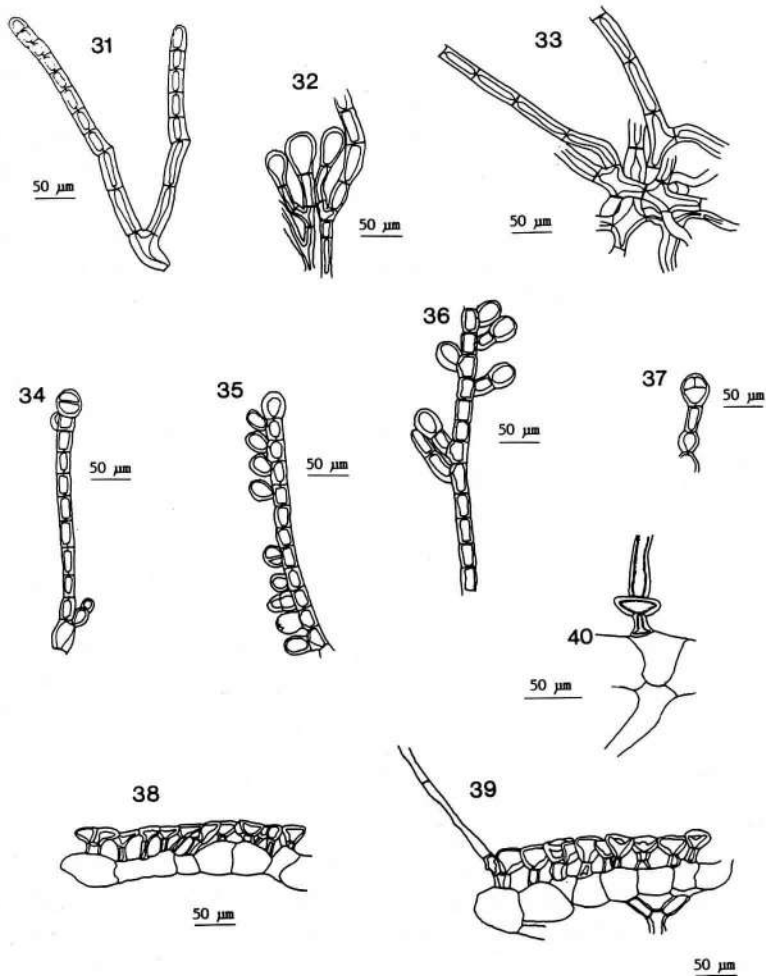


Fig. 31-40.- *Galaxaura rugosa* (esporófito): Anatomía de zonas de regeneración del córtex. 31.- Filamento asimilador originado directamente de filamento medular. 32.- Células piriformes y filamento asimilador surgiendo de filamento medular. 33.- Filamentos medulares ramificados originando filamentos asimiladores. 34-37.- Diferentes aspectos de la disposición de los esporangios en los filamentos asimiladores. *Galaxaura obtusata* (esporófito): 38-39.- Secciones transversales del córtex. 40.- Base de un filamento asimilador surgiendo de una célula cortical externa.

Referencias previas para Canarias: ASKENASY (1888), DELGADO et al. (1986); GÍL-RODRÍGUEZ et al. (1985); JORGE et al. (1986); PAPENFUSS et al. (1982); VIERA-RODRÍGUEZ (1987); VIERA-RODRÍGUEZ et al. (1987); PICCONE (1884). Como *Galaxaura coarctata* Kjellman: DE TONI (1924); KJELLMAN (1900); PAPENFUSS et al. (1982); SVEDELIUS (1911). Como *Galaxaura decaisne* J. Agardh: VICKERS (1896). Como *Galaxaura elongata* J. Agardh: PAPENFUSS & CHIANG (1969). Como *Galaxaura flagelliformis* Kjellman: AFONSO-CARRILLO & GIL-RODRÍGUEZ (1980); AUDIFFRED & WEISSCHER (1985); BØRGESEN (1927); FELDMANN (1946); GÍL-RODRÍGUEZ & AFONSO-CARRILLO (1980, 1981); LÓPEZ-HERNÁNDEZ & GÍL-RODRÍGUEZ (1982); SANTOS-GUERRA et al. (1970). Como *Galaxaura flagelliformis* (Kjellman) Børgesen: AFONSO-CARRILLO & GIL-RODRÍGUEZ (1981); AFONSO-CARRILLO et al. (1979); GÍL-RODRÍGUEZ & WILDPRET (1980a, 1980b); GONZÁLEZ (1979); HAMEL (1927); LEVRING (1974); SANTOS-GUERRA (1972); WEISSCHER (1983). Como *Galaxaura flagelliformis* Kjellman emend. Børgesen: AUDIFFRED et al. (1984); BØRGESEN (1927, 1930, 1939); FRÉMY (1936); GONZÁLEZ (1976). Como *Galaxaura flagelliformis* Foslie: GONZÁLEZ (1976). Como *Actinotrichia lapidescens* Schmitz: VICKERS (1896). Como *Galaxaura lapidescens* (Ellis & Solander) Lamouroux: DELGADO et al. (1986); JORGE et al. (1986); PAPENFUSS et al. (1982); VIERA-RODRÍGUEZ (1987); VIERA-RODRÍGUEZ et al. (1987). Como *Galaxaura lapidescens* Lamouroux: ASKENASY (1897); DECAISNE (1842); DICKIE (1872, 1874); HENRIQUES (1886, 1887); KÜTZING (1849); STEENTOFT (1967). Como *Galaxaura lapidescens* (Solander) Lamouroux: AGARDH (1876); DE TONI (1897). Como *Galaxaura lapidescens* (Solander) Lamouroux var. *tomentosa* Kützing: PAPENFUSS et al. (1982); PICCONE (1884, 1886). Como *Galaxaura squalida* Kjellman: AFONSO-CARRILLO & GIL-RODRÍGUEZ (1980); AUDIFFRED & WEISSCHER (1984, 1985); BØRGESEN (1927); CHAPMAN (1963); GÍL-RODRÍGUEZ & AFONSO-CARRILLO (1980, 1981); JOHNSTON (1969); LAWSON & NORTON (1971); LÓPEZ-HERNÁNDEZ & GÍL-RODRÍGUEZ (1982); NIELL (1974); STEENTOFT (1967).

Distribución en Canarias: La Palma, Gomera, El Hierro, Tenerife, Gran Canaria, Lanzarote, Fuerteventura, La Graciosa y Montaña Clara.

Distribución mundial: Pantropical.

Discusión: HUISMAN & BOROWITZKA (1990) han incluido a *G. lapidescens* (Ellis & Solander) Lamouroux dentro de *G. rugosa*, por considerarla la forma tetraspórica de ésta. Argumentan la pertenencia a una misma entidad específica por su tendencia a crecer en grupos mixtos, hábito y distribución de las dos plantas. Sin embargo, estos autores indican que este aspecto sólo puede ser confirmado realizando experimentos de cultivo.

PAPENFUSS et al. (1982) los consideran dos taxones independientes. Reducen todas las especies de la sección *Microthoe* de Kjellman (*G. squalida*, *G. elongata*, *G. glabriuscula*, *G. coarctata*, *G. intricata* y *G. cuculligera*) además de *G. annulata* Lamouroux y *G. pacifica* Tanaka a sinónimos de *G. rugosa*. Estas especies se habían separado anteriormente en base a diferencias en el tamaño del talo, grado de calcificación, grado de rugosidad en los ápices y densidad de los filamentos asimiladores en la superficie del talo. Según PAPENFUSS et al. (1982) estas diferencias se encuentran dentro del rango de variabilidad morfológica de *G. rugosa*, y no constituyen caracteres claramente distintivos que permitan separar a las especies. Por otra parte incluyen como sinónimos de *G. lapidescens* a *G. collabens*, *G.*

comans, *G. delabida*, *G. flagelliformis*, *G. liebmanii*, *G. ramulosa* y *G. rudis*, todas ellas de la sección Rhodura de Kjellman, además de *G. mauritiana* Børgesen y *G. tomentosa* Kützing.

Sin embargo, muchos autores han relacionado estas entidades como "pares de especies". HOWE (1918), BØRGESSEN (1927) y SVEDELIUS (1945) consideraron a *G. flagelliformis* como la forma tetraspórica de *G. squalida*. HOWE (1918) y SVEDELIUS (1945) relacionaron *G. subverticillata* con *G. rugosa*. También SVEDELIUS (1945) une *G. collabens* con *G. elongata*. PAPPENFUSS & CHIANG (1969) relacionaron *G. flagelliformis* con *G. elongata*. SVEDELIUS (1953) *G. subverticillata* con *G. mauritiana* y *G. glabriuscula*. PAPPENFUSS et al. (1982) indica que *G. subverticillata*, que considera especie independiente, podría ser la forma tetraspórica de *G. rugosa*. Todos estos nombres, se reducen a tres entidades específicas diferentes según PAPPENFUSS et al. (1982): *G. rugosa* (gametófito), *G. lapidescens* (esporófito) y *G. subverticillata* (esporófito). HUISMAN & BOROWITZKA (1990) consideran que el carácter utilizado para separar a *G. subverticillata* de *G. lapidescens* por PAPPENFUSS et al. (1982), es decir, la presencia de verticilos de filamentos asimiladores, es variable y no se debe utilizar como carácter específico. Además, encontraron que en *G. collabens* se forman ramas con filamentos asimiladores verticilados, junto con otras con filamentos uniformemente distribuidos, por lo que consideran a *G. subverticillata* como sinónimo de *G. collabens*. Si aceptamos los criterios de Huisman & Borowitzka, todas las "parejas" previamente citadas podrían ser consideradas como ciertas. Además, según PRICE et al. (1988), *G. subverticillata* es la única de estas entidades que no ha sido citada para el Atlántico oriental.

BØRGESSEN (1927) al estudiar el género *Galaxaura* en Canarias, incluye a *G. squalida* como forma sexual de *G. flagelliformis* (actualmente consideradas sinónimos de *G. rugosa*). Sus argumentos son que ambas formas a menudo crecen juntas, encontrándose incluso mezcladas entre sí. Además ambas formas, son las más comunes, comparadas con las otras especies de *Galaxaura* que crecen en Canarias.

Galaxaura obtusata (Ellis & Solander) Lamouroux, 1816: 262.

Børgesen, 1927: 78; Chapman, 1963: 66; Diaz-Piferrer, 1970: 172; Diaz-Piferrer, 1984: 529; Decaisne, 1842: 115; Jaasund, 1976: 69; 1977: 417; Kützing, 1849: 529; 1858: 16; Lawson & John, 1982: 188; Sartoni, 1974: 291; Taylor, 1928: 139; 1960: 342.

Sinónimos: *Galaxaura decaisnei* J. Agardh, 1876: 526; Kjellman, 1900: 88. *Galaxaura umbellata* Lamouroux, 1816: 262; Børgesen, 1951: 37; Decaisne, 1842: 115; J. Agardh, 1876: 526; Kjellman, 1900: 88,91; Kützing, 1849: 529; Kützing, 1858: 33.

Morfología: Plantas de hasta 9 cm de altura (Fig. 3), escasamente ramificadas, con ramas cilíndricas, claramente segmentadas, gruesas, de 2-4 mm de diámetro en seco. Segmentos de hasta 3 cm de largo ligeramente atenuados en ambos extremos. Ramificación dicótoma irregular. Superficie de las ramas desprovista de rugosidades. Filamentos asimiladores largos solamente en las porciones basales. Color rosa grisáceo en las plantas secas.

Anatomía: Filamentos medulares largos formados por células hialinas de 14-24 µm de diámetro. Córtex del esporófito constituido por tres capas de células (Figs 38-39). La capa interna formada por células grandes más anchas que altas, de 24-70 µm de ancho por 24-50 µm de alto, firmemente unidas lateralmente formando una banda continua después de la descalcificación. Fusiones celulares que originan cenocitos más o menos rectangulares en

sección transversal, son frecuentes en este estrato celular (Fig. 38). La capa media está constituida por células delgadas pigmentadas que soportan a las células corticales externas. Son subcilíndricas, 10-17 μm de ancho por 17-20 μm de largo, con los extremos superior e inferior ensanchados, dejando grandes espacios intercelulares entre sí (Figs 38-39). Las células de la capa externa son ciatiformes de 31-45 μm de ancho en el ápice, 10-15 μm en la base, por 23-28 μm de alto, constituyendo un estrato compacto (Figs 38-39).

Los filamentos asimiladores (Figs 39-40), generalmente simples, parten de células corticales. Presentan una pigmentación más oscura que las células corticales externas y están formados por células cilíndricas de 18-22 μm de ancho por 17-70 μm de largo, generalmente más cortas hacia el extremo del filamento.

Justo por encima de la zona rizoidal el córtex normal es sustituido por filamentos medulares enmarañados que originan hacia el exterior filamentos asimiladores y filamentos de grandes células terminales.

Habitat: Examinado solamente material de herbario, procedente de un charco litoral de Las Galletas (Tenerife) y del submareal de Las Canteras (Gran Canaria).

Material estudiado: Las Galletas (Tenerife), leg. M. C. Gil (TFC Phyc. 1957)

Las Canteras (Gran Canaria), leg. J. I. Ferreiro (TFC Phyc. 7131).

Referencias previas para Canarias: BØRGESSEN (1927, 1930); CHAPMAN (1963); FELDMANN (1946); GÍL-RODRÍGUEZ & AFONSO-CARRILLO (1981); HAMEL (1930); ITONO (1977); LEVRING (1953); PAPENFUSS & CHIANG (1969); PAPENFUSS et al. (1982).

Distribución en Canarias: Tenerife y Gran Canaria.

Distribución mundial: Pantropical.

Discusión: Nuestras observaciones se han realizado únicamente en dos colecciones de herbario depositadas en TFC, puesto que durante el periodo de realización de este estudio no localizamos ninguna población natural. Los ejemplares examinados eran todos tetrasporófitos, pero no fueron encontrados tetrasporangios. Así pues, esta especie puede ser considerada como muy rara en Canarias. Los ejemplares estudiados proceden de Las Canteras (Gran Canaria) y Las Galletas (Tenerife). GONZÁLEZ (1986) no cita esta planta en su estudio sobre la flora y vegetación de Las Canteras. En varias ocasiones hemos muestreado el litoral de Las Galletas, sin encontrarla. BØRGESSEN (1927) tampoco encontró ningún ejemplar; examinó unos pocos recolectados en Puerto de la Cruz (Tenerife) por SAUVAGEAU (1912) y determinados como *G. oblongata*. Según Børgesen, se trata también de tetrasporófitos no fértiles.

Las plantas canarias son pequeñas, poco ramificadas, con los segmentos bastante largos y recubiertas basalmente por filamentos asimiladores. Este hábito no es muy parecido a las figuras de KJELLMAN (1900), TAYLOR (1960), CHAPMAN (1963), DÍAZ-PIFERRER (1964), PAPENFUSS & CHIANG (1969), PAPENFUSS et al. (1982), LAWSON & JOHN (1982) y HUISMAN & BOROWITZKA (1990). Sin embargo, presenta gran similitud con la figura de TAYLOR (1928). La presencia de filamentos asimiladores en esta especie sólo ha sido descrita por KJELLMAN (1900), para *G. moniliformis* (considerada ahora sinónimo de *G. obtusata*). En sus figuras se pueden observar filamentos asimiladores surgiendo de células corticales del tetrasporófito. Sin embargo, el hábito de la planta difiere del de las plantas canarias. En cuanto a la anatomía del tetrasporófito, nuestras plantas encajan perfectamente con las descripciones realizadas por los autores anteriores.

PAPENFUSS & CHIANG (1969) basándose en autores anteriores y en sus propias observaciones, reducen diez de las once especies de la sección Dichotomaria de Kjellman a sinónimos de *G. obtusata*. Estas son: *G. corymbifera*, *G. decaisnei*, *G. insignis*, *G. tumida* y *G. umbellata* (del grupo Spissae, gametófitos) y *G. breviararticulata*, *G. effusa*, *G. moniliformis* y *G. robusta* (del grupo Camaratae, tetrasporófitos). PAPENFUSS et al. (1982) añaden *G. dolicharthra* (tetrasporófito). De todos estos sinónimos, sólo *G. umbellata* y *G. decaisnei* han sido citados para Canarias. *G. umbellata*, según PRICE et al. (1988) ha sido citada por ASKENASY (1888, 1897), BARTON (1897, 1901), DE TONI & LEVI (1888) y MONTAGNE (1860). ASKENASY (1888) en su cita de *G. umbellata* añade un comentario en el que señala que esta especie le parece diferente de la descrita por Esper, Lamouroux, Kützing y J. Agardh, siendo cercana a *G. rugosa* (Solander) Kützing. BØRGESSEN (1927) examina especímenes de Canarias depositados en el Herbario de Lamouroux y los confirma como *G. obtusata*.

Tricleocarpa Huisman & Borowitzka, 1990.

Plantas calcificadas, con ramificación dicótoma o subdicótoma. Ramas cilíndricas, desprovistas de filamentos asimiladores. Calcificación restringida al córtex. Córtex del gametófito constituido por 3 ó 4 estratos celulares. La capa (o las dos capas) más internas formadas por células grandes hialinas. Las siguientes constituidas por células pigmentadas de tamaño decreciente. No existen nunca fusiones celulares entre células corticales.

Plantas tetrasporofíticas filamentosas, microscópicas. Gametófitos generalmente dioicos; en ocasiones, monoicos. Ramas carpogoniales tricelulares, constituidas por una célula basal, célula hipógina y carpogonio distal. Antes de la fecundación, la célula basal origina 4-5 ramas de pequeñas células que son las precursoras del pericarpo. La célula hipógina forma 3-4 ramas de células grandes y el carpogonio desarrolla una larga tricógina. Después de la fecundación, el pericarpo continúa creciendo y está bien desarrollado antes de que se formen los primeros gonimoblastos. Estos últimos surgen directamente del carpogonio fecundado y producen filamentos que se entremezclan, en grado variable, con los filamentos pericárpicos estériles. Los filamentos gonimoblásticos originan carposporangios que se proyecta hacia la cavidad del cistocarpo. Simultáneamente, el carpogonio, célula hipógina y célula basal se fusionan formando una gran célula. Después de la liberación de carposporas se forman nuevos carposporangios dentro de las viejas paredes.

Los espermatangios se originan en cavidades formadas por filamentos especializados que reemplazan a filamentos vegetativos que se encuentran cerca del ápice de la planta. Estos filamentos se ramifican profusamente formando cavidades esféricas. Las últimas ramificaciones se proyectan en el interior de la cavidad y originan espermatangios obovoides, tanto lateral como terminalmente. Después de la liberación de los espermacios, nuevos espermatangios pueden formarse dentro de la vieja pared.

Tricleocarpa cylindrica (Ellis & Solander) Huisman & Borowitzka, 1990.

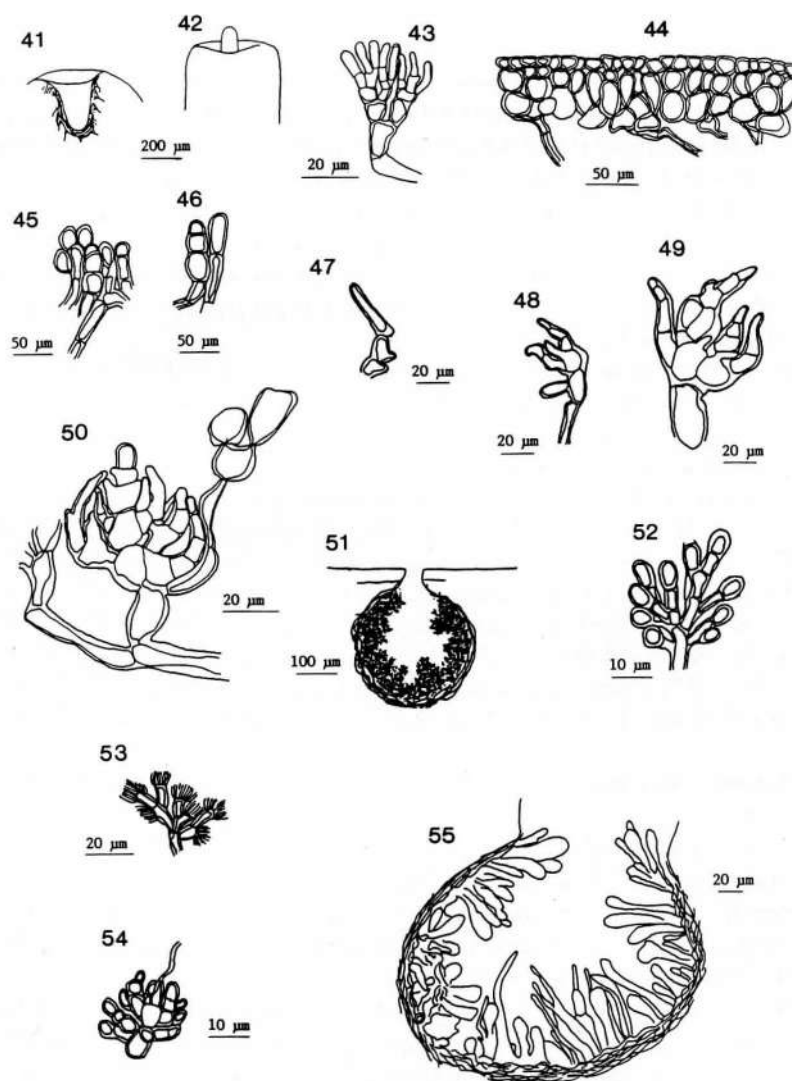
Sinónimos: *Galaxaura cylindrica* (Ellis & Solander) Lamouroux, 1921: 22; Børgesen, 1916: 106; Børgesen, 1927: 77; Chapman, 1963: 64; Cordeiro-Marino, 1978: 32; Díaz-Piferrer, 1964: 529; Kjellman, 1900: 64; Küsel, 1972: 193; Kützing, 1849: 530; Kützing, 1858: 14; Steentoft, 1967: 121; Taylor, 1960: 341. *Galaxaura conglutinata* Kjellman, 1900: 62. *Galaxaura fastigiata* Decaisne, 1842: 116; J. Agardh, 1876: 527; Kjellman, 1900: 64; Kützing, 1849: 530; Svedelius, 1953: 5. *Galaxaura fragilis* (Lamarck) Lamouroux ex

Decaisne, 1842: 116; Børgesen, 1916: 105; J. Agardh, 1876: 527; Kjellman, 1900: 60; Kützing, 1849: 530.

Morfología: Plantas de hasta 6 cm de altura formando tufos redondeados (Fig. 4). Color rosáceo en las plantas frescas y verdoso en las secas. Ramas cilíndricas, glabras intensamente calcificadas con un diámetro en fresco de 0,3-0,6 mm en las zonas apicales, 0,5-0,8 en las zonas medias y basales, y 0,8-1 mm en las dicotomías. Ramificación dicótoma regular. Las roturas de la capa calcificada en las zonas de ramificación dan a la planta un aspecto articulado. La distancia entre dicotomías varía entre 3-8(18) mm, es menor en las zonas basales que en las apicales. La zona basal es un disco o masa amorfa constituida por filamentos rizoidales de color marrón claro. De ellas surgen numerosas ramas erguidas en diferente estado de crecimiento.

Anatomía: Los ápices constituyen las zonas de crecimiento de la planta. Estos presentan un hueco de hasta 375 μm de profundidad (Fig. 41). En algunos casos se observa una prolongación cilíndrica mucilaginosa (Fig. 42) que sobresale hasta 0,75 mm. En el hueco apical se encuentran los filamentos vegetativos jóvenes formando ramilletes cuyas células terminales miden 2-3 μm de diámetro por 9-10 μm de largo (Fig. 43). La médula está constituida por filamentos hialinos orientados longitudinalmente en la región central y recurvados hacia el córtex en la periferia (Fig. 44). Su disposición es progresivamente más compacta desde las zonas apicales a basales. Filamentos centrales poco ramificados formados por células largas de 5-12 μm de diámetro por 96-106 μm de largo; filamentos medulares periféricos más ramificados y más anchos, con células de 12-15 μm de diámetro. El córtex (Fig. 44) está constituido por 3-4 capas de células. La más externa está formada por células subsféricas pigmentadas algo aplanadas en su porción externa, de 12-17 μm de diámetro. La siguiente capa está formada por células también pigmentadas, esféricas o elongadas, de 12-22 μm de diámetro. La capa interna (a veces doble) está constituida por células hialinas subsféricas o irregulares de 17-36 μm de diámetro, que conectan con los filamentos medulares. La base de la planta no presenta un córtex definido, sino que los filamentos medulares, entrelazados de forma compacta se continúan con los filamentos rizoidales. Los rizoides están formados por células hialinas alargadas de 11-13 μm de diámetro por 63-142 μm de largo. Algo más arriba, los filamentos medulares originan células subsféricas terminales similares a las presentes en las articulaciones. Las articulaciones son zonas de fractura del córtex. En ellas los filamentos medulares, muy densos, originan hacia la periferia un córtex filamentososo constituido por células subsféricas, de 24-36 μm de diámetro (Figs 45-46).

Estructuras reproductoras: Plantas gametofíticas dioicas. Los conceptáculos espermatangiales aparecen en las 4-5 últimas dicotomías, con máxima densidad en los segmentos apicales. Una célula terminal de una rama situada dentro del hueco apical se elonga y se divide transversalmente (Fig. 47). A partir de las células basales que se van originando se forman lateralmente nuevas ramas, generalmente en la axila de las anteriores (Figs 48-50). En principio las ramas crecen prácticamente paralelas al eje principal de la rama, posteriormente crecen y se curvan para originar las paredes de la cavidad del conceptáculo. Los conceptáculos son esféricos, de 200-350 μm de diámetro en la madurez, abiertos al exterior por un poro (Fig. 51). Las últimas ramificaciones más delgadas se proyectan hacia el interior y allí se desarrollan los espermatangios terminales, ovoides de



Figs. 41-55.- *Tricleocarpa cylindrica* (gametófito): 41.- Apice de rama mostrando el hueco apical. 42.- Apice de rama mostrando la proyección mucilaginosa. 43.- Filamento vegetativo joven procedente del hueco apical. 44.- Sección del córtex. 45-46.- Aspecto del córtex en las articulaciones. 47-50.- Diferentes etapas del desarrollo del conceptáculo masculino. 51.- Conceptáculo masculino maduro con las ramas espermatangiales proyectándose en su interior. 52.- Rama espermatangial mostrando los espermatangios terminales. 53.- Rama espermatangial después de sucesivas liberaciones de espermacios. 54.- Rama carpogonial.- 55.- Cistocarpo maduro con carposporangios y paráfisis surgiendo de todas las paredes.

3-4 μm de diámetro por 5-9 μm de largo (Fig. 52). Después de la liberación del espermacio nuevos espermatangios se originan dentro de la vieja pared espermatangial que permanece por fuera en forma de collar (Fig. 53).

Las ramas carpogoniales se forman a partir de ramas vegetativas situadas en la cavidad apical. Están constituidas por tres células con un carpogonio con una larga tricógina, y las células basal e hipógina ramificadas lateralmente (Fig. 54). Los conceptáculos maduros presentan una cavidad esférica, de 250-300 μm de diámetro (Fig. 55) en la que los carposporangios se proyectan a partir de todas las paredes. Carposporangios de ovoides alargados de 12-15 μm de diámetro por 25-36 μm de largo.

Hábitat: El único ejemplar estudiado en fresco fué recolectado por J. Reyes creciendo solitario sobre sustrato rocoso en el sublitoral a 4 m de profundidad de una localidad expuesta (Punta Gorda, La Palma).

Material examinado: Orzola (Lanzarote), leg. R. Haroun (TFC Phyc. 133); El Arenal (Tenerife), leg. A. Acuña (TFC Phyc. 1155); Las Canteras (Gran Canaria), leg. Alumno Segundo (TFC Phyc. 1157); Castillo de Fuste (Fuerteventura), Leg. M. C. Gil & J. Afonso (TFC Phyc. 2318); Castillo de Fuste (Fuerteventura), leg. M. C. Gil & J. Afonso (TFC Phyc. 2422); Fajana de Barlovento (La Palma), Leg. M. C. Gil et al. (TFC Phyc. 3053); La Barranquera (Tenerife), leg. A. Wildpret (TFC Phyc. 4336); Playa Franceses (La Graciosa), leg. Gramonal, 83 (TFC Phyc. 4967), Punta Gorda (La Palma), leg. J. Reyes & Sansón (TFC Phyc. 7171).

Referencias previas para Canarias: Como *Galaxaura cylindrica* (Ellis & Solander) Lamouroux: AFONSO-CARRILLO & GÍL-RODRÍGUEZ (1980); BØRGESSEN (1927, 1930); FELDMANN (1946); ITONO (1977); PAPENFUSS et al. (1982); PICCONE (1884); STEENTOFT (1967). Como *Galaxaura cylindrica* Lamouroux: ASKENASY (1897). Como *Galaxaura cylindrica* (Solander in Ellis & Solander) Kjellman: CORDEIRO-MARINO (1978).

Distribución en Canarias: La Palma, Tenerife, Gran Canaria, Lanzarote, Fuerteventura y La Graciosa.

Distribución mundial: Pantropical.

Discusión: PAPENFUSS et al. (1982) habían considerado a esta especie sinónimo de *G. oblongata*. Ellos incluyeron a todas las especies de la sección Eugalaxaura de Kjellman y otras dos especies más (*G. dactylophora* Piccone & Grunow y *G. annulata* sensu Schimper) dentro de *G. oblongata*. En el caso de *G. cylindrica*, examinaron ejemplares procedentes de la localidad tipo (Islas Vírgenes) y de Brasil (los ejemplares originales de Ellis & Solander, son considerados desaparecidos). *G. oblongata* y *G. cylindrica* se habían separado hasta entonces sólo en base a caracteres externos como el diámetro de las ramas y el grado de calcificación, ya que anatómicamente son similares. Según PAPENFUSS et al. (1982), muchos especímenes recolectados en varios lugares del mundo e incluidos en la sección Eugalaxaura de Kjellman, muestran considerable variación en el diámetro de sus ramas y grado de calcificación, incluso entre individuos de la misma colección. Como tales variaciones se deben probablemente a factores como diferencias de edad, o diferencias en las condiciones ambientales predominantes, no existe una base firme para mantener a *G. cylindrica* como una especie independiente.

HUISMAN & BOROWITZKA (1990) para separar las dos especies argumentan, además del diámetro de las ramas y el grado de calcificación, diferencias en la estructura cortical y en el cistocarpo. La capa cortical interna de *T. cylindrica* muestra células

alargadas mientras que en *T. oblongata* suelen ser más anchas que largas. *T. oblongata* difiere de *T. cylindrica* por presentar un cistocarpo en el que los filamentos gonimoblásticos sólo delimitan parcialmente la base del pericarpo, y así los carposporangios surgen sólo de esta región. En *T. cylindrica* los filamentos gonimoblásticos delimitan completamente el pericarpo, y los carposporangios surgen de todas las paredes de la cavidad cistocárpica. HUISMAN & BOROWITZKA (1990) emplean los caracteres del cistocarpo como los más importantes para separar las especies en *Tricleocarpa*. Así, a pesar de que el hábito de *G. conglutinata* era semejante al de *T. oblongata*, sus cistocarpos eran idénticos a los de *T. cylindrica*, incluyéndola como sinónimo de esta última. Sin embargo, *G. pilifera* mostraba cistocarpos con caracteres intermedios entre ambas especies.

Tricleocarpa oblongata (Ellis & Solander) Huisman & Borowitzka.

Sinónimos: *Galaxaura oblongata* (Ellis & Solander) Lamouroux, 1816: 262. *Galaxaura adriatica* Zanardini, 1862: 473.

Referencias previas para Canarias: Como *Galaxaura oblongata* (Ellis & Solander) Lamouroux: ACUÑA (1970); AFONSO-CARRILLO (1980); AFONSO-CARRILLO & GÍL-RODRÍGUEZ (1980); AFONSO-CARRILLO et al. (1979); BØRGESSEN (1927, 1942); CHAPMAN (1963); DELGADO & JORGE (1986); FELDMANN (1946); GÍL-RODRÍGUEZ & AFONSO-CARRILLO (1980, 1981); GÍL-RODRÍGUEZ & WILDPRET (1980); GÓMEZ-GARRETA et al. (1979); GONZÁLEZ (1979); JORGE et al. (1986); LEVRING (1974); PAPENFUSS & CHIANG (1969); PAPENFUSS et al. (1982); RIBERA-SIGUAN et al. (1985); SANTOS-GUERRA (1972); SANTOS-GUERRA et al. (1970); STEENTOFT (1967); VIERA-RODRÍGUEZ (1987). Como *Galaxaura oblongata* (Kjellman) Børgesen: GÍL-RODRÍGUEZ & WILDPRET (1980). Como *Galaxaura oblongata* Lamouroux: SAUVAGEAU (1912). Como *Galaxaura adriatica* Zanardini: EDELSTEIN (1964), FELDMANN (1937).

Discusión: HUISMAN & BOROWITZKA (1990) separan *Tricleocarpa oblongata* de *T. cylindrica* en base a caracteres del cistocarpo, diámetro de las ramas, grado de calcificación y caracteres de la capa cortical interna. Durante la realización de este estudio no hemos encontrado individuos asignables a esta especie. Los ejemplares depositados en el Herbario TFC como *Galaxaura oblongata* han sido revisados y corresponden a determinaciones incorrectas de *G. rugosa* o *Tricleocarpa cylindrica*.

Hemos examinado las descripciones de BØRGESSEN (1927) de estas especies en Canarias. La única diferencia a nivel anatómico que encuentra Børgesen, es que en *G. cylindrica* las células corticales externas permanecen coherentes después de la descalcificación, mientras que en *G. oblongata* se deshacen más fácilmente en filamentos. No cita diferencias en el grado de calcificación, encontrando a las dos fuertemente calcificadas. En su descripción de *G. oblongata*, incluye una figura del córtex con los caracteres que HUISMAN & BOROWITZKA (1990) atribuyen a *T. cylindrica*. Los diámetros de las ramas, descritos por Børgesen, de 0,5-0,75 mm en *G. cylindrica* y 0,75-1,25 mm en *G. oblongata*, se encuentran dentro del rango de variación que describen Huisman & Borowitzka para *T. cylindrica*. Por último, en los cistocarpos descritos por Børgesen para *G. oblongata*, se hace referencia al origen de los carposporangios a partir de las paredes periféricas, carácter típico de *T. cylindrica* de acuerdo con HUISMAN & BOROWITZKA (1990). La presencia de esta especie en Canarias necesita confirmación.

BIBLIOGRAFÍA

- ACUÑA GONZÁLEZ, A. (1970). Algunos aspectos de la vegetación submarina de las Islas Canarias. *Vieraea* 1: 2-5.
- AFONSO-CARRILLO, J. (1977). *Contribución a la ficología de las Islas Canarias: Estudio de la vegetación algal de los pisos supra y mesolitoral de la costa del futuro Polígono Industrial de Granadilla*. Tesina de Licenciatura. Universidad de La Laguna. 148 pp. (unpubl.).
- AFONSO-CARRILLO, J. & M. C. GIL-RODRÍGUEZ (1980). Datos para la flora marina de la isla de Fuerteventura. *Vieraea* 10: 147-170.
- AFONSO-CARRILLO, J., M. C. GIL-RODRÍGUEZ & W. WILDPRET DE LA TORRE (1979). Estudio de la vegetación algal de la costa del futuro Polígono Industrial de Granadilla (Tenerife). *Vieraea* 8: 201-242.
- AFONSO-CARRILLO, J., M. C. GIL-RODRÍGUEZ, R. HAROUN-TABRAUE, M. VILLENAL BALSAL & W. WILDPRET DE LA TORRE (1984). Adiciones y correcciones al catálogo de algas marinas bentónicas para el Archipiélago Canario. *Vieraea* 13: 27-49.
- AGARDH, C. A. (1822). *Species algarum ...* 1(2): 169-531.
- AGARDH, J. G. (1876). *Species genera et ordines algarum ...* 3(1). *Epicrasis systematis floridearum*. Leipzig. 724 pp.
- ANDERSON, R. J. & H. STEGENGA (1985). A crustose tetrasporophyte in the life history of *Nothogenia erinacea* (Turner) Parkinson (Galaxauraceae, Rhodophyta). *Phycologia* 24: 111-118.
- ARESCHOUG, J. E. (1854). *Phyceae novae et minus cognitae in maribus extraeuropaeis collectae quas descriptionibus observationibusque illustravit*. *Nova Acta R. Soc. Sc. Upsal.* ser. 3, 1: 329-372.
- ASKENASY, E. (1888). Algen mit Unterstützung der Herren E. Bornet, A. Grunow, P. Hariot, M. Moebius, O. Nordstedt bearbeitet. In A. Engler, Die Forschungsreise S. M. S. 'Gazelle' in den Jahren 1874 bis 1876 unter Kommando des Kapitän zur See Freiherrn von Schleinitz herausgegeben von dem Hydrographischen Amt des Reichs-Marine-Amts. IV. *Theil. Botanik*: 1-58. Berlin.
- ASKENASY, E. (1897). Enumération des algues des îles du Cap Vert. *Bolm. Soc. Broteriana* 13: 150-175.
- AUDIIFRED, P. A. J. (1985). Marine algae of El Hierro (Canary Islands). *Vieraea* 14: 157-183.
- AUDIIFRED, P. A. J. & W. F. PRUD'HOMME VAN REINE (1984). Marine algae of Ilha do Porto Santo and Deserta Grande (Madeira Archipelago). *Bolm. Mus. munic. Funchal* 37: 20-51.
- AUDIIFRED, P. A. J. & F. L. M. WEISSCHER (1984). Marine algae of Selvagem Grande (Salvage Islands, Macaronesia). *Bolm. Mus. munic. Funchal* 36: 5-37.
- BARTON, E. S. (1897). Welwitsch's African marine algae. *J. Bot., Lond.* 35: 369-374.
- BARTON, E. S. (1901). Marine algae. In A. Anon, Catalogue of the African plants collected by Dr. Friedrich Welwitsch in 1853-61. 2(2) *Cryptogamia*: 324-328. London.

- BØRGESEN, F. (1916). The marine algae of the Danish West Indies. II. Rhodophyceae. *Dansk bot. Ark.* 3: 81-144.
- BØRGESEN, F. (1927). Marine algae from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceae. Part I. Bangiales and Nemalionales. *Biol. Meddr* 6: 1-97.
- BØRGESEN, F. (1930). Marine algae from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceae. Part III. Ceramiales. *Biol. Meddr* 9: 1-159.
- BØRGESEN, F. (1939). Marine algae from the Iranian Gulf especially from the inner most part near Bushire and the Island Khart. *Dan. scient. Invest. Iran* 1: 1-141.
- BØRGESEN, F. (1942). Some marine algae from Mauritius. III. Rhodophyceae Part I Porphyridiales, Bangiales, Nemalionales. *Biol. Meddr* 17: 1-64.
- BØRGESEN, F. (1949). Some marine algae from Mauritius. Additions to the parts previously published. D. Kgl. Danske Vidensk. Selskab, *Biol. Medd.* 21: 1-48.
- BØRGESEN, F. (1951). Some marine algae from Mauritius. Additions to the parts previously published, III. D. Kgl. Danske Vidensk. Selskab, *Biol. Medd.* 18: 1-44.
- CORDEIRO-MARINO, M. (1978). Rodofíceas bentônicas marinhas do Estado de Santa Catarina. *Rickia* 7: 1-243.
- CHADEFAUD, M. (1960). Les végétaux non vasculaires Cryptogamie. In *Traité de Botanique Systematique*. Ed. Masson et Cie. 1: 1018 pp.
- CHAPMAN, V. J. & D. J. CHAPMAN (1973). *The algae*. The Macmillan Press Ltd. Hong Kong. 497 pp.
- CHAPMAN, V. J. (1963). The marine algae of Jamaica. Part 2. Paeophyceae and Rhodophyceae. *Bull. Inst. Jamaica, Sci. Ser.* 12: 1-195.
- CHIANG, Y-M. (1970). Observations on the development of the carposporophyte of *Scinaia pseudojaponica* Yamada et Tanaka (Nemaliales, Chaetangiaceae). *J. Phycol.* 6: 284-292.
- DECAISNE, J. (1842). Mémoire sur les Corallines ou Polypiers calcifères. *Annls Sci. Nat. (Bot.)* II, 18: 96-128.
- DELGADO, E., M. N. GONZÁLEZ & D. JORGE (1986). Contribución al estudio de la vegetación ficológica de la zona de Arinaga (Gran Canaria). *Bot. Macaron.* 12-13: 97-110.
- DESIKACHARY, T. V. (1958). Taxonomy of algae. *Mem. Indian bot. Soc.* 1: 52-62.
- DESIKACHARY, T. V. (1963). Status of the order Chaetangiales (Rhodophyta). *J. Indian bot. Soc.* 42A: 16-26.
- DESIKACHARY, T. V. (1982). On the nature of auxiliary cells in the red algae. *Seaweed Res. Utiln* 5: 49-52.
- DE TONI, G. B. (1897). *Sylloge algarum omnium hucusque cognitarum ... 4. Sylloge floridearum ... Sectio I.-Familia I-XI. Patavii.*
- DE TONI, G. B. (1924). *Sylloge algarum omnium hucusque cognitarum ... 4. Sylloge floridearum ... Sectio V. Additamenta. Patavii.*
- DE TONI, G. B. & D. LEVI (1888). *L'algarium Zanardini*. Venezia.

- DÍAZ-PIFERRER, M. (1970). Adiciones a la flora marina de Venezuela. *Carib. J. Sci* 10: 159-198.
- DÍAZ-PIFERRER, M. (1984). Adiciones a la flora marina de las Antillas Holandesas, Curazao y Bonaire. *Carib. J. Sci* 4: 513-543.
- DICKIE, G. (1872). On the marine algae of the island of St. Helena. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 13: 178-182.
- DICKIE, G. (1874). Enumeration of algae collected at the Cape-Verde Islands by H. N. Moseley, M. A., Naturalist to H. M. S. 'Challenger'. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 14: 344-349.
- EDELSTEIN, T. (1964). On the sublittoral algae of the Haifa Bay area. *Vie Milieu* 15: 177-212.
- ELLIS, J. & D. SLANDER (1786). *The natural history of many curious and uncommon zoophytes, collected from various parts of the globe by the late John Ellis ... Systematically arranged and described by the late Daniel Solander ...* 208 pp. London.
- FELDMANN, J. (1937). Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La Côte des Albères. *Rev. Algol.* 10: 1-339.
- FELDMANN, J. (1946). La flore marine des Iles Atlantides. *Mém. Soc. Biogéogr.* 8: 395-435.
- FRÉMY, P. (1936). Marine algae from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria IV. Cyanophyceae. *K. dansk. Vidensk. Selsk. Skr.* 12: 1-43.
- GIL-RODRÍGUEZ, M. C. & J. AFONSO-CARRILLO (1980). Adiciones a la flora marina y catálogo ficológico para la isla de Lanzarote. *Vieraea* 10: 59-70.
- GIL-RODRÍGUEZ, M. C. & J. AFONSO-CARRILLO (1981). *Catálogo de las algas marinas bentónicas (Cyanophyta, Chlorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta) para el Archipiélago Canario.* Aula de Cultura de Tenerife. 47 pp.
- GIL-RODRÍGUEZ, M. C. & W. WILDPRET DE LA TORRE (1980a). Contribución al estudio de la vegetación ficológica marina del litoral canario. *Encyclopedia Canaria.*
- GIL-RODRÍGUEZ, M. C. & W. WILDPRET DE LA TORRE (1980b). Contribución a la ficología de la Isla de El Hierro. *Vieraea* 8: 245-260.
- GIL-RODRÍGUEZ, M. C., R. HAROUN TABRAUE, J. AFONSO-CARRILLO & W. WILDPRET DE LA TORRE (1985). Adiciones al catálogo de algas marinas bentónicas para el Archipiélago Canario. II. *Vieraea* 15: 101-112.
- GÓMEZ-GARRETA, A., A. RIBERA-SIGUÁN & J. SEOANE-CAMBRA (1979). Nuevas citas para la flora algológica de Baleares. *Acta bot. malacitana* 5: 29-38.
- GONZÁLEZ HENRÍQUEZ, M. N. (1975). *Contribución al estudio de las praderas marinas de Zostera en la Isla de Gran Canaria.* Tesina de Licenciatura. Universidad de La Laguna. 113 pp.
- GONZÁLEZ HENRÍQUEZ, M. N. (1976). Contribución al estudio del epifitismo en *Zostera marina* L. (Zosteraceae) en la Playa de Las Canteras (Gran Canaria). *Bot. Macaron.* 2: 59-67.
- GONZÁLEZ HENRÍQUEZ, M. N. (1979). Contribución al estudio algológico de la zona de Arinaga (Gran Canaria). *Bot. Macaron.* 5: 47-60.
- GONZÁLEZ HENRÍQUEZ, M. N. (1986). *Flórula y vegetación bentónica de la Playa de Las Canteras (Gran Canaria).* Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna. 257 pp. (unpubl.).
- HAMEL, G. (1930). Floridées de France. VI. *Revue algol.* 5: 61-109.

- HENRIQUES, J. (1886). Algae. In J. Henriques, *Contribuições para o estudo da Flora d'Africa. Flora de S. Thomé. Bolm Soc. broteriana* 4: 217-221.
- HENRIQUES, J., 1887. Flora de S. Thomé. In G. B. De Toni & D. Levi, *Contribuciones ad phycologiam extra-italicam. Notarisia* 2: 381-383.
- HOWE, M. A. (1917). A note on the structural dimorphism of sexual and tetrasporic plants of *Galaxaura obtusata*. *Bull. Torrey bot. Club* 43: 621-624.
- HOWE, M. A. (1918). Further notes on the structural dimorphism of sexual and tetrasporic plants in the genus *Galaxaura*. *Mem. Brooklyn bot. Gdn* 1: 191-197.
- HOWE, M. A. (1920). Algae. In N. L. Britton & C. F. Millspaugh, *The Bahama Flora*. pp. 553-618. New York.
- HUISMAN, J. M. (1985). The *Scinaia* assemblage (Galaxauraceae, Rhodophyta): a reappraisal. *Phycologia* 24: 403-418.
- HUISMAN, J. M. & M. A. BOROWITZKA (1990). A revision of the Australian species of *Galaxaura* (Rhodophyta, Galaxauraceae), with a description of *Tricleocarpa* gen. nov. *Phycologia* 29: 150-172.
- ITONO, H. (1977). Studies on the southern Japanese species of *Galaxaura* (Rhodophyta). *Micronesica* 13: 1-26.
- JAASUND, E. (1976). *Intertidal seaweeds in Tanzania*. University of Tromsø. 160 pp.
- JAASUND, E. (1977). Marine algae in Tanzania. VII. *Bot. Mar.* 20: 415-425.
- JOHNSON, C. S. (1969). Studies on the ecology and primary production of Canary Islands marine algae. *Proc. int. Seaweed Symp.* 6: 213-222.
- JOLY, A. B. (1965). Flora marinha do litoral Norte do Estado de São Paulo e regiões circunvizinhas. *Bol. Fac. Fil. Ciênc. e Letras da USP*, 294, *Botânica* 21: 1-393.
- JORGE, D., M. N. GONZÁLEZ & E. DELGADO (1986). Macrofitobentos del litoral del Puerto de las Nieves (Gran Canaria). *Bot. Macaron.* 12-13: 111-122.
- KJELLMAN, F. R. (1900). Om Floridé-slågtet *Galaxaura* dess organografi och systematik. *K. svenska Vetensk Akad. Handl.* 33: 1-109.
- KUSEL, H. (1972). Contribution to the knowledge of the seaweeds of Cuba. *Bot. Mar.* 15: 186-198.
- KÜTZING, F. T. (1843). *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange*. Leipzig. 458 pp.
- KÜTZING, F. T. (1849). *Species algarum*. Leipzig. 922 pp.
- KÜTZING, F. T. (1958). *Tabulae phycologicae oder Abbildungen der Tange* 8. Nordhausen.
- LAMARCK, J. (1816). *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres ...* 2. Paris. 568 pp.
- LAMOUREUX, J. V. F. (1812). Extrait d'un mémoire sur la classification des Polypiers coralligènes non entièrement pierreux. *Nov. Bull. Sc. Soc. Philom.* 3: 181-188.
- LAMOUREUX, J. V. F. (1816). *Histoire des polypiers coralligènes flexibles, vulgairement nommés zoophytes*. Caen. 560 pp.
- LAMOUREUX, J. V. F. (1821). *Exposition méthodique des genres de l'ordre des polypiers ... des zoophytes d'Ellis et Solander*. Paris. 115 pp.

- LAWSON, G. W. & D. M. JOHN (1982). The marine algae and coastal environment of tropical West Africa. *Nova Hedwigia* 70: 1-455.
- LAWSON, G. W. & T. A. NORTON (1971). Some observations on littoral and sublittoral zonation at Tenerife (Canary Isles). *Bot. Mar.* 14: 116-120.
- LEVRING, T. (1953). The marine algae of Australia I. Rhodophyta: Goniotrichales, Bangiales and Nemalionales. *Archiv. Bot.* II, 2: 457-530.
- LEVRING, T. (1974). The marine algae of the Archipelago of Madeira. *Bolm Mus. munic. Funchal* 28: 1-111.
- LINNAEUS, C. (1759). *Animalium specierum in classes, ordines, genera, species ...* Leiden. 254 pp.
- LÓPEZ-HERNÁNDEZ, M. & M. C. GIL-RODRÍGUEZ (1982). Estudio de la vegetación ficológica del litoral comprendido entre Cabezo del Socorro y Montaña de la Mar, Güímar. Tenerife. *Vieraea* 11: 141-170.
- MAGRUDER, W. H. (1984). Reproduction and life history of the red alga *Galaxaura oblongata* (Nemaliales, Galaxauraceae). *J. Phycol.* 20: 402-409.
- MONTAGNE, C. 1860. Florula gorgonea seu enumeratio plantarum cellulario quas in promontorio Viridi (cap Vert) insulisque adjacentibus a diversis botanicis et imprimis Cl. Bolle, berlinensi, hucusque collectas, recognovit descripsitque. *Annls Sci. nat. (Bot.)* IV, 14: 210-225.
- OLIVERIA-FILHO, E. C. DE & Y. UGAMIN (1974). Novas referências de algas marinhas bentônicas para a flora brasileira. *Bol. Botânica* 2: 71-91.
- PAPENFUSS, G. F. & Y. M. CHIANG (1969). Remarks on the taxonomy of *Galaxaura* (Nemaliales, Chaetangiaceae). *Proc. Int. Seaweeds Symp.* (Madrid) 6: 303-314.
- PAPENFUSS, G. F., K. E. MSHIGENI & Y. M. CHIANG (1982). Revision of the red algal genus *Galaxaura* with special reference to the species occurring in the Western Indian Ocean. *Bot. Mar.* 25: 401-444.
- PARKINSON, P. G. (1983). The typification and status of the name *Chaetangium* (algae). *Taxon* 32: 605-610.
- PICCONE, A. (1884). *Crociera del Corsaro alle Isole Madera e Canarie del capitano Enrico d'Albertis Alghe*. Genova.
- PICCONE, A. (1886). Pugillo di alghe Canariensi. *Nuovo G. Bot. Ital.* 18: 119-121.
- PRICE, J. H., D. M. JOHN & G. W. LAWSON (1988). Seaweeds of the Western coasts of tropical Africa and adjacent Islands: a critical assessment. IV. Rhodophyta (Florideae) 2. Genera G. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Bot.)* 18: 195-273.
- RIBERA SIGUÁN, M. A., A. GÓMEZ GARRETA & J. A. SEOANE-CAMBRA (1985). Estudio biogeográfico de la flora algológica bentónica marina de las Islas Baleares. *An. Biol. Univ. Murcia* 2: 147-159.
- SANTOS GUERRA, A. (1972). Contribución al estudio de la flora marina de la Isla de La Gomera. *Vieraea* 2: 86-102.
- SANTOS GUERRA, A., A. ACUNA GONZÁLEZ & W. WILDPRET DE LA TORRE (1970). Contribución al estudio de la flora marina de la Isla de La Palma. *Cuad. Bot. canaria* 9: 20-29.

- SARTONI, G. (1974). Contributo alla conoscenza della flora algale bentonica di Sar Uanle (Somalia meridionale). *Giorn. Bot. Ital.* 108: 281-303.
- SAUVAGEAU, C. (1912). A propos des Cystoseira de Banyuls et de Guéthary. *Bull. Stn biol. Arcachon* 14: 133-556.
- SCHMITZ, C. J. F. (1889). Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen. *Flora, Jena* 72: 435-456.
- SCHMITZ, C. J. F. & P. HAUPTFLEISH (1897). Rhodophyceae. In A. Engler & K. Plantl, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 1: 298-544. Leipzig.
- SONDER, O. W. (1853). Algae annis 1852 et 1853 collectae. *Linnaea* 26: 506-528.
- STEENTOF, M. (1967). A revision of the marine algae of São Tomé and Príncipe (Gulf of Guinea). *J. Linn. Soc., Bot.* 60: 99-146.
- SVEDELIUS, N. (1911). Florideae. In A. Engler & K. Plantl, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 1: 200-276. Leipzig.
- SVEDELIUS, N. (1942). Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über Galaxaura, eine diplobiontische Nemalionales-Gattung. *Nova Acta R. Soc. Sc. Upsal.*, ser. 4, 13: 1-154.
- SVEDELIUS, N. (1945). Critical notes on some species of Galaxaura from Ceylon. *Arkiv. Bot.*, 32A. 74 pp.
- SVEDELIUS, N. (1953). Critical studies on some species of Galaxaura from Hawaii. *Nova Acta R. Soc. Sc. Upsal.*, ser. 4, 15: 1-92.
- TANAKA, T. (1936). The genus Galaxaura from Japan. *Sc. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ.* 1: 141-173.
- TAYLOR, W. R. (1928). The marine algae of Florida, with special reference to the Dry Tortugas. *Bibliotheca Phycologica* 2: 1-219. Reprint 1967.
- TAYLOR, W. R. (1960). Marine algae of the Eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. *Ann Arbor.* 870 pp.
- VICKERS, A. (1896). Contribution à la flore algologique des Canaries. *Annls Sci. nat. (Bot.)* VIII, 4: 293-306.
- VIERA-RODRÍGUEZ, M. A. (1987). Contribución al estudio de la flórula bentónica de la Isla de La Graciosa. Canarias. *Vieraea* 17: 237-259.
- VIERA-RODRÍGUEZ, M. A., M. C. GIL-RODRÍGUEZ, P. A. J. AUDIFFRED, W. F. PRUD'HOMME VAN REINE, R. HAROUN TABRAUE & W. WILDPRET DE LA TORRE (1987). Contribución al estudio de la flórula bentónica del islote de Montaña Clara. Canarias. *Vieraea* 17: 271-279.
- WEISSCHER, F. C. M. (1983). Marine algae from Selvagem Pequena (Salvage Islands). *Bolm Mus. munic. Funchal* 35: 41-80.
- ZANARDINI, G. (1862). Scelta di ficee nuove o più rare del Mare Adriatico figurate, descritte ed illustrate (decade terza). *Mem. Inst. Veneto Sc. Lett.* 10: 447-484.
- ZHOU, Z. & Z. CHEN (1983). Studies on the Chinese species of Galaxaura. In C. K. Tseng, *Proceedings of the Joint China-U.S. Phycology Symposium*, Science Press, Beijing, China. pp. 77-95.