

VIERAEA	Vol. 33	105-118	Santa Cruz de Tenerife, diciembre 2005	ISSN 0210-945X
---------	---------	---------	--	----------------

Morfología y distribución de *Nemalion helminthoides* en las islas Canarias (Rhodophyta, Liagoraceae)

JACQUELINE A. O'DWYER & JULIO AFONSO-CARRILLO

Departamento de Biología Vegetal (Botánica). Universidad de La Laguna. E-38071 La Laguna. Islas Canarias.

O'DWYER, J. A. & J. AFONSO-CARRILLO (2005). Morphology and distribution of *Nemalion helminthoides* in the Canary Islands (Rhodophyta, Liagoraceae). *VIERAEA* 33: 105-118.

ABSTRACT: Habit and vegetative and reproductive morphology have been examined in plants of *Nemalion helminthoides* from the Canary Islands. Habit and vegetative and reproductive characters of plants from the Canary Islands are in a good agreement with previous descriptions for plants from other warm temperate regions, although they exhibit shorter carpogonial branches. Gametophytes are ephemeral winter to spring-annual plants growing on the upper eulittoral in exposed places. Plants are dioecious, although some monoecious plants also occur; female plants are more numerous than the male ones. Fertile plants occur from late January to July (from mid winter to mid summer), showing differences with the phenology of European and Australian plants, which grow mainly through the summer.

Key words: Liagoraceae, marine algae, morphology, *Nemalion helminthoides*, phenology, Rhodophyta, Canary Islands.

RESUMEN: El hábito y la morfología vegetativa y reproductora se han examinado en plantas de *Nemalion helminthoides* de las Canarias. El hábito y los caracteres vegetativos y reproductores de los especímenes de Canarias concuerdan con los descritos para plantas de otras regiones templadas cálidas, aunque presentan ramas carpogoniales más cortas. Los gametófitos son efímeros anuales y crecen en invierno y primavera en el eulitoral superior de lugares expuestos. Las plantas son dioicas, aunque también crecen algunas plantas monoicas; las plantas femeninas son más numerosas que las masculinas. Las plantas fértiles están presentes desde finales de enero hasta julio (desde mediados de invierno a mediados de verano), mostrando diferencias con la fenología de las plantas europeas y australianas, que crecen principalmente en el verano.

Palabras claves: Algas marinas, fenología, Liagoraceae, morfología, *Nemalion helminthoides*, Rhodophyta, islas Canarias.

INTRODUCCIÓN

El género *Nemalion* fue creado por Duby (1830), basado en *Nemalion lubricum* Duby, una especie actualmente considerada sinónimo de *N. helminthoides* (Velley) Batters (Kylin, 1956). *Nemalion*, tal como es actualmente aceptado (Womersley, 1965; Kraft, 1989), agrupa plantas con gametófitos erectos no calcificados, con una médula multiaxial y un cortex formado por fascículos de filamentos no consolidados, en los que las ramas carpogoniales son terminales, la primera división del cigoto es transversal, el gonimoblasto es compacto y los filamentos estériles se originan desde las células basales de la rama carpogonial, formando un involucro laxo alrededor del carposporófito.

Aunque al menos veintiuna especies han sido atribuidas a *Nemalion*, en la actualidad sólo seis continúan incluidas en el género. Dos especies son exclusivamente atlánticas: *N. amoenum* (Pilger) Børgesen de Camerún, taxon incierto porque las estructuras femeninas no han sido observadas (Lawson & John 1982; John *et al.*, 2004) y *N. caricariense* Schnetter de Colombia (Schnetter, 1972). En el Océano Índico han sido descritos *N. attenuatum* J. Agardh de India y Sri Lanka, y *N. perpusillum* Børgesen de Mauricio (Silva *et al.*, 1996). *N. vermiculare* Suringar es una especie del Océano Pacífico identificada en Rusia, China y Japón (Perestenko, 1980; Tseng, 1984; Yoshida *et al.*, 1990). Por último, *N. helminthoides* tiene una amplia distribución en los océanos Atlántico y Pacífico (Dixon & Irvine, 1977; Womersley, 1965, 1994), y es la única especie del género que ha sido identificada en Canarias.

La primera cita de *Nemalion helminthoides* para Canarias se debe a Montagne (1841: 189) que identificó, como *Mesogloia multifida* C. Agardh, un pliego recolectado



FIG. 1. *Nemalion helminthoides* (Velley) Batters. Aspecto general del hábito en el medio natural (Escala = 10 mm).

por Broussonnet. J. Agardh (1852: 419) recopiló esta cita, como *Nemalion multifidum* (F. Weber et D. Mohr) Endlicher. Aunque estas referencias no fueron recopiladas por Børgesen (1927), la especie ha sido posteriormente incluida en los listados florísticos de algunas localidades de Canarias (González, 1977, 1979; Gil-Rodríguez & Afonso-Carrillo, 1980a; Afonso-Carrillo *et al.*, 1984; Haroun *et al.*, 1984; Jorge *et al.*, 1984; Gil-Rodríguez *et al.*, 1985; Viera-Rodríguez, 1987; Elejabeitia *et al.*, 1992; Pinedo *et al.*, 1992; Sangil *et al.*, 2003), identificada en estudios de zonación (Haroun *et al.*, 1985; Viera-Rodríguez & Wildpret, 1986; Gil-Rodríguez *et al.*, 1992; Elejabeitia & Afonso-Carrillo, 1994; Pinedo & Afonso-Carrillo, 1994), citada como forófito de otras algas (Afonso-Carrillo & Rojas-González, 2004), o recogida en catálogos generales (Feldmann, 1946; Gil-Rodríguez & Afonso-Carrillo, 1980b; Afonso-Carrillo & Sansón, 1999; Haroun *et al.*, 2002, 2003; Gil-Rodríguez *et al.* 2003; John *et al.*, 1994). Sin embargo, hasta ahora, las poblaciones canarias no habían sido caracterizadas desde el punto de vista morfológico y fenológico.

En este trabajo continuamos con la revisión de especies del orden Nemiales que han sido identificadas en las islas Canarias. Estudios previos estuvieron dedicados a los géneros *Galaxaura* Lamouroux y *Tricleocarpa* Huisman et Borowitzka (Pérez & Afonso-Carrillo, 1993), *Liagora* Lamouroux (Kvaternik & Afonso-Carrillo, 1995), *Ganonema* Fan et Wang (Kvaternik *et al.*, 1996; Afonso-Carrillo *et al.*, 1998), y *Helminthocladia* J. Agardh (O'Dwyer & Afonso-Carrillo, 2001).

MATERIAL Y MÉTODOS

Las observaciones están basadas en (1) especímenes frescos procedente de recolecciones realizadas en el eulitoral de las islas Canarias, conservados en formalina al 4% en agua de mar y depositados en el herbario TFC (Departamento de Biología Vegetal de la Universidad de La Laguna); y (2) especímenes secos de herbario depositados también en TFC. Los fragmentos seleccionados del material conservado en formalina fueron teñidos de anilina azul al 1% y montados en una solución acuosa de Karo al 50%, y presionados ligeramente para disgregar los filamentos. Los especímenes secos de herbario fueron previamente rehidratados en agua de mar. Los dibujos en cámara clara fueron obtenidos utilizando un microscopio Zeiss. Las fotografías fueron elaboradas en un fotomicroscopio Zeiss, empleando una película Ilford Pan 50 ASA. Las abreviaturas de los herbarios siguen a Holmgren *et al.* (1990).

OBSERVACIONES

Nemalion helminthoides (Velley) Batters

Batters (1902), p. 59; Hamel (1930), p. 5, fig. 41 (A-B); Newton (1931), p. 256, fig. 156; Seoane (1965), p. 94, fig. 25(2); Gayral (1966), p. 363, fig. 42; Dixon & Irvine (1977), p. 142, fig. 53; Womersley (1965), p. 455, figs 1-9, pl. 1; (1994), p. 78, figs 18 (A-B), 19 (A-F); Abbott & Hollenberg (1976), p. 324, fig. 268; Athanasiadis (1987), p. 28; Haroun *et al.* (2003), p. 86.

Basiónimo: *Fucus helminthoides* Velley in Withering (1792, como “*elminthoides*”), p. 255.

Sinónimos: *Nemalion lubricum* Duby (1830), p. 959; *Nemalion multifidum* (Weber et Mohr) J. Agardh (1841), p. 453; *Rivularia multifida* Weber et Mohr (1804), p. 193, pl. 3, figs 1a-c; *Ulva rubra* Hudson (1778), p. 571; *Chaetophora rubra* (Hudson) C. Agardh (1812), p. 42.

Localidad tipo: Portland, Inglaterra (Dixon & Irvine, 1977).

Distribución: Atlántico Oriental (desde Escandinavia a Senegal), Mediterráneo, Atlántico Occidental (Nueva York, Caribe, Brasil, Uruguay y Argentina). Pacífico Norteamericano (desde Alaska a México), Pacífico Asiático (Japón), Australia, Tasmania y Nueva Zelanda (Abbott & Hollenberg, 1976; Dixon & Irvine, 1977; Yoshida *et al.*, 1990; Womersley, 1994; John *et al.*, 2004).

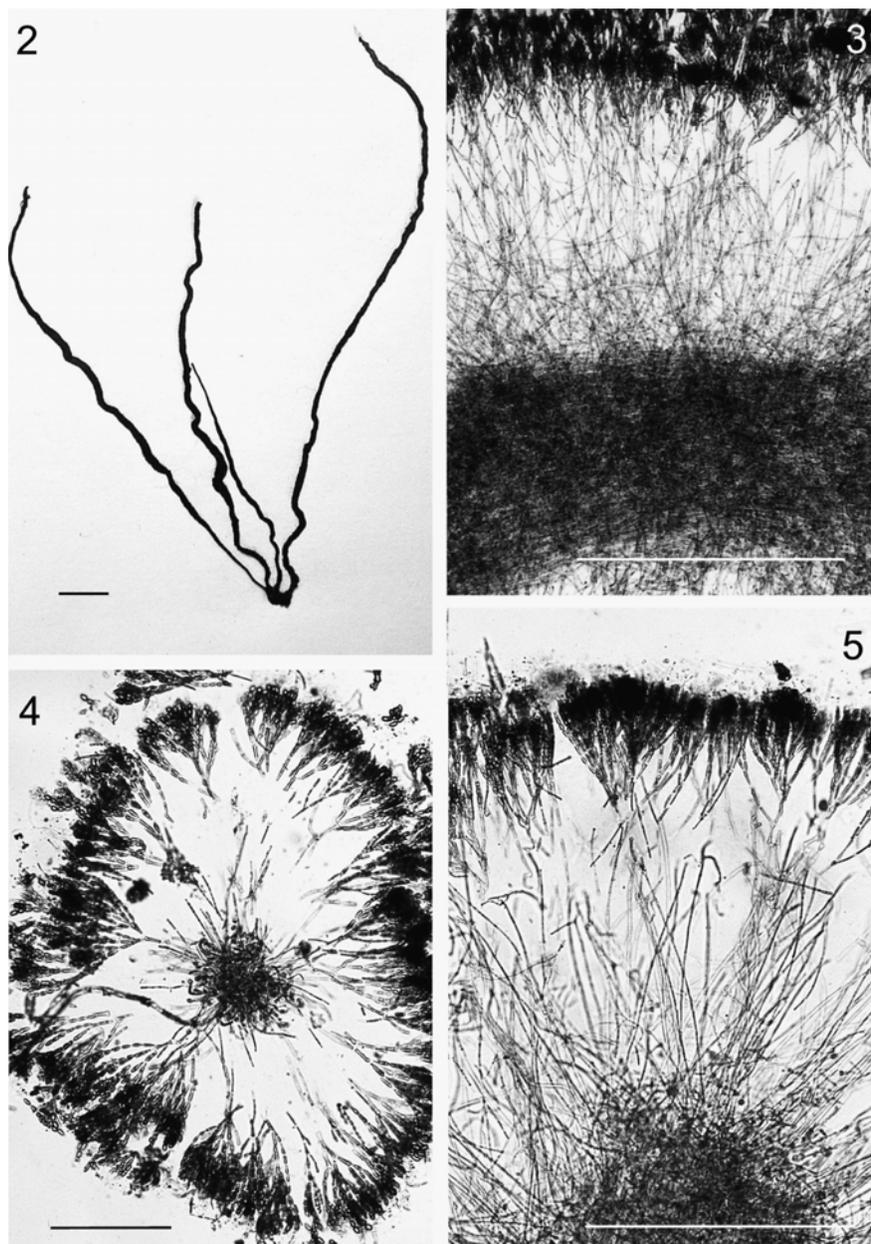
Material examinado: LA PALMA: Fajana de Barlovento (15.06.1983, TFC Phyc 3043). LA GOMERA: LOS Órganos (03.04.1982, TFC Phyc 2813). TENERIFE: Punta del Hidalgo (30.01.1982, TFC Phyc 351; 16.04.1991, TFC Phyc 6969), El Pris, Tacoronte (30.06.1984, TFC Phyc 4099), El Bollullo (20.07.2005, TFC Phyc 13057), Puerto de la Cruz (01.05.1991, TFC Phyc 5766), Playa El Socorro (16.06.2004, TFC Phyc 13051), Playa San Marcos (01.03.1996, TFC Phyc 9671, 9705, El Guincho (01.05.1990, TFC Phyc 9923). LANZAROTE: Punta de Pechiguera (10.03.1980, TFC Phyc 2280).

Hábitat y fenología: El gametófito de *N. helminthoides* ha sido recolectado desde finales de enero hasta mediados de junio creciendo sobre las rocas o sobre *Chthamalus stellatus* en el nivel superior del eulitoral en ambientes expuestos, generalmente orientados al norte, de las costas de las islas Canarias. Otras algas recolectadas en estos ambientes son *Porphyra leucosticta* Thuret, *Rissoella verruculosa* (Bertolini) J. Agardh, *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link y *Stichothamnion cymatophilum* Børgesen. La cianofícea *Calothrix crustacea* Bornet et Flahault y la rodofícea *Polysiphonia tenerrima* Kützinger han sido reconocidas creciendo epi-endófitos sobre plantas maduras de *Nemalion*. Algas plantas densamente epifitadas por *Calothrix* adquieren color pardo-verdoso.

Las plantas suelen presentar estructuras reproductoras desde que alcanzan unos 5 cm de alto, y plantas fértiles fueron observadas desde enero a junio. Las plantas dioicas son mucho más comunes que las monoicas, y dentro de las primeras, las plantas femeninas (con carposporófitos en diferentes estados de desarrollo), son mucho más abundantes que las plantas masculinas portadoras de espermatangios.

Hábito: Plantas erectas de color rojizo a pardo rojizo, gelatinosas, firmes y elásticas (Fig. 1), de (5-)12-30(-40) cm de alto, fijas al sustrato mediante un disco basal de hasta 5 mm de diámetro, del que se pueden originar hasta 11 ejes cilíndricos, simples, bifurcados una o varias veces cerca de la base, y muy raramente subdicótomamente ramificados lejos de la base (Fig. 2). En las porciones basales, los ejes alcanzan hasta 3,5 mm de diámetro, y se atenúan progresiva y regularmente hacia las porciones distales donde son de 0,5-1 mm de diámetro, terminado en ápices redondeados.

Estructura vegetativa: Los ejes son multiaxiales (Figs 3, 4) con una médula central compacta (no disgregable por presión), constituida por filamentos compuestos por células subcilíndricas que miden 5-10 μm de ancho y 60-96 μm de largo en la porción apical. Cada célula de los filamentos medulares externos se ramifica distalmente para formar un fascículo cortical orientado en ángulo recto al eje medular (Figs 4, 5). La médula resulta engrosada por los filamentos rizoidales originados a partir de las células proximales de los fascículos corticales. Los filamentos corticales tienen (7-)10(-12) células de largo, hasta 350 μm de largo, y están ramificados 6-9 veces, generalmente pseudodicótomamente,



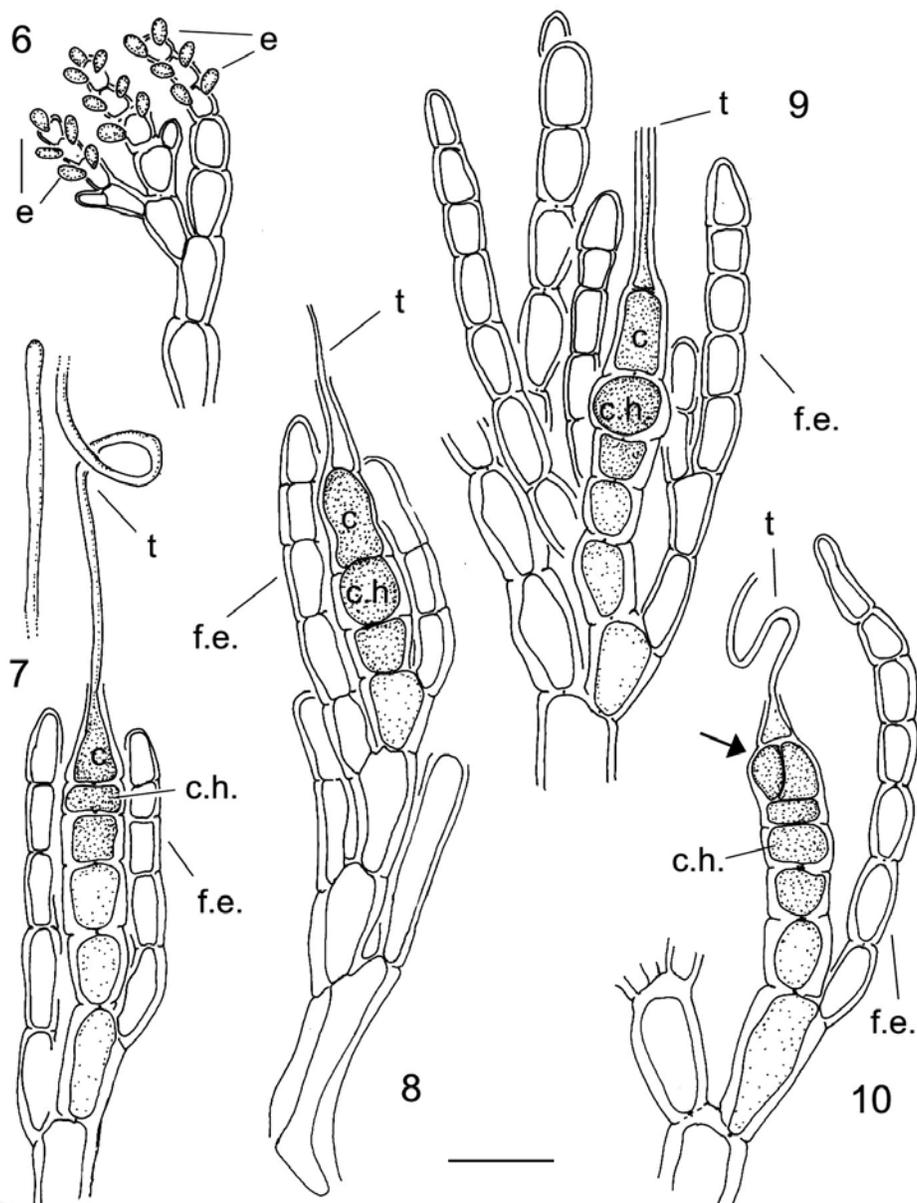
FIGS 2-5. *Nematium helminthoides* (Vellay) Batters. Fig. 2. Espécimen de herbario, TFC Phyc 5766 (Escala = 10 mm). Fig. 3. Sección longitudinal de un eje mostrando la médula central compacta y los fascículos corticales (Escala = 200 μ m). Fig. 4. Sección transversal de un eje con la médula y el córtex (Escala = 200 μ m). Fig. 5. Sección transversal de un eje mostrando los fascículos corticales (Escala = 200 μ m).

aunque algunas tricotomías pueden estar presentes. La mayor parte de la ramificación se origina a partir de iniciales adventicias que se desarrollan distalmente en las células de los filamentos. Las células de los fascículos corticales son hialinas y subcilíndricas en las porciones basal y media, de 7-16 μm de ancho y 30-50 μm de largo, progresivamente más cortas en la porción distal, donde son pigmentadas y ovoide-elongadas, de 6-12 μm de ancho y 8-24 μm de largo (Figs 6-11). Las células terminales en las porciones jóvenes con frecuencia forman una (raramente dos) pequeñas células subcilíndricas de 2-4 μm de ancho y 4-9 μm de largo con contenido densamente teñido y función probablemente secretora. Pelos terminales de 2-3 μm de diámetro y hasta 25 μm de largo son frecuentes en las porciones terminales de la planta (Fig. 11).

Estructuras reproductoras: Los gametófitos generalmente dioicos, sólo ocasionalmente monoicos. Los espermatangios se originan en racimos digitados en las porciones terminales de los fascículos corticales (Fig. 6). Las células terminales (y ocasionalmente las subterminales) forman uno o dos filamentos de células madre espermatangiales (4-6 μm ancho y 6-9 μm alto) que tienen hasta 4 células de largo. Los espermatangios son subsféricos, de 3-4 μm de diámetro, se originan radialmente de las células madre espermatangiales (Fig. 6).

Las ramas carpogoniales son abundantes en las porciones terminales de las plantas y se forman en el córtex externo (Fig. 7). Las ramas carpogoniales son rectas y están formadas por (3-)4-5(-7) células, con un carpogonio cónico-alargado terminal, y con las 2-3 células subterminales (célula hipógena y subhipóginas) con denso contenido (Fig. 7). El carpogonio tiene 9-11 μm de ancho y 11-15 μm de alto y se prolonga por una larga tricógina; la célula hipógena es subcilíndrica de igual ancho que el carpogonio y 4-5 μm de alto; y la célula subhipógena es también subcilíndrica, pero algo más estrecha y más alta (de 8-10 μm x 7-12 μm). Tras la supuesta fecundación, la primera división del carpogonio transversal, y sólo la célula distal resultante, que se divide luego longitudinalmente, interviene en la formación del gonimoblasto (Figs 8-10). El joven gonimoblasto es globular (Figs 11-12), constituido por células subcilíndricas dispuestas de forma compacta, y partir de esta masa de células, se forman cortos filamentos gonimoblásticos de 2-3 células de largo, que forman terminalmente carposporangios ovoides o piriformes de 9-13 μm de ancho y 17-23 μm de largo (Fig. 13). Las paredes residuales de los carposporangios son retenidas, lo que sugiere que ocurre regeneración de carposporangios. El carposporófito maduro es subhemisférico y compacto, de 50-120 μm de diámetro en visión superficial y 28-50 μm de alto en visión lateral (Fig. 13).

En la rama carpogonial, desde el momento de la fecundación, e incluso antes de la primera división del carpogonio, la célula hipógena habitualmente incrementa de tamaño hasta subsférica de hasta 14 μm de diámetro (Fig. 9). Simultáneamente al desarrollo del gonimoblasto, las células hipógena y subhipógena ensanchan sus conexiones sinápticas, y cuando el carposporófito está maduro la rama carpogonial forma una fusión celular (Figs 11-13). Al mismo tiempo, desde las células corticales que soportan la rama carpogonial y a partir de las 1-2 células basales de la rama carpogonial, se originan filamentos estériles configurando un involucro muy laxo (Figs 7-11). Estos filamentos estériles son similares a los filamentos corticales, que crecen dirigidos hacia el gonimoblasto, tienen hasta 7 células de largo, y generalmente están ramificados pseudodicótomamente en la primera o segunda célula basal del filamento estéril.



FIGS 6-10. *Nemalion helminthoides* (Velley) Batters. Fig. 6. Detalle de las células terminales de los fascículos corticales con racimos espermatangiales maduros mostrando espermatangios. Fig. 7. Rama carpogonial. Figs 8, 9. Ramas carpogoniales mostrando la elongación del carpogonio fecundado previa a la división transversal. Fig. 10. Rama carpogonial en la que se observan las primeras divisiones del carpogonio fecundado, con la célula distal dividida longitudinalmente (flecha), y la célula proximal que no intervendrá en la formación de los filamentos gonimoblásticos. [c: carpogonio, c.h.: célula hipógina, f.e.: filamento estéril, e: espermatangio, t: tricógina] (Escala = 20 μ m).

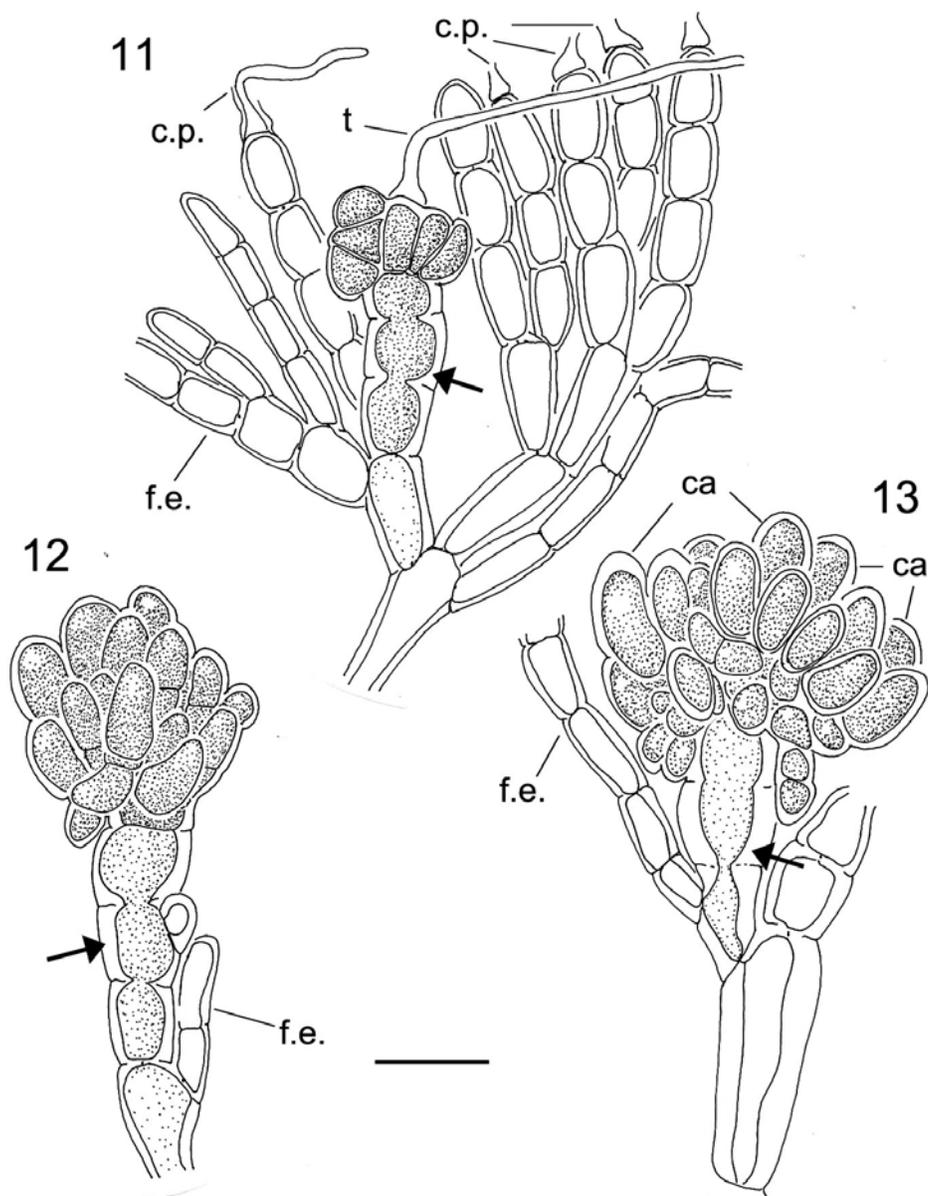
COMENTARIOS

Las observaciones morfológicas realizadas en las plantas canarias de *Nemalion helminthoides* concuerdan bien con las descripciones previas de esta especie para otras regiones, aunque muestran algunas características que es necesario destacar. En el pasado se distinguían en esta especie dos entidades diferentes que eran separadas por la morfología del hábito. De acuerdo con Söderström (1970), *Nemalion helminthoides* agrupaba las plantas simples o sólo ramificadas cerca de la base, mientras que *N. multifidum* incluía las plantas profusamente ramificadas. La primera mostraba una amplia distribución por las zonas templadas y subtropicales, mientras que la segunda estaba restringida a la zona templada fría. Womersley (1965) indicó que esta separación era totalmente insatisfactoria, puesto que en las poblaciones era común encontrar especímenes con todos los tipos de ramificación. Los especímenes de las regiones templado cálidas y subtropicales han sido caracterizados por estar escasamente ramificados (Taylor, 1960). Este es el caso de los especímenes canarios, donde no han sido recolectadas plantas profusamente ramificadas como las descritas en el pasado como *N. multifidum*.

En Canarias, el gametófito de *Nemalion helminthoides* es una planta anual efímera, que aparece a finales de invierno y está presente durante toda la primavera. Aunque *N. helminthoides* es habitualmente considerada una especie estival de las costas templadas (Womersley, 1994), en las islas Canarias su crecimiento está adelantado y las plantas no han sido observadas después del mes de julio. En las costas del Atlántico oriental, *N. helminthoides* está presente exclusivamente durante el verano desde Escandinavia a Marruecos (Gayral, 1958; Seoane, 1965; Ardré, 1970; Dixon & Irvine, 1977). Sin embargo, en el Mediterráneo los gametófitos pueden aparecer durante el invierno y perdurar hasta la mitad del verano (Hamel, 1930; Athanasiadis, 1987). Este adelanto en la fenología de las poblaciones marinas canarias con respecto a las europeas ha sido documentado previamente tanto para la fanerógama marina *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson (Reyes *et al.*, 1995), como para otras algas marinas (Tabares & Afonso-Carrillo, 1980; Rojas-González & Afonso-Carrillo, 2000).

El crecimiento del gametófito de *Nemalion helminthoides* sólo durante una época del año es una consecuencia de la regulación del ciclo de vida heteromórfico por el fotoperiodo y la temperatura (Cunnigham & Guiry, 1989). Aunque los esporófitos de *Nemalion* no han sido nunca identificados en la naturaleza, en los cultivos realizados en laboratorio de plantas de las costas de Irlanda, Cunnigham & Guiry (1989) observaron que los esporófitos eran filamentosos y microscópicos, y que las tetrásporas formadas en condiciones de día corto formaban plantas filamentosas postradas (con morfología similar a los tetrasporófitos). La inducción de los ejes erectos multiaxiales era una respuesta fotoperiódica de día largo, principalmente con 14-16 horas de luz y 7-13 °C de temperatura. La respuesta fisiológica de las plantas canarias a la temperatura y el fotoperiodo no ha sido hasta el momento investigada, aunque cabe esperar una respuesta en el mismo sentido a la mostrada por las plantas irlandesas. Sin embargo, el rango de temperatura de las aguas Canarias (17-23 °C) y el crecimiento principalmente primaveral de los gametófitos indica que en las plantas canarias la inducción de los ejes erectos multiaxiales requieren otras condiciones de temperatura y fotoperiodo.

En Canarias, *Nemalion helminthoides* es una planta poco abundante cuya distribución conocida está restringida a una pocas localidades expuestas al oleaje donde sus



FIGS 11-13. *Nemalion helminthoides* (Velley) Batters. Fig. 11. Estado inicial en la formación del carposporófito. Fig. 12. Carposporófito inmaduro. 13. Carposporófito maduro con carposporangios terminales. Observe que las células de la rama carpogonial amplían sus conexiones sinápticas para formar una fusión celular (flecha). [ca: carposporangio, c.p.: célula pelo, f.e.: filamento estéril, t: tricógina] (Escala = 20 μ m).

poblaciones han sido identificadas en años sucesivos. Hasta la actualidad se han documentado poblaciones en todas las islas Canarias, con la excepción de El Hierro y Fuerteventura. En estas dos últimas islas el hallazgo de esta especie no resultaría inesperado, y la ausencia de citas probablemente está relacionada con el crecimiento estacional efímero de los gametófitos en ambientes expuestos, frecuentemente inaccesibles.

Tanto los caracteres vegetativos como los reproductores están en general de acuerdo con las descripciones previas realizadas para este taxon en otras regiones (Dixon & Irvine, 1977; Womersley, 1965, 1994). Sólo en el ámbito de la reproducción, los especímenes canarios muestran ramas carpogoniales y filamentos de células madre espermatangiales ligeramente más cortos (pero dentro del rango de variación de la especie) a los descritos por Womersley (1965, 1994) para las plantas australianas. Esta pequeña variación puede ser indicativa de la gran plasticidad que muestra esta planta de amplia distribución por todo el mundo. Con respecto al carposporófito, nuestras observaciones concuerdan con las realizadas por Ramm-Anderson & Wetherbee (1982), quienes distinguieron desde el punto de vista citológico cuatro regiones: la fusión celular, las células estériles, las células madre de los carposporangios y los carposporangios.

AGRADECIMIENTOS

A nuestros compañeros del Departamento de Biología Vegetal, M. Candelaria Gil-Rodríguez, Marta Sansón, Javier Reyes y Ana Tronholm que recolectaron especímenes examinados en el presente estudio. Marta Sansón revisó críticamente el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ABBOTT, I.A. & G.J. HOLLENBERG (1976). *Marine algae of California*. Stanford, California: Stanford University Press. 827 pp.
- AFONSO-CARRILLO, J., M.C. GIL-RODRÍGUEZ, R. HAROUN-TABRAUE, M. VILLENABALSA & W. WILDPRET (1984). Adiciones y correcciones al catálogo de algas marinas bentónicas para el Archipiélago Canario. *Vieraea* 13: 27-49.
- AFONSO-CARRILLO, J. & B. ROJAS-GONZÁLEZ (2004). Observations on reproductive morphology and new records of Rhodomelaceae (Rhodophyta) from the Canary Islands, including *Veleroa complanata* sp. nov. *Phycologia* 43: 79-90.
- AFONSO-CARRILLO, J. & M. SANSÓN (1999). *Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Clave analítica*. Materiales didácticos universitarios. Serie Biología 2. Secretariado de Publicaciones Universidad de La Laguna. 254 pp.
- AFONSO-CARRILLO, J., M. SANSÓN, & J. REYES (1998). Vegetative and reproductive morphology of *Ganonema lubrica* sp. nov. (Liagoraceae, Rhodophyta) from the Canary Islands. *Phycologia* 37: 319-329.
- AGARDH, C.A. (1812). *Dispositio algarum Sueciae. P. III-V*. pp. 27-45 Lund, Sweden.
- AGARDH, J.G. (1841). In historiam algarum symbolae. *Linnaea* 15: 1-50, 443-457.

- AGARDH, J.G. (1852). *Species genera et Floridearum. Volumen secundum. Part 2*, Lund, 337-1291 pp.
- ARDRE, F. (1970). Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. I. La flore. *Portugalia Acta Biologica* sér. B, 10: 137-555.
- ATHANASIADIS, A. (1987). *A Survey of the Seaweeds of the Aegean Sea with Taxonomic Studies on Species of the Tribe Antithamnieae (Rhodophyta)*. Thesis, Department of Marine Botany. Univ. of Gothenburg. vii + 174 pp.
- BATTERS, E.A.L. (1902). A catalogue of the British Marine algae. *Journal of Botany, British and Foreign* 40 (Supplement): 1-107.
- BØRGESEN, F. (1927). Marine algae from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. III. Rhodophyceae. Part I. Bangiales and Nemaliales. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Meddelelser* 6(6): 1- 97.
- CUNNINGHAM, E.M. & M.D. GUIRY (1989). A circadian rhythm in the long-day photoperiodic induction of erect axis development in the marine red alga *Nemalion helminthoides*. *Journal of Phycology* 25: 705-712.
- DIXON, P.S. & L.M. IRVINE (1977). *Seaweeds of the British Isles. Volume 1. Rhodophyta. Part 1. Introduction, Nemaliales, Gigartinales*. pp. xi + 252, 90 figs. London: British Museum (Natural History).
- DUBY, J.E. (1830). *Aug. Pyrami de Candolle Botanicon gallicum seu Synopsis plantarum in Flora gallica descriptarum. Editio secunda. Ex herbariis et schedis Candollianis propriisque digestum. Pars secunda plantas cellulares continens*. Desray, Paris. (i-vi) 545-1068 pp.
- ELEJABEITIA, Y. & J. AFONSO-CARRILLO (1994). Observaciones sobre la zonación de las algas de Punta del Hidalgo, Tenerife (Islas Canarias). *Anuario del Instituto de Estudios Canarios* 38: 15-23.
- ELEJABEITIA, Y., J. REYES & J. AFONSO-CARRILLO (1992). Algas marinas bentónicas de Punta del Hidalgo, Tenerife (Islas Canarias). *Vieraea* 21: 1-28.
- FELDMANN, J. (1946). La flore marine des Iles Atlantides. *Mémoires de la Société de Biogéographie* 8: 395-435.
- GAYRAL, P. (1958). *Algues de la côte Atlantique Marocaine*. Le Nature au Maroc, Rabat, 524 pp.
- GAYRAL, P. (1966). *Les algues des côtes Françaises (Manche et Atlantique). Notions fondamentales sur l'écologie, la biologie et la systématique des algues marines*. Éditions Doin, Paris 632 pp.
- GIL-RODRÍGUEZ, M.C. & J. AFONSO-CARRILLO (1980a). Adiciones al la flora y catálogo ficológico para la isla de Lanzarote. *Vieraea* 10: 59-70.
- GIL-RODRÍGUEZ, M.C. & J. AFONSO-CARRILLO (1980b). *Catálogo de las algas marinas bentónicas (Cyanophyta, Chlorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta) para el Archipiélago Canario*. Aula de Cultura. Excmo. Cabildo Insular. Santa Cruz de Tenerife. 47 pp.
- GIL-RODRÍGUEZ, M. C., J. AFONSO-CARRILLO & R. HAROUN-TABRAUE (1992). Flora ficológica de las Islas Canarias. En: *Flora y Vegetación del Archipiélago Cana-*

- rio. Tratado Florístico de Canarias. I Parte.* (G. Kunkel, coord.). Edirca s. I. Las Palmas de Gran Canaria. 95-121 pp.
- GIL-RODRÍGUEZ, M.C., R. HAROUN, J. AFONSO-CARRILLO & W. WILDPRET (1985). Adiciones al catálogo de las algas marinas bentónicas para el Archipiélago Canario. II. *Vieraea* 15: 101-112.
- GIL-RODRÍGUEZ, M.C., R. HAROUN, A. OJEDA, E. BERECIBAR, P. DOMÍNGUEZ & B. HERRERA (2003). Reino Protocista, pp. 5-30, in : MORO, L., J.L. MARTÍN, M.J. GARRIDO & I. IZQUIERDO (eds.), *Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales)*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. 250 pp.
- GONZÁLEZ, N. (1977). Estudio de la vegetación bentónica litoral del noroeste de la Isla de Gran Canaria (Bañaderos, San Felipe, Sardina, Las Nieves). *Bototánica Macaronésica* 4: 85-104.
- GONZÁLEZ, N. (1979). Contribución al estudio algológico de la zona de Arinaga (Gran Canaria). *Botánica Macaronésica* 5: 47-60.
- HAMEL, G. (1930). Floridées de France VI. *Revue Algologique* 5: 61-109.
- HAROUN, R., M.C. GIL-RODRÍGUEZ, J. AFONSO-CARRILLO & W. WILDPRET (1984). Estudio del fitobentos del Roque de Los Órganos (Gomera). Catálogo florístico. *Vieraea* 13: 259-276.
- HAROUN-TABRAUE, R. M. C. GIL-RODRÍGUEZ, J. AFONSO-CARRILLO & W. WILDPRET DE LA TORRE (1985). Vegetación bentónica del Roque de Los Órganos (Gomera). *Anales Biología Universidad de Murcia*, 2 (sección Especial 2): 107-117.
- HAROUN, R.J., M.C. GIL-RODRÍGUEZ, J. DÍAZ DE CASTRO & W.F. PRUD'HOMME VAN REINE (2002). A checklist of the marine plants from the Canary Islands (Central Eastern Atlantic Ocean). *Botánica Marina* 45: 139-169.
- HAROUN, R.J., M.C. GIL-RODRÍGUEZ & W. WILDPRET DE LA TORRE (2003). *Plantas marinas de las Islas Canarias*. Canseco Editores. Talavera de la Reina. 319 pp.
- HOLMGREN P.K., N.H. HOLMGREN & L.C. BARNETT (1990). *Index Herbariorum, Pt 1: The Herbaria of the World*, 8th ed. New York, Bronx, New York Botanical Garden, x + 693 p. [*Regnum Vegetabile*, vol. 20].
- HUDSON, W. (1778). *Flora anglica...edition altera*. (iii +) xxxviii + 690 pp. London.
- JOHN, D.M., G.W. LAWSON, J.H. PRICE, W.F. PRUD'HOMME VAN REINE & W.J. WOELKERLING (1994). Seaweeds of the western coast of tropical Africa and adjacent islands: a critical assessment. IV. Rhodophyta (Florideae) 4. Genera L - O. *Bulletin British Museum of Natural History (Botany)* 24: 49-90.
- JOHN, D.M., W.F. PRUD'HOMME VAN REINE, G.W. LAWSON, T.B. KOSTERMANS & J.H. PRICE (2004). A taxonomic and geographical catalogue of the seaweeds of the western coast of Africa and adjacent islands. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 127: 1-339.
- JORGE, D., M. N. GONZÁLEZ-HENRÍQUEZ & E. DELGADO (1984). Macrofitobentos del litoral del Puerto de las Nieves (Gran Canaria). *Botánica Macaronésica* 12-13: 111-122.

- KRAFT, G.T. (1989). *Cylindraxius rotundatus* gen. et sp. nov. and its generic relationships within the Liagoraceae (Nemaliales, Rhodophyta). *Phycologia* 28: 275-304, 33 figs, 3 tables.
- KVATERNIK, D. & J. AFONSO-CARRILLO (1995). The red algal genus *Liagora* (Liagoraceae, Rhodophyta) from the Canary Islands. *Phycologia* 34: 449-471.
- KVATERNIK, D., J. AFONSO-CARRILLO & M. SANSÓN (1996). Morfología y distribución de *Ganonema farinosa* en las islas Canarias (Rhodophyta, Liagoraceae). *Vieraea* 25: 117-124.
- KYLIN, H. (1956). *Die Gattungen der Rhodophyceen*. pp. XV + 673 , 458 figs. Lund: C.W.K. Gleerups Förlag.
- LAWSON, G.W. & D.M. JOHN (1982). The marine algae and coastal environment of tropical west Africa. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 70: 1-455.
- MONTAGNE, J.F.C. (1841). Plantes cellulaires [3(2): pp. 1-xv + [1] + 1-208]. In P. Barker-Webb & S. Berthelot, *Histoire Naturelle des Iles Canaries... 3(2), Phytographia Canariensis, Sectio ultima*. [4] + xv + [1] + 208 pp. Paris.
- NEWTON, L. (1931). *A handbook of the British seaweeds*. British Museum (Natural History), London. 478 pp.
- O'DWYER, J.A. & J. AFONSO-CARRILLO (2001). Vegetative and reproductive morphology of *Helminthocladia calvadosii*, *H. agardhiana* and *H. reyesii* sp. nov. (Liagoraceae, Rhodophyta) from the eastern Atlantic. *Phycologia* 40: 53-66.
- PERESTENKO, L.P. (1980). *Algae from the Bay of Peter the Great*. Leningrad: Izd. Akad. Nauk SSSPR.
- PÉREZ, L. & J. AFONSO-CARRILLO (1993). Estudios en las especies canarias de *Galaxaura* y *Tricleocarpa* (Galaxauraceae, Rhodophyta). *Vieraea* 22: 35-63.
- PINEDO, S. & J. AFONSO-CARRILLO (1994). Distribución y zonación de las algas marinas bentónicas en Puerto de la Cruz, Tenerife (Islas Canarias). *Vieraea* 23: 109-123.
- PINEDO, S., M. SANSÓN & J. AFONSO-CARRILLO (1992). Algas marinas bentónicas de Puerto de la Cruz (antes Puerto Orotava), Tenerife (Islas Canarias). *Vieraea* 21: 29-60.
- RAMM-ANDERSON, S.M. & R. WETHERBEE (1982). Structure and development of the carposporophyte of *Nemalion helminthoides* (Nemaliales, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 18: 133-141.
- REYES, J., M. SANSÓN & J. AFONSO-CARRILLO (1995). Distribution and reproductive phenology of the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson in the Canary Islands. *Aquatic Botany* 50: 171-180.
- ROJAS-GONZÁLEZ, B. & J. AFONSO-CARRILLO (2000). Morfología y distribución de *Boergeseniella fruticulosa* en las islas Canarias (Rhodophyta, Rhodomelaceae). *Vieraea* 28: 127-136.
- SANGIL, C., M. SANSÓN & J. AFONSO-CARRILLO (2003). Algas marinas de La Palma (islas Canarias): novedades florísticas y catálogo insular. *Vieraea* 31: 83-119.
- SCHNETTER, R. (1972). Nuevas algas bécnicas del litoral caribe de Colombia. *Mutisia* 36: 12-16.

- SEOANE-CAMBA, J. (1965). Estudio de las algas bentónicas de la costa sur de la Península Ibérica (litoral de Cádiz). *Investigación Pesquera* 29: 1-216.
- SILVA, P. C., P. W. MASSON & R. L. MOE (1996). Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. *University of California Publications in Botany* 29: 1-1259.
- SÖDERSTRÖM, J. (1970). Remarks on the European species of *Nemalion*. *Botanica Marina* 13: 81-86.
- TABARES, N. & J. AFONSO-CARRILLO (1998). Morfología y distribución de *Thuretella schousboei* en las islas Canarias (Rhodophyta, Gloiosiphoniaceae). *Vieraea* 26: 77-85.
- TAYLOR, W.R. (1960). *Marine Algae of the Eastern Tropical and Subtropical coasts of the Americas*. The University of Michigan Press. Ann Arbor. 870 pp.
- TSENG, C.K. (1984). *Common Seaweeds of China*. Beijing: Science Press.
- VIERA-RODRÍGUEZ, M. A. (1987). Contribución al estudio de la flórua bentónica de la isla de La Graciosa. Canarias. *Vieraea* 17: 237-259.
- VIERA-RODRÍGUEZ, M. A. & W. WILDPRET DE LA TORRE (1986). Contribución al estudio de la vegetación bentónica de la isla de La Graciosa. Canarias. *Vieraea* 16: 211-231.
- WEBER, F. & D.M.H. MOHR (1804). *Naturhistorische Reise durch einen Theil Schwedens*. pp. (I)-XII + (13)-207(-208), 3 plates. Göttingen.
- WITHERING, W. (1792). *A botanical arrangement of British plants*. Vol. 3, part 2pp. (xxiv +) 503, Plates XIII-XIX. Birmingham.
- WOMERSLEY, H.B.S. (1965). The Helminthocladiaceae (Rhodophyta) of southern Australia. *Australian Journal of Botany* 13: 451-487, 75 figs, 7 plates.
- WOMERSLEY, H.B.S. (1994). *The marine benthic flora of southern Australia - Part IIIA - Bangiophyceae and Florideophyceae (Acrochaetiales, Nemaliales, Gelidiales, Hildenbrandiales and Gigartinales sensu lato)*. pp.508, 167 figs, 4 plates, 4 maps. Canberra: Australian Biological Resources Study.
- YOSHIDA, T., NAKAJIMA, Y. & NAKATA, Y. (1990). Check-list of marine algae of Japan (revised in 1990). *Japanese Journal of Phycology* 38: 269-320.