

Sobre el modo de formación de los conceptáculos asexuales en *Porolithon* Foslie (Corallinaceae, Rhodophyta) *

J. AFONSO-CARRILLO

Departamento de Botánica. Facultad de Biología.
Universidad de La Laguna. Tenerife. Islas Canarias.

Palabras clave: *Porolithon*, Rodofíceas, Coralináceas, conceptáculos asexuales, ontogenia.

Key words: *Porolithon*, Rhodophyta, Corallinaceae, asexual conceptacle.

RESUMEN: En *Porolithon oligocarpum* (Foslie) Foslie, los conceptáculos asexuales se forman a partir de un disco de células iniciales peritalianas que se desligan del epitelo. Las paredes y el techo del conceptáculo proceden de la parte periférica de dicho disco celular, y crecen rodeando a las células internas. Las células centrales del primordio diferenciarán las paráfisis centrales, mientras que las de la porción media originarán los tetrasporangios, que de este modo quedarán relegados a la periferia del conceptáculo.

SUMMARY: CONCEPTACLE FORMATION IN *Porolithon oligocarpum* (FOSLIE) FOSLIE has been studied in this paper. They are formed from a discal group of initial perithalian cells, which became degaged from the epithallus, peripheral cells of this disk give the external parts of the conceptacle growing around the internal cells. Paraphyses come from the central part of the disk and tetrasporangia borne on the margins of the disk.

INTRODUCCIÓN

En *Corallinaceae*, las células reproductoras se hallan protegidas en el interior de unas criptas o cavidades más o menos especializadas que reciben el nombre de conceptáculos. Por la naturaleza de su contenido pueden distinguirse tres tipos de conceptáculos: los asexuales (en su interior se diferencian los esporangios que formarán tetrasporas o bisporas), los masculinos (en ellos se forman los espermatangios que liberarán los espermacios) y los femeninos (en los que los carpogonios una vez fecundados formarán el carposporofito). Los conceptáculos sexuales se abren siempre al exterior por un solo poro; sin embargo, los asexuales pueden ser uni o multiporados, siendo éste un carácter de estimado valor taxonómico. En este sentido, *Porolithon* está perfectamente caracterizado por sus conceptáculos asexuales uniporados.

Se ha prestado poca atención a las estructuras reproductoras de estas algas debido a que sus características morfológicas y estructurales las hacen difíciles de observar, de tal manera que algunos autores han preconizado la utilización de caracteres anatómicos (LEMOINE, 1911) o morfogenéticos (CABIOCH, 1972) en la taxonomía de esta familia y optan por no hacer intervenir

* Recibido el 21 de enero de 1982.

los inherentes a los órganos reproductores, por estar generalmente ausentes en los cortes anatómicos. A pesar de que en los últimos años los estudios en coralináceas son más numerosos, los datos relativos a las estructuras de reproducción son aún escasos. La mayor parte de esos datos han sido recopilados por JOHANSEN (1972 y 1976) y se centran principalmente en estudios realizados en especies de regiones frías por SUNESON (1937 y 1943), ADEY (1964, 1965, 1966 a y 1966b), LIBEDNIK (1977 y 1978); mientras que géneros de mares cálidos, como es el caso de *Porolithon*, han recibido una mínima atención. Los únicos datos que se conocen sobre el modo en que se forman los conceptáculos en *Porolithon* son los deducibles de dos dibujos de MASAKI (1968) de una especie del Japón, *P. colliculosum* Masaki.

Porolithon oligocarpum (Foslie) Foslie, es una de las especies incrustantes más característica del litoral de las Islas Canarias. Su estructura puede ser resumida en un hipotalo pluriestratificado, un peritalo bien desarrollado donde son frecuentes megacitos o heterocistos dispuestos en hileras horizontales y un peritalo bi o triestratificado. Se trata de una típica estructura lithothamnioide (CABIUCH, 1972).

MATERIAL Y MÉTODOS

Los individuos de *P. oligocarpum* fértiles estudiados se recolectaron en el interior de charcos del piso mesolitoral, en el Puerto de la Cruz, norte de Tenerife (Islas Canarias) en agosto de 1980. Se fijaron en agua de mar formada al 4 %. Algunos fragmentos se descalcificaron en líquido de Perenyi (LEMOINE, 1911), para posteriormente ser deshidratados e incluidos en parafina. Se realizaron cortes al microtomo de 8 μm de grosor y se tiñeron con Hematoxilina de Ehrlich-eosina (CABIUCH, 1971 b) y con Fuccina fenicada.

RESULTADOS

La primera etapa del desarrollo del conceptáculo se reconoce porque las células epitalianas se desligan de las células meristemáticas inferiores (figura 1-1); sin embargo, el epitalo superpuesto no se desintegra inmediatamente, sino que permanece compactado por material de secreción que se tiñe intensamente. Se constituye de esta forma la denominada tapa del conceptáculo que servirá de protección a las células reproductoras mientras se construye el techo del conceptáculo. Las iniciales, implicadas en la formación de los diferentes elementos que constituyen el conceptáculo, suelen ocupar una superficie circular de 140-200 μm de diámetro, y prematuramente se puede observar cómo no todas las células que forman el primordio van a actuar del mismo modo, pudiéndose distinguir tres áreas concéntricas diferentes.

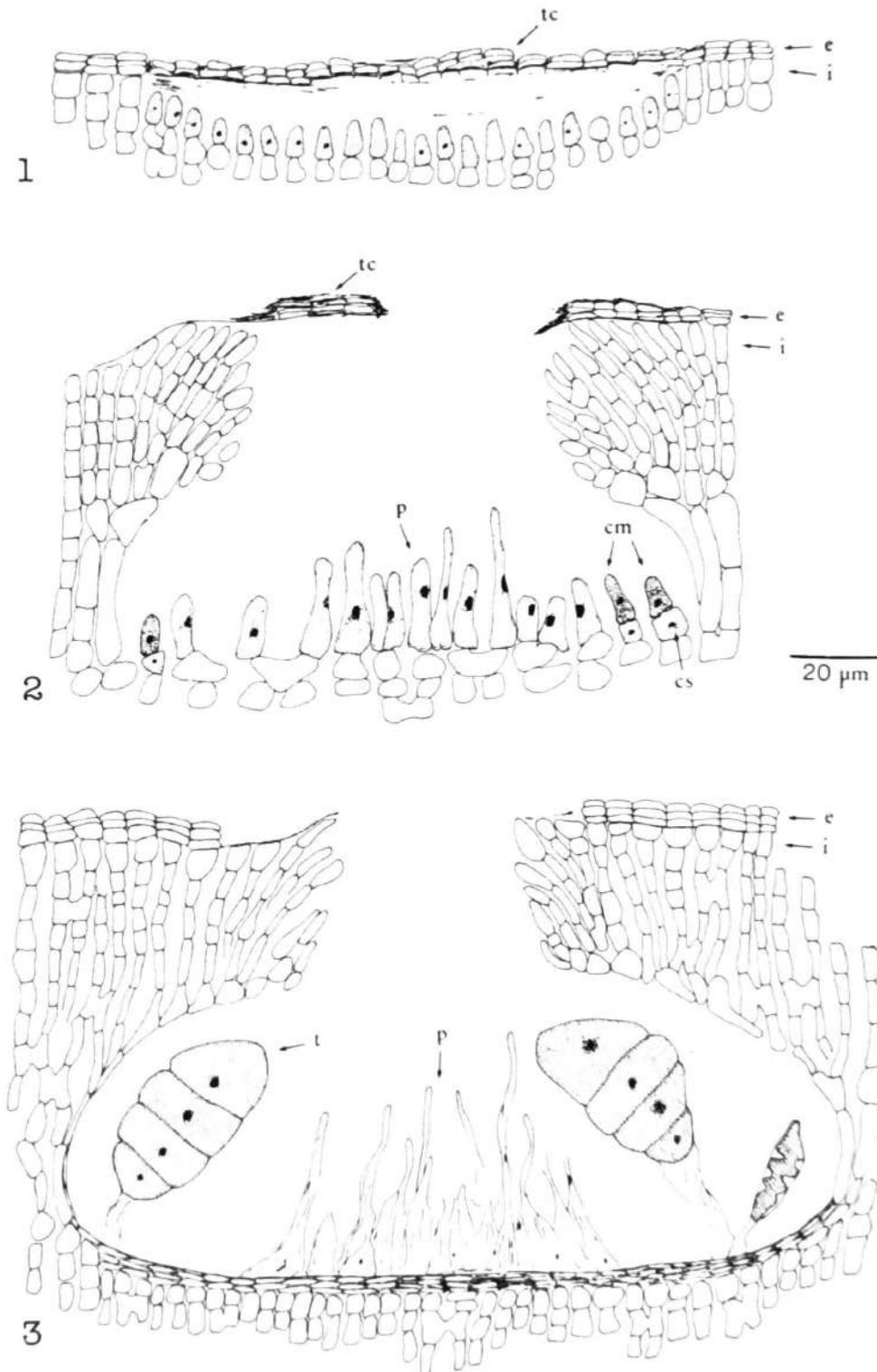


FIG. 1. — Diferentes etapas de la formación de los conceptáculos sexuales. 1: Diferenciación de las iniciales que intervendrán en la configuración de la estructura. 2: Las células exteriores inician la construcción del techo, mientras que en el interior comienzan a distinguirse los elementos fértiles de los estériles. 3: Conceptáculo definitivo. cm: célula madre del tetrasporangio; cs: célula soporte; e: células epitalianas; i: iniciales peritalianas; p: paráfisis; t: tetrasporangio; tc: tapa del conceptáculo.

El anillo de células iniciales más externo, es decir, las tres o cuatro iniciales que aparecen en los cortes en la periferia de la línea de células fértiles (fig. 1-1) van a ser las responsables de la construcción del techo del conceptáculo. Estas iniciales (que han pasado de iniciales intercalares a iniciales terminales puesto que ya no diferenciarán células epitalianas) sufren una gran elongación y comienzan a dividirse activamente, acelerando el crecimiento de esos filamentos peritalianos, que en su formación desplazan hacia arriba a la tapa del conceptáculo; ésta, cada vez más desligada, terminará por desprenderse y desaparecer. Cuando estos filamentos peritalianos sobresalen 20-30 μm del estrato de células fértiles, las iniciales (con contenido celular muy denso) originan por pseudodicotomía cortos filamentos que crecen oblicuamente a los anteriores y que convergen desde todos los puntos de la periferia hacia el centro (fig. 1-2); dichos filamentos no llegan a unirse puesto que el crecimiento cesa cuando la distancia entre ellos es de 25-40 μm , originándose así el poro del conceptáculo, que queda tapizado en su interior por las iniciales. El resultado final es, por lo tanto, un conceptáculo uniporado, poco prominente sobre la superficie de la planta.

El segundo anillo, de dos o tres capas de células de diámetro, inmediatamente situado en el interior del ahora descrito, y que por lo tanto forma parte constitutiva del piso del conceptáculo, va a ser el responsable de la formación de las células fértiles, es decir, de los tetrasporangios (fig. 1-2). En las primeras etapas se observa cómo estas iniciales se dividen transversalmente originando dos células con grandes núcleos. La célula terminal tiene conteni-

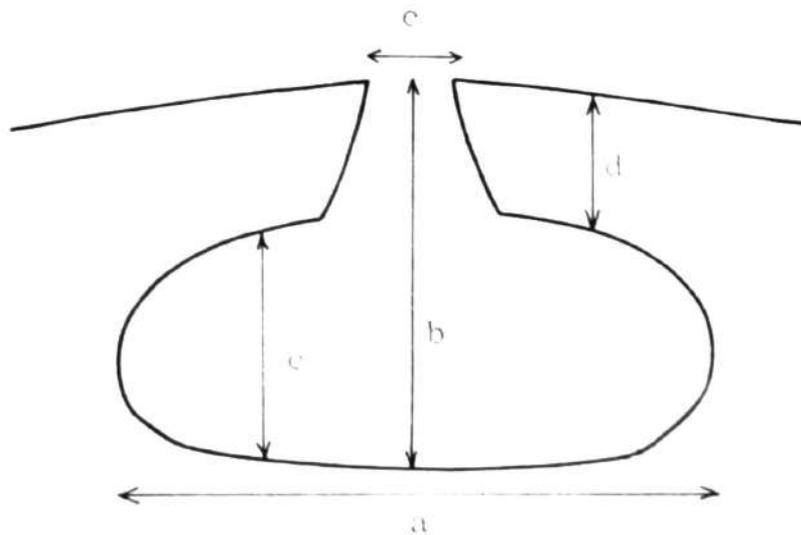


FIG. 2. — Datos morfométricos de los conceptáculos asexuales de *P. oligocarpum*.

$n/10$	a	b	c	d	e
Mín.	140	90	55	25	25
Med.	158	101	66	35	32
Máy.	180	110	75	40	40

do que se tiñe densamente y se puede denominar célula madre del tetrasporangio. Esta célula continuará su crecimiento sufriendo posteriormente la meiosis que originará un tetrasporangio (de 30 por 50 μm) con cuatro tetrasporas zonadas. La otra, la célula basal, es la célula soporte, y una vez formado el tetrasporangio degenerará. Parece ser habitual la rapidez con que las iniciales responsables de la formación de los tetrasporangios se dividen transversalmente, puesto que JOHANSEN (1968) señala en *Amphiroa* que el par formado por la célula madre del tetrasporangio y la célula soporte, se observa más frecuentemente en los cortes histológicos que la célula inicial sola, lo que es indicativo de la precoz individualización de las células fértiles, de modo que la finalización del techo del conceptáculo coincidirá con la madurez de las tetrasporas.

Por último, el área central del disco fértil está formado por iniciales que no se dividen. Estas células poseen grandes núcleos, un contenido celular muy poco denso y se observa cómo prematuramente inician un importante proceso de elongación (fig. 1-2), que finalizará con la formación de unos elementos filamentosos, estériles, que no sobrepasarán las 60 μm de alto, y por lo tanto, no llegan a aflorar por el poro del conceptáculo. Estos elementos, que pueden ser denominados paráfisis, están situados exactamente bajo la apertura del conceptáculo y su misión parece netamente protectora.

DISCUSIÓN

La comparación del modo de formación de los conceptáculos asexuales en *P. oligocarpum* con los ya conocidos en otras coralináceas como *Phymatolithon* (ADEY, 1964 y 1966), *Leptophytum* (ADEY, 1966), *Dermatolithon*, *Pseudolithophyllum* y *Melobesia* (SUNESON, 1937 y 1943), *Mesophyllum* y *Clathromorphum* (ADEY y JOHANSEN, 1972), entre otros, pone de relieve que la construcción de estas estructuras responde a un pequeño número de modelos que pueden ser separados en dos grupos.

Un primer grupo reúne las especies en las que el techo del conceptáculo se forma por el crecimiento de filamentos vegetativos que rodean al disco de células fértiles (fig. 3-A), y un segundo grupo configurado por aquéllas en las que los filamentos que intervienen en la construcción del techo se hallan entremezclados entre los esporangios; en este último caso han sido descritas tres posibilidades (JOHANSEN, 1976): 1) los filamentos estériles situados entre las células fértiles son persistentes y el poro se origina como consecuencia de la expulsión de un «tapón» formado por espesamiento de la pared apical del esporangio: soro esporangial (fig. 3B), 2) los filamentos, similares a los anteriores, se destruyen en las porciones comprendidas entre los esporangios: conceptáculos multiporados (fig. 3C) y 3) aparte de los filamentos anteriores interviene una masa de filamentos localizada en posición central (columela),

los filamentos comprendidos entre los esporangios se destruyen y se forma un único poro por derrumbamiento de la parte superior de la columela: algunos conceptáculos uniporados (fig. 3 D).

El estudio que hemos realizado en *P. oligocarpum* demuestra, por supuesto, que el proceso corresponde al primer grupo que hemos señalado; sin embargo, presenta la particularidad de la presencia de paráfisis en posición central. Las paráfisis, consideradas durante mucho tiempo como iniciales de esporangios abortados (SUNESON, 1937), son relativamente frecuentes en coralináceas articuladas (MURATA y MASAKI, 1978), mientras que entre las formas incrustantes prácticamente están limitadas a *Porolithon*, donde han sido señaladas en *P. onkodes* (Heydrich) Foslie (GORDON *et al.*, 1976) y *P. colliculosum* Masaki y *P. orbiculatum* Masaki (MASAKI, 1968). Creemos que se hace necesario la revisión de esta particularidad de los conceptáculos que puede servir de carácter complementario en la definición de *Porolithon*. En conceptáculos totalmente formados pueden confundirse las paráfisis con la columela, ya que ambas estructuras están situadas en igual posición. Sin embargo, la diferenciación entre columela y paráfisis debe mantenerse, puesto que presentan funciones totalmente diferentes.

La ontogenia de los conceptáculos asexuales no ha sido aplicada de una manera extensiva en la clasificación de la familia *Corallinaceae* en la que existen en la actualidad dos modelos diferentes debidos a CABIOCH (1971 a y 1972) y a ADEY y JOHANSEN (1972). Ambas clasificaciones otorgan al modo en que se forman los conceptáculos multiporados un valor sistemático de primer orden y ADEY y JOHANSEN (1972) han desdoblado la subfamilia *Melobesioideae*, que agrupa a estos géneros, en dos tribus (*Lithothamnieae* y *Phymatolitheae*) según que el disco de células fértiles se diferencie directamente de las iniciales peritalianas o de células profundas del peritalo. Aunque los conceptáculos

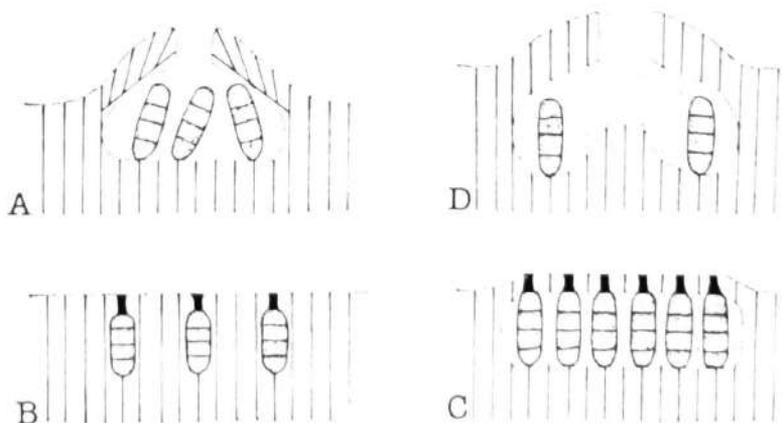


FIG. 3. — Representación esquemática de los diferentes tipos de estructuras reproductoras asexuales presentes en *Corallinaceae*. Las rayas continuas representan filamentos peritalianos. A: conceptáculo uniporado, los filamentos vegetativos rodean a las células fértiles; B: soro esporangial; C: conceptáculo multiporado; D: conceptáculo uniporado con columela. En B, C y D los filamentos vegetativos están entremezclados entre las células fértiles.

asexuales uniporados no han recibido igual atención, la subfamilia *Lithophylloideae* puede ser caracterizada en el sentido de ambas clasificaciones, ya que la disposición vertical de los filamentos en el techo permite reconocer el modo de construcción en conceptáculos maduros, por la intervención de la columela en su realización (fig. 3 D). No obstante, donde la aplicación de estos caracteres puede ser más significativa es en algunas formas uniporadas con fusiones celulares entre filamentos vecinos, que CABIOCH (1971 a y 1972) incluye en la tribu *Neogoniolitheae* y ADEY y JOHANSEN (1972) en la subfamilia *Mastophoroideae*. El modelo ontogénico deducible de los conceptáculos maduros (véase SUNESON, 1937 y 1943; MASAKI, 1968; JOHANSEN, 1972 y 1976) es del tipo de *Porolithon* a excepción de las paráfisis. Sin embargo, los *Neogoniolithon* de las Islas Canarias que hemos estudiado poseen conceptáculos similares a los de la subfamilia *Lithophylloideae*. La precisión que en un futuro se haga de estos caracteres puede significar la clarificación de *Neogoniolithon*, mal definido actualmente, y sobre el que incluso a nivel taxonómico (definición de *Pseudolithophyllum* por ADEY, 1970) existe una gran confusión.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro agradecimiento a la Dra. J. Cabioch, de la Station Biologique de Roscoff, y al Dr. X. Niell, del Departamento de Ecología de la Universidad de Málaga, por la corrección y comentarios realizados en el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ADEY, W. H. — 1964. The genus *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia*, 24: 377-420.
- 1965. The genus *Clathromorphum* (Corallinaceae) in the Gulf of Maine. *Ibidem*, 26: 539-573.
- 1966 a. The genus *Pseudolithophyllum* (Corallinaceae) in the Gulf of Maine. *Ibidem*, 27: 479-497.
- 1966 b. The genera *Lithothamnium*, *Leptophyllum* (nov. gen.) and *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Ibidem*, 28: 321-370.
- 1970. A revision of the Foslie crustose coralline herbarium. *K. Norske Vid. Selsk. Skr.*, 1970: 1-46.
- ADEY, W. H. y H. W. JOHANSEN. — 1972. Morphology and taxonomy of Corallinaceae with special reference to *Clathromorphum*, *Mesophyllum* and *Neopolyporolithon* gen. nov. (Rhodophyceae, Cryptonemiales). *Phycologia*, 11: 159-180.
- CABIOCH, J. — 1971 a. Essai d'une nouvelle classification des Corallinacées actuelles. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, 272 D: 1616-1619.
- 1971 b. Étude sur les Corallinacées. I. Caractères généraux de la cytologie. *Cah. Biol. mar.*, 12: 121-186.
- 1972. Étude sur les Corallinacées. II. La morphogenèse: conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cah. Biol. mar.*, 13: 137-287.
- GORDON, G. D., T. MASAKI y H. AKIOKA. — 1976. Floristic and distributional account of the common crustose coralline algae on Guam. *Micronesica*, 12 (2): 247-277.
- JOHANSEN, H. W. — 1968. Reproduction of the articulated coralline *Amphiroa ephedrae*. *J. Phycol.*, 4: 319-328.
- 1972. Conceptacles in the Corallinacea. e. In: *Proceeding of the 7th International Seaweed Symposium*. (Ed. by K. Nisizawa), pp. 114-119. University of Tokio Press. Tokio.
- 1976. Current status of generic concepts in coralline algae (Rhodophyta). *Phycologia*, 15 (2): 221-244.
- LEBEDNIK, Ph. A. — 1977. Postfertilization development in *Clathromorphum*, *Melobesia* and *Mesophyllum* with comments on the evolution of the Corallinaceae and the Cryptonemiales (Rhodophyta). *Ibidem*, 16 (4): 379-406.
- 1978. Development of male conceptacles in *Mesophyllum Lemoine* and other genera of the Corallinaceae (Rhodophyta). *Ibidem*, 17 (4): 388-395.
- LEMOINE, P. — 1911. Structure anatomique des Mélobésiées. Application à la Classification. *Ann. Inst. Océan. Monaco*, 2: 1-215.
- MASAKI, T. — 1968. Studies on the Melobesioideae of Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, (16 (1/2): 1-80.
- MURATA, K., y T. MASAKI. — 1978. Studies of reproductive organs in articulated coralline algae of Japan. *Phycologia*, 17 (4): 403-412.
- SUNESON, S. — 1937. Studien ueber die entwicklungsgeschichte der corallinaceen. *Univ. Lund. N. F.*, Adv. 2, 33: 1-101.
- 1943. The structure, life-history and taxonomy of the Swedish Corallinaceae. *Ibidem*, 2, 39: 1-66.